



HAL
open science

Approche intégrée des conditions physico-chimiques affectant les cortèges biologiques de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

Francois Dindinaud

► **To cite this version:**

Francois Dindinaud. Approche intégrée des conditions physico-chimiques affectant les cortèges biologiques de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Biodiversité et Ecologie. Université de Bordeaux, 2015. Français. NNT : 2015BORD0010 . tel-01456447

HAL Id: tel-01456447

<https://theses.hal.science/tel-01456447v1>

Submitted on 5 Feb 2017

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.

THÈSE

PRÉSENTÉE À

L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS

Par M. François DINDINAUD

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

en Biogéochimie et Écosystèmes

**Approche intégrée des conditions physico-chimiques affectant les cortèges
biologiques de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde**

Soutenue publiquement le 4 Février 2015

Après avis de :

Mme TACKX Micky	Professeur, Univ. de Toulouse	Rapporteur
M. DAUVIN Jean-Claude	Professeur, Univ. de Caen	Rapporteur
M. LUCZAK Christophe	Maître de Conférences, Univ. d'Artois	Rapporteur

Devant le jury composé de :

M. GARABETIAN Frédéric	Professeur, Univ. de Bordeaux	Examineur
M. ETCHEBER Henri	Chargé de Recherche CNRS, Univ. de Bordeaux	Invité
M. LITRICO Xavier	Directeur Lyonnaise R&D, LyRE	Invité
M. SAUTOUR Benoît	Professeur, Univ. de Bordeaux	Directeur
M. BACHELET Guy	Directeur de Recherche CNRS, Univ. de Bordeaux	Co-Directeur

THÈSE

PRÉSENTÉE À

L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX

ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS

Par M. François DINDINAUD

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

en Biogéochimie et Écosystèmes

**Approche intégrée des conditions physico-chimiques affectant les cortèges
biologiques de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde**

Soutenue publiquement le 4 Février 2015

Après avis de :

Mme TACKX Micky	Professeur, Univ. de Toulouse	Rapporteur
M. DAUVIN Jean-Claude	Professeur, Univ. de Caen	Rapporteur
M. LUCZAK Christophe	Maître de Conférences, Univ. d'Artois	Rapporteur

Devant le jury composé de :

M. GARABETIAN Frédéric	Professeur, Univ. de Bordeaux	Examineur
M. ETCHEBER Henri	Chargé de Recherche CNRS, Univ. de Bordeaux	Invité
M. LITRICO Xavier	Directeur Lyonnaise R&D, LyRE	Invité
M. SAUTOUR Benoît	Professeur, Univ. de Bordeaux	Directeur
M. BACHELET Guy	Directeur de Recherche CNRS, Univ. de Bordeaux	Co-Directeur



« Les espèces qui survivent ne sont pas les espèces les plus fortes, ni les plus intelligentes, mais celles qui s'adaptent le mieux aux changements. »

Charles Darwin

Avant-propos

Ces travaux de thèse ont pu être réalisés dans le cadre du projet ETIAGE (Etude Intégrée de l'effet des Apports amont et locaux sur le fonctionnement de la Garonne Estuarienne). Cette étude a été financée par une bourse attribuée dans le cadre d'un contrat doctoral. Elle a bénéficié du soutien financier de la Lyonnaise des Eaux, de la Communauté Urbaine de Bordeaux (CUB), de l'Agence de l'Eau Adour-Garonne (AEAG) ainsi que par une aide de la préfecture de la Région Aquitaine (FEDER). Ce projet est issu de la collaboration entre la Lyonnaise des Eaux, l'Université de Bordeaux, le Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) et l'Institut National de la Recherche en Sciences et Technologies de l'Environnement et de l'Agriculture (IRSTEA).

Ces travaux n'auraient pu être possibles sans l'accord de plusieurs partenaires et organismes. Ces accords ont concerné l'accessibilité à des pontons et/ou des zones de l'estuaire essentielles pour la réalisation de nos prélèvements. Ces personnes et organismes sont : le Grand Port Maritime de Bordeaux à travers M. Mas, les entrepôts pétroliers de la Gironde à travers M. Meyer, l'association des pêcheurs de Cubzac-les-Ponts, ainsi que les mairies de Ambès et de Bègles.



Remerciements

*La fameuse partie des remerciements la dernière à être écrite
et pourtant pas des moindres...*

Avant de commencer la thèse, on m'a dit « méfie-toi, si le stage de M2 est un sprint, la thèse est une course de fond du style cross country avec de nombreuses épreuves ». En effet, cette personne avait tellement raison. La thèse est avant tout une expérience humaine, toutes les épreuves de la vie font grandir... j'ai bien grandi durant cette thèse.

*Cette thèse a d'abord été possible grâce à **Mr Sautour** (chef), je me souviens de cette course contre la montre ce 28 septembre 2010 sur le parking de la fac pour vous répondre oui je veux faire une thèse avec vous. Merci, de m'avoir donné cette rare opportunité de faire une thèse car c'est une chance de faire cette aventure. Merci de m'avoir financé lorsque j'en avais besoin. Merci pour m'avoir proposé durant ma thèse la responsabilité de plusieurs enseignements. Enseignements, dans lesquelles je me suis parfaitement épanoui et qui m'ont donné beaucoup de peps pour la suite. C'est exactement durant ces nombreux moments qu'il est possible de prendre conscience du chemin que l'on a parcouru depuis les années précédentes. Nos personnalités respectives ont apporté certains conflits, désaccords, ras le bol durant cette thèse mais nos personnalités et la bière nous ont permis également d'avancer aussi bien professionnellement que personnellement. Et aujourd'hui !! je peux enfin dire, c'est la fin !!!*

Mr Bachelet (chef), merci...merci de m'avoir laissé sans rien dire mettre mon bazar dans votre bureau si bien organisé. Merci de la grande rigueur que vous avez apporté à mon travail, je vais vous acheter un carton de crayon rouge. Merci d'avoir eu cette patience. J'ai toujours apprécié nos échanges sur les matchs du weekend, le Sud-Ouest et la science bien sur durant nos pauses cigarettes. Merci d'avoir tendu l'oreille en cette journée d'avril 2013... Merci également d'avoir toujours répondu à mes questions qui parfois étaient ... je dois bien l'admettre. Ce fut un réel plaisir de travailler avec vous.

Je tiens également à remercier Mme Tackx et Mr Dauvin de m'avoir fait l'honneur d'accepter d'être rapporteurs de ma thèse. En plus de vos connaissances sur le sujet, vous avez, via collègues interposés, toujours porté un intérêt à mon travail en demandant de mes nouvelles, merci. Merci également à Mr Luczak d'avoir accepté d'être rapporteur de mes travaux.

Je tiens également à remercier Mr Litrico et Mr Etcheber qui ont, entre autres rendu possible le programme ETIAGE et d'en être la aujourd'hui. Merci également d'être présents et de juger mon travail lors de cette journée du 4 février.

***Fred**, tout d'abord merci d'avoir répondu présent pour ma soutenance. Nos petites blagues envoyées à travers le couloir vont me manquer ; on a bien rigolé quand même. Mais on va se recroiser sur l'eau en régate et sa ne sera pas la même ;-).*

***Les potos !!!** Je veux bien sûr parler de Guillaume et Malk !!! Pedro et Sophie !! Pff je ne sais honnêtement pas par quoi commencer. Un simple merci pourrait résumer mais ce n'est pas assez !!!! Guillaume tu étais là quand j'en avais vraiment besoin; si aujourd'hui j'écris des remerciements c'est en partie aussi grâce à toi. Je ne vais pas en écrire des tonnes, mais il y aurait de quoi...les pauses clopes, les apéros, le bad etc... Merci. Malk, a quand notre prochain paco... merci à toi et aussi à Pedro et Sophie d'avoir répondu à mes « on va boire un coup !!! ben quoi c'est vendredi soir ». Cette journée à base de Paddle, accrobranches pique nique et resto ouarfff que du bonheur. Un grand grand grand merci.*

***Loïc et Deb, Fabien et Karine, Nico et Cerise, Alicia et Nico, Bibiche et Willy** et vos pitchous respectifs que de bons moments !!! que de rires !!! que d'apéros !!! que de...pleins de choses. La thèse est bien souvent le commencement d'une vie qui s'additionne et vous faites vraiment partis de cette nouvelle vie. J'ai tant de souvenirs, tant d'anecdotes que le manuscrit deviendrait illusoire en comparaison...*

***Ika & Pitch !!!!** YO les bros !!!! ha ben la!!!! Yo pépette et mon amoureuse !!! What else... !!! elle est mignonne !!! keep in touch !!!! boummmno more. Pffff just awesome de vous connaître. Wisky coca, long island sur un fond de sushis et de thèse sur les orques pop pop hop ça c'est fait !!! c'est qui les patrons ??" jme kiff jte kiff nous nous kiffons quoi qu'est ce qu'ya !!!c'est nous boummm !! vamos hombre sisi señor !! Allez bonsoir et merci.love*

***Peio** mon meilleur ami !!! Canada, Australie, Islande et j'en passe. On se voit peu, mais à chaque fois heureux de te retrouver ma coui..., mon frangin...Jte dis juste merci, mais tu sais ce que veux dire ce merci quand il sort de ma bouche.*

Les potos de la Fac. La thèse rend insociable !! Pourtant vous ne m'avez jamais lâché, jamais, alors que 9 fois sur 10 je répondais non à vos sollicitations (je n'ai pas le temps, je suis mort, je suis en mer, je suis..., j'ai...). J'apprécie, merci. Si un jour vous lisez cette thèse ou juste les remerciements vous vous reconnaîtrez tous la dedans et du fond du cœur je vous dis merci.

***Maman**, toi la première tu sais oh combien j'ai du mal à dire merci... Merci pour l'ensemble de l'aide que tu m'as apporté durant ces 4 années de thèse. La découverte de la vie est souvent compliquée à gérer mais tu as su et tu sais toujours pallier à cela. Merci également pour l'oreille et les paroles de réconfort que tu as su me dire et donner quand il le fallait. Merci de m'avoir fait confiance quand je disais que je voulais aller à la fac. La vie est faite d'épreuves et tu as été d'une aide précieuse pour traverser celle-ci, merci.*

Mimi et cousine !! Cousine, tu as toujours été comme une sœur pour moi, tu es la première personne que j'ai appelé quand c'était très compliquée pour moi. Une fillotte dans ma vie, un merveilleux cadeau, merci à toi et Xav !!!

*Merci à l'ensemble de mes stagiaires car je ne vous ai pas rendu la vie simple et c'est forcément quand vous n'étiez plus là que je m'en suis rendu compte. Vous m'avez énormément aidé et abattu un travail énorme...Merci à vous **Emilie, Mathieu, Alexandre, Elvire, Lucie**.*

*Atelier: Sans vous... **Henri et Christian**. Comment aurais-je fait ???... Je ne sais pas trop à vrai dire... !!! Vous avez toujours répondu présent la veille pour le lendemain quand j'avais des demandes de réparations et/ou des confections d'outils ou autres et ça, ce fut d'une aide, d'un secours sans nom. Henri, je n'oublierai pas entre autres... notre première sortie terrain pour déterminer mes points d'échantillonnages... je te cite « mais va y fonce bord...c'est tout droit.. » « Ho mer** !!! tu as raison, c'est la piste cyclable ». Il ne sait jamais passé un moment sans que nos discussions aussi sérieuses soient elles ne se finissent par une bonne tranche de rigolade et ça aussi, c'est précieux pour un thésard et en particulier pour moi. J'ai un grand besoin de relation humaine avec des vraies valeurs... et avec vous j'ai toujours retrouvé ça !!! Merci petite b.. et Mr petite b.. N'oubliez jamais que sans votre aide un thésard n'est rien.*

*Aurélie alias **la touque**. Rhhoou toi !! Tout d'abord je suis bien content que tu aies choisi la Charente-Maritime pour faire ta thèse !!!! C'est le meilleur département au monde !!! Le*

terrain avec toi, les apéros, les discussions sur la politique et les moments passés ensemble !! que du bonheur. Tu es une personne d'abord entière mais surtout génialissime, ne change jamais. Je ne suis pas très bon pour faire des remerciements mais même si le texte n'est pas long...et on se comprendra...Merci

*Aurélie !! **Madame Chaalali** !!!! Comment te dire !!! Je suis au moins content de t'avoir fait découvrir la vase de l'estuaire !! C'est le seul moment ou je peux me réjouir de t'avoir appris quelque chose !!! La brasse dans la vase, scientifiquement ce n'est pas grand-chose mais humainement qu'est ce qu'on a rigolé !! Travailler et partager des moments avec toi au labo ont été d'un enrichissement énorme. Tu as toujours suscité de l'admiration à mes yeux, tu m'as toujours apporté des réponses à mes 10000000000000000000 et 1 questions et le fait d'avoir écrit un article avec toi était un beau symbole pour moi. Tu as toujours eu le sourire et c'est très important. Merci également de m'avoir écouté lors de certains doutes et certaines peurs... ton expérience a été d'une grande aide. Si un jour dans le monde scientifique nos chemins se recroisent, ça sera avec un immense plaisir.*

***Xav** !!! salut mon biquet !!! tu fais partie des personnes qui ont compté !! Parce que, tu as fait partie de mes débuts sur le terrain, on a fait ensemble les seules erreurs à ne pas faire sur le terrain. Ensemble, on a appris à sécuriser quand c'était trop tard un filet colmaté de 63µm en Gironde en hiver avec 5°C température de l'eau et -2°C température de l'air... On a appris à ne pas aller dans la vase jusqu'à la taille quand il y a le mascaret. On a appris également à connaître notre ami « modération » pour les shooters à 1 euros et les Cervechach à 2,2*

***BDV** : Tu te reconnaitras... Avec toi je ne sais comment et par où commencer... Des remerciements dans un manuscrit ne peuvent être que le sommet de l'iceberg, tant ton aide, ton amitié et j'en passe ont été vitales pour moi durant cette thèse. Tu m'as appris 90% de mon terrain et 100% des petites astuces à savoir sur le terrain. Malgré les insultes et j'en passe ;-)))) tu as toujours répondu présent quand je venais te chercher à 3h du matin pour te ramener à 23h et ce durant 1 semaine par mois pendant 1 an. Je rajouterai que tu as toujours répondu présent et avec le sourire... Ensuite, ce qui se passe sur le terrain ...reste sur le terrain, mais un grand merci pour ces moments et cette aide. Un merci encore plus grand non pas pour le côté professionnel, mais au niveau personnel, car là aussi tu as toujours su m'écouter et m'aider quand j'en avais besoin...je n'oublierai pas notre camping au sommet de la montagne et un certain apéro... La thèse force a des collaborations et forme des amitiés et avec toi j'ai surtout eu le deuxième point. Je ne vais pas encore en écrire des caisses car toi*

comme moi, on n'est pas comme ça mais là imagine une bonne grosse claque dans l'épaule et un clin d'œil pour résumer mon merci.

*Sur le terrain, il y a eu également **Germain & petit Benoit**. Haaa cette benne Van Veen !!! On la voit d'un autre œil lorsqu'il faut la remonter à la main !!!! et oui, on l'a fait !!! merci à vous deux de ces moments sportifs et inoubliables car, sans vous, je pense que la benne serait encore au fond de l'estuaire... Merci aux personnes de Clermond-Ferrand !!! on part trop souvent avec des préjugés !!! la ville de Clermond-ferrand faisait partie de ces villes. Merci à **Mr Amblard, Mr Desvillettes** pour leur aide lors de ma thèse. J'ai reçu un accueil et j'ai découvert des personnes formidables au sein de ce laboratoire !! Un immense merci à **Steph et Tom** qui m'ont hébergé à de nombreuses reprises chez eux. Steph, j'espère que tu prends toujours soin de bubulle et de fanfan. Merci à vous deux de votre bonne humeur, de votre générosité, ce fut une superbe rencontre que je n'oublierai jamais. Bon courage pour la fin de la thèse.*

***Sabrina et Laurence** !! Ha vous deux !! Merci de votre aide lors de mes analyses, pesées et j'en passe... L'ensemble des manips avec des blagues, des rigolades, des commérages c'était juste trop bien !! Merci à vous deux d'avoir pris le temps de m'écouter quand le moral était un peu vers le bas...*

***MC et Sandrine** : Un grand merci pour tout le temps passé à m'aider... bizette*

***Michel P** : ha j'en ai passé des heures et des heures et des heures et des heures dans ce laboratoire... Merci de la bonne humeur qui règne toujours dans ce laboratoire... par contre faut changer la radio... Prends bien soin des petits poissons qui participent à la cohésion et la bonne humeur de ce labo héhé !! Dommage que tu n'aies pas pu faire au moins un terrain avec moi ...on aurait bien rigolé, je pense. Nos grandes conversations vont me manquer. Bizette grand.*

***Michel L** : Avec toi aussi j'en ai eu des discussions et des discussions. Merci d'avoir accéder à l'ensemble de mes requêtes concernant les réservations du camion car elles ont été, oulaaa très très nombreuses. Merci à toi aussi de m'avoir aidé avec les galères administratives... ne t'inquiètes pas je vais aussi bientôt les prendre mes vacances pour me reposer... Et toi aussi ménage toi !! Bizette*

***Nico et Val** : Comment ne pas vous citer dans mes remerciements !! Val qu'est ce que l'on aura rigolé avec Dark maurice et Nan mais on en sera venu à bout. Ton aide sous R a été*

cruciale pour l'avancement de mes travaux. Tu as passé un temps important à m'expliquer et me re-re-re-expliquer ces fameuses stats que j'adore !!!! J'ai adoré débattre avec toi du plancton de l'Estuaire !! Il en reste du taff, n'est ce pas ?? Ensuite je me souviendrai de toi essayant de me faire deviner superman ou Philippe Lavil...no comment si ce n'est en rire héhé. Juste merci for everything. Nico avec toi aussi, on en aura échangé sur les AG et l'isotopie de l'estuaire... J'ai beaucoup apprécié travailler avec toi sur ma thèse et également sur le SOGIR. Je n'oublierai pas nos bons moments en dehors du boulot bien souvent autours d'un bon BBQ et forcément d'une bonne bière. D'ailleurs, je vous dois un bon nombre de repas et les bons comptes font les bons amis.

Dès que je vous croisais dans les couloirs j'avais toujours une question et vous avez toujours pris le temps d'y répondre!!!

Christelle *Ha qu'est qu'on en a bu des bières depuis le master 2 !!! C'était vraiment bien sympa ces 4 années. Dès que je passais chez toi, à n'importe quelle heure etc... la porte était toujours ouverte et mine de rien c'est d'une aide capitale.*

Céline *Qu'est ce que tu as bien pu me faire rire... « Attention sur la route, il y a des culs de poules... !!! C'est Mona Lisa qui a peint la Joconde... !!!! C'est trop bien les plaques vibrocéramiques.... !!! Mon copain a acheté une Audi Passat !!!!! Bref tu m'as bien bien fait rire. Merci d'avoir contribué à bien me sentir dans mon bureau !! merci de ce mail qui m'a fait extrêmement plaisir un jour !! Bizette*

Piouiou !!!! *La meilleure pour la fin comme on dit !!! Le mariage c'est pour le meilleur et pour le pire... mais avant ça on peut dire que la thèse également c'est pour le meilleur et pour le pire. Je me souviens des nombreux allers-retours dans le ch'nord, au Havre et à Wimereux pour aller voir ma piouiou !!! Et ensuite que du bonheur, tu es arrivée à Arcachon avec moi, dans notre chez nous... Tu m'as aidé, tu m'as soutenu et surtout tu as supporté mes ascenseurs émotionnels lol avec ces grands moments d'euphorie et ces longs moments de ... Merci ma piouiou de m'avoir fait découvrir la voile car ce fut vraiment salvateur !!! merci pour les nombreux petits gâteaux qui m'ont redonné une pêche d'enfer... On a commencé notre relation avec la thèse et on est toujours ensemble, je pense que les bases sont là, car si on s'est déjà supportés durant ces années... le reste ne sera que du bonheur. Vive nos prochaines vacances...Jte kiff ma piouiou !!*

Et surtout un grand, grand merci à l'ensemble des personnes que j'ai oubliées !!!!

Abréviations

BM : Basse mer

BV : Bouchon vaseux

COP : Carbone organique particulaire

CUB : Communauté Urbaine de Bordeaux

DCE : Directive Cadre sur l'Eau

EPOC : Environnements et Paléoenvironnements Océaniques et Continentaux

ETIAGE : Etude Intégrée de l'effet des Apports organiques amont et locaux sur le fonctionnement de la Garonne Estuarienne

MES : Matières en suspension

MF : Mi-flot

MJ : Mi-jusant

MO : Matière organique

MOP : Matière organique particulaire

MOPS : Matière organique particulaire en suspension

MPB : Microphytobenthos

NOP : Azote organique particulaire

Pk : Point kilométrique

PM : Pleine mer

STEP : Station d'épuration

ZMT : Zone du maximum de turbidité

Sommaire

Introduction générale.....	1
1 Les estuaires : des systèmes complexes	2
1.1 Qu'est-ce qu'un estuaire ?.....	2
1.2 Pourquoi un estuaire est-il naturellement complexe ?	3
1.3 Vivre normalement ou s'adapter continuellement dans un estuaire ?.....	4
1.4 Que représentent les estuaires pour l'Homme ?.....	5
1.5 Les estuaires sont-ils sous pression ?	6
2 L'estuaire de la Gironde.....	7
2.1 Caractéristiques physiques	7
2.1.1 Situation géographique.....	7
2.1.2 Un contexte hydro-sédimentaire spécifique	8
2.1.3 Impacts anthropiques.....	11
2.2 Communautés biologiques	12
2.2.1 Production primaire.....	12
2.2.2 Faune planctonique.....	13
2.2.3 Faune benthique.....	15
2.2.4 Ichtyofaune.....	16
2.3 Objectifs et organisation du manuscrit.....	16
Chapitre 1 : caractéristiques de l'habitat benthique	21
1 Introduction.....	22
2 Matériels et méthodes	23
2.1 Stratégie d'échantillonnage	23
2.1.1 Echantillonnage en domaine subtidal	24
2.1.2 Echantillonnage en domaine intertidal	25
2.2 Prélèvement et traitement des échantillons	25
2.2.1 Pigments chlorophylliens : chlorophylles et phéopigments	25
2.2.2 Carbone et azote organiques sédimentaires.....	25
2.2.3 Granulométrie.....	26
2.2.4 Isotopes stables du carbone et de l'azote organiques sédimentaires et du microphytobenthos	26
2.3 Analyse des données	27
2.3.1 Analyses numériques sur les paramètres environnementaux	27

2.3.2	Analyses numériques sur les signatures élémentaires et isotopiques	28
3	Résultats.....	30
3.1	Contexte sédimentaire	30
3.1.1	Pigments chlorophylliens	30
3.1.2	Carbone et azote organiques sédimentaires (COP et NOP).....	34
3.1.3	Granulométrie.....	37
3.2	Structuration de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.....	38
3.2.1	Structuration des domaines intertidal et subtidal à partir des paramètres environnementaux	38
3.2.2	Structuration du domaine intertidal de la Garonne et de la Dordogne estuariennes à partir des paramètres environnementaux.....	40
3.3	Composition de la matière organique sédimentaire de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde	44
3.3.1	Variations des rapports isotopiques et élémentaires de la matière organique sédimentaire.....	44
3.3.2	Variations de la composition de la matière organique sédimentaire dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde	48
4	Discussion.....	50
4.1	Variabilité des paramètres sédimentaires dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde	50
4.2	Composition de la matière organique sédimentaire : variabilité et forçages	53
	Chapitre 2 : communautés benthiques.....	57
1	Introduction.....	58
2	Matériels et méthodes	61
2.1	Stratégie d'échantillonnage	61
2.2	Méthodologie	62
2.2.1	Echantillonnage en domaine subtidal	62
2.2.2	Echantillonnage en domaine intertidal	62
2.3	Prélèvement et traitement des échantillons	64
2.3.1	Macrofaune.....	64
2.3.2	Méiofaune.....	64
2.4	Caractérisation du sédiment	65
2.5	Analyse des données	65
2.5.1	Hétérogénéité spatio-temporelle des assemblages benthiques	65
2.5.2	Répartition de la méio- et de la macrofaune en fonction des paramètres environnementaux	66

2.5.3	Indice Nématodes / Copépodes	67
3	Résultats.....	67
3.1	Répartition spatio-temporelle de la macrofaune benthique.....	67
3.1.1	Macrobenthos subtidal.....	67
3.1.2	Macrobenthos intertidal.....	67
3.1.3	Comparaison inter-fleuves des abondances du macrobenthos intertidal	67
3.1.4	Variabilité intra-fleuve du macrobenthos intertidal.....	68
3.1.5	Répartition du macrobenthos intertidal en relation avec les paramètres environnementaux	71
3.2	Répartition spatio-temporelle de la méiofaune	71
3.2.1	Méiofaune subtidale	71
3.2.2	Méiofaune intertidale.....	73
3.3	Comparaison de la méiofaune entre domaines subtidal et intertidal.....	82
3.3.1	Comparaison des abondances de la méiofaune	82
3.3.2	Comparaison des assemblages de la méiofaune.....	83
3.3.3	Répartition des assemblages de la méiofaune des domaines intertidal et subtidal en relation avec les paramètres environnementaux.....	86
3.4	Indice Nématodes / Copépodes	86
4	Discussion.....	87
4.1	Structuration de la macrofaune benthique en relation avec les paramètres environnementaux	87
4.2	Structuration de la méiofaune benthique en relation avec les paramètres environnementaux	89
4.3	Variabilité temporelle de la méiofaune dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde	91
4.4	Utilisation d'indices biotiques.....	92
4.5	Limites de l'approche.....	93
Chapitre 3 : caractérisation de la colonne d'eau.....		95
1	Introduction.....	96
2	Matériels et méthodes	97
2.1	Choix des masses d'eau échantillonnées et fréquence d'échantillonnage	97
2.2	Choix des paramètres environnementaux	99
2.3	Indicateurs de qualité de la MES (notamment MOP)	99
2.3.1	Choix et échantillonnage	99
2.3.2	Traitement des échantillons sur le terrain.....	103
2.3.3	Traitements spécifiques et analyses en laboratoire.....	103

2.4	Analyses des données	106
2.4.1	Caractérisation des signatures élémentaires et isotopiques	106
2.4.2	Indicateurs complémentaires : rapports COP/Chl a (g/g) et COP/NOP (mol/mol).....	109
2.5	Traitement numérique des données	109
2.5.1	Structuration physico-chimique de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde	110
2.5.2	Variabilité spatio-temporelle des signatures isotopiques et élémentaires de la composition de la MOP	111
3	Résultats.....	112
3.1	Contexte hydro-climatique	112
3.1.1	Débits.....	112
3.1.2	Température de l'eau.....	113
3.2	Structuration physico-chimique de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.....	114
3.2.1	Variabilité spatiale intra- et inter-fleuves	114
3.2.2	Variabilité spatio-temporelle à partir des paramètres environnementaux	116
3.3	Paramètres descripteurs de la matière particulaire en suspension.....	118
3.3.1	Concentrations en MES.....	118
3.3.2	Rapports isotopiques et élémentaires de la MOP en suspension.....	119
3.3.3	Azote et carbone organiques particulaires et rapport C/N.....	122
3.3.4	Pigments chlorophylliens	123
3.3.5	Acides gras	125
4	Discussion.....	127
4.1	Structuration de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde à partir des paramètres environnementaux	127
4.2	La MOP de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.....	130
4.2.1	Signatures des différentes sources de matière organique	130
4.2.2	Variations des rapports isotopiques et élémentaires de la MOP.....	133
4.2.3	Composition de la MOP	135
4.3	Variabilités et forçages environnementaux sur la composition de la matière organique	137
4.4	Implication de la composition du COP pour les communautés biologiques.....	139
Chapitre 4 : communautés planctoniques.....		141
1	Introduction.....	142
2	Matériels et méthodes	144
2.1	Stations d'échantillonnage, paramètres abiotiques et matériel particulaire	145
2.2	Le zooplancton	145

2.3	Traitement des données	145
3	Résultats.....	146
3.1	Inventaire des espèces présentes dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde ..	146
3.1.1	Variabilité temporelle des amphipodes et mysidacés dominants	146
3.1.2	Variabilité spatiale des amphipodes et mysidacés dominants	148
3.1.3	Variabilité du mésozooplancton en lien avec les paramètres environnementaux	150
3.2	Dynamique annuelle du copépode calanoïde <i>Eurytemora affinis</i> dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.....	151
3.3	Facteurs responsables de la variabilité de la productivité du copépode <i>Eurytemora affinis</i> : température versus disponibilité en nourriture ?	178
4	Discussion.....	208
4.1	Espèces planctoniques dominantes de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde ..	208
4.2	Evolution et adaptation du copépode <i>Eurytemora affinis</i>	209
	Conclusion : Synthèse et perspectives	211
	Bibliographie.....	225

Introduction générale



1 Les estuaires : des systèmes complexes

Les environnements côtiers et littoraux, dont font partie les estuaires, sont parmi les écosystèmes les plus sensibles aux changements climatiques globaux, induits en grande majorité par les activités anthropiques (David, 2006 ; GIEC, 2007). Les estuaires sont des zones de transition entre les eaux continentales et les eaux marines. Ce conflit entre les deux masses d'eau aux caractéristiques différentes a toujours rendu complexe la compréhension du fonctionnement des estuaires.

1.1 Qu'est-ce qu'un estuaire ?

L'une des premières définitions d'un estuaire a été établie par Pritchard (1967), basée sur la notion de salinité. Fairbridge (1980) y a ensuite inclus la notion de marée. Mais l'ensemble des précédentes définitions ne sont que le point de vue des physiciens. La complexité à établir une définition globale d'un estuaire réside également dans la prise en compte de la vision des estuaires par les sédimentologues, les géologues et, comme insistaient Elliott & McLusky (2002), sur la nécessité d'une prise en compte des compartiments biologiques. Les définitions évoluant au cours du temps, une vue d'ensemble des définitions et des classifications des estuaires a été réalisée par Valle-Levinson (2010) et Day *et al.* (2013). Géologiquement, les estuaires sont des systèmes jeunes en perpétuel changement et qui sont naturellement voués à être comblés lorsque le taux d'accumulation sédimentaire est constant (Ray, 2005).

Dans ce manuscrit, on retiendra la définition de Fairbridge (1980) qui décrivait un estuaire comme « un bras de mer pénétrant une vallée fluviale jusqu'à la limite amont de propagation de la marée, habituellement divisible en trois secteurs : (a) un bas estuaire ou estuaire marin ; (b) un estuaire moyen sujet à d'importants mélanges entre eaux douces et eaux salées ; (c) un haut estuaire ou estuaire fluvial, caractérisé par de l'eau douce mais des actions quotidiennes de la marée ». D'un point de vue écologique, un estuaire est considéré comme un écosystème « juvénile », possédant une stratégie de croissance du fait d'une richesse spécifique faible mais des abondances et des productions élevées des communautés biologiques (Frontier *et al.*, 2008).

1.2 Pourquoi un estuaire est-il naturellement complexe ?

Lieux de rencontre entre les eaux continentales et les eaux marines, les estuaires sont définis comme des zones de transition. Les interactions entre les paramètres physico-chimiques propres à chacune des masses d'eau engendrent la formation d'écosystèmes complexes et fluctuants. En effet, les marées, ajoutées aux débits ainsi qu'aux courants de circulation, ont pour effet majeur d'homogénéiser les masses d'eaux continentale et marine. C'est ainsi que McLusky (1981) décrit les estuaires comme des environnements dynamiques où les paramètres physico-chimiques ainsi que biologiques présentent une variabilité spatiale et temporelle élevée. En effet, le mélange des deux masses d'eau induit de forts gradients des paramètres environnementaux (tels que la salinité et les matières en suspension : MES) au sein d'un continuum fluvio-estuarien.

Les estuaires sont également considérés comme des exutoires des bassins versants et *a fortiori* des réceptacles d'apports amont riches en sels nutritifs et matières organiques (Abril *et al.*, 2002). Ils sont donc des zones de transit de matière et sont dès lors des environnements privilégiés pour sa transformation (floculation, adsorption...) et sa dégradation (consommation, activités microbiennes... ; Heip *et al.*, 1995). La diversité des apports en matière organique (MO) au sein des estuaires complexifie également la compréhension du fonctionnement de ces systèmes. Elle peut être allochtone, c'est-à-dire produite en dehors du système estuarien (d'origine strictement fluviale ou océanique, anthropique...), ou autochtone, issue d'une production strictement estuarienne (phytoplancton, microphytobenthos, macrophytes...). De la même façon que les paramètres physico-chimiques, la contribution de ces sources au pool de matière organique en suspension ou sédimentaire (organique et inorganique) dépend de la localisation au sein du continuum fluvio-estuarien et également de la période de l'année. La variabilité de la composition du pool de matière organique est donc variable spatialement et temporellement à une échelle tidale (coefficients, débits), saisonnière (crues et étiages) et interannuelle (Veyssy *et al.*, 1999 ; Etcheber *et al.*, 2011 ; Savoye *et al.*, 2012).

Certains estuaires, notamment les estuaires macrotidaux, présentent un phénomène naturel relativement complexe ayant de nombreuses conséquences sur le fonctionnement de l'estuaire. Ce phénomène résulte de la circulation résiduelle engendrée par l'écoulement différentiel des eaux douces et des eaux salées, ainsi que de l'asymétrie de l'onde de marée. En lien avec l'écoulement des eaux douces en surface (moins denses) et des eaux salées en

profondeur, l'accumulation élevée de MES est à l'origine de la formation d'une zone de turbidité maximum : le « bouchon vaseux » (BV : Castaing & Allen, 1981 ; Sottolichio & Castaing, 1999). Le BV est issu du piégeage de particules fines du fait d'une circulation résiduelle en amont de l'intrusion saline (Sottolichio, 1999). Il est soumis à des migrations longitudinales et à des cycles de dépôt et de remise en suspension à différentes échelles de temps (Allen, 1972 ; Sottolichio, 1999) selon l'intensité des débits fluviaux.

C'est donc cette variabilité naturelle rapide des paramètres physico-chimiques qui rend la compréhension et la dynamique d'un estuaire si complexes. L'importance accrue des impacts anthropiques, en particulier durant les vingt dernières années, a par ailleurs amplifié cette complexité (Mauvais & Guillaud, 1994 ; David *et al.*, 2005 ; Elliott & Quintino, 2007 ; Coupry *et al.*, 2008 ; Chaalali *et al.*, 2013a). En effet, le développement des activités humaines a fait perdre aux plus grands estuaires certaines de leurs fonctionnalités écologiques (fragmentation des habitats, modification de la biodiversité et de l'hydrodynamique...), allant même jusqu'à menacer leur dynamique.

1.3 Vivre normalement ou s'adapter continuellement dans un estuaire ?

De l'embouchure jusqu'à leur limite amont, les estuaires présentent de très forts gradients physiques et chimiques, offrant un continuum fluvio-estuarien complexe aux organismes qui les peuplent. Ces systèmes fluctuants sont-ils stressants, contraignants pour les organismes ? Cette question a soulevé de nombreux débats car il est très difficile de distinguer la variabilité naturelle du milieu de celle engendrée par l'homme et ses activités ; c'est ce que l'on appelle le « paradoxe estuarien » (Elliott & Quintino, 2007 ; Dauvin & Ruellet, 2009). Les espèces sont naturellement soumises et adaptées aux fortes variabilités des conditions environnementales de leur écosystème (Castel, 1993 ; David, 2006). Il ne faut pas oublier également que les estuaires sont des continuums biologiques régis par des gradients environnementaux forts et qu'une biodiversité élevée n'est pas forcément le témoin d'un environnement sain présentant un bon fonctionnement écologique. À l'inverse également, un environnement où la richesse spécifique est faible n'est pas forcément le signe d'un environnement de mauvaise qualité ; en témoigne la productivité élevée des espèces estuariennes.

Les espèces présentes au sein d'un estuaire sont naturellement soumises et adaptées à des variations importantes des paramètres physico-chimiques de leur environnement. Cette capacité à s'adapter rapidement à des changements rapides en fait des espèces très compétitrices et robustes par rapport à d'autres espèces plus sensibles. C'est pourquoi les estuaires sont très souvent caractérisés comme paucispécifiques (à très faible biodiversité) sans pour autant qu'un parallèle direct soit réalisé avec une « mauvaise qualité de l'environnement » (McLusky & Elliott, 2004).

Malgré leur adaptation à un environnement fluctuant et contraignant, les espèces estuariennes ressentent des perturbations et/ou modifications ponctuelles et/ou chroniques de leur écosystème. Dans l'estuaire de l'Escaut par exemple, il a été possible d'observer une recolonisation de la partie amont de l'estuaire par le copépode calanoïde *Eurytemora affinis* en lien avec une amélioration de la qualité de l'eau (Appeltans *et al.*, 2003 ; Mialet *et al.*, 2010, 2011). Dans l'estuaire de la Gironde, les espèces *Eurytemora affinis* et *Acartia bifilosa* ont modifié leur répartition longitudinale en lien avec des modifications de température et de salinité (Chaalali *et al.*, 2013b, c).

1.4 Que représentent les estuaires pour l'Homme ?

Ne représentant que 6% de la superficie des eaux marines (Costanza *et al.*, 1997), les écosystèmes côtiers et littoraux concentrent pas moins de 60% de la population mondiale et bientôt 75% aux alentours de 2025 (Bianchi, 2007). En terme financier, les estuaires participent à 33% de la valeur économique des systèmes marins (Costanza *et al.*, 1997). En plus d'être hautement productifs (Costanza *et al.*, 1997), ils possèdent un rôle écologique fondamental au regard de leur importance en tant que zone de nourricerie, de croissance et de couloir migratoire pour un grand nombre d'espèces de poissons et d'oiseaux (McLusky & Elliott, 2004 ; Pasquaud *et al.*, 2012).

Depuis toujours, l'homme associe les écosystèmes côtiers à de très forts enjeux économiques et sociétaux. Les estuaires accueillent des activités industrielles (raffineries, usines) avec en parallèle les infrastructures nécessaires à leur bon fonctionnement (tunnels, ponts...). Les activités portuaires se sont fortement développées à partir du milieu du XIX^{ème} siècle, favorisant les échanges économiques mais modifiant de façon importante la morphologie des estuaires. Les estuaires sont également un service majeur lorsque l'on parle d'alimentation avec les activités de pêche, d'aquaculture et d'agriculture. De plus, leur eau est

utilisée en tant que ressource de choix pour l'industrie et l'agriculture (refroidissement des centrales nucléaires, irrigation...). Les estuaires ont un rôle majeur aussi en tant que services culturels, patrimoniaux et touristiques.

1.5 Les estuaires sont-ils sous pression ?

Les réflexions actuelles sont tournées vers deux types de pressions majeures : d'une part, une pression climatique à travers le changement climatique global et, d'autre part, une pression anthropique croissante en lien avec une explosion démographique entraînant de nombreuses conséquences (augmentation des activités de pêche, de pompage, de tourisme, etc.).

A travers l'ensemble des biens et des services rendus par les estuaires, les pressions anthropiques sont croissantes dans les écosystèmes côtiers et sont, par leur effet cumulé, susceptibles de moduler ou d'accroître les modifications environnementales en lien avec le climat (Jouanneau *et al.*, 1990 ; David, 2006 ; Girardin *et al.*, 2008 ; Ducrottoy, 2010).

Dans ce contexte actuel de changement global, de nombreux travaux ont mis en avant que les principales évolutions actuelles (hors modifications aiguës telles que des pollutions/aménagements ponctuels) sont l'augmentation de la température et le phénomène de « marinisation » (intrusion saline accrue) (Cloern *et al.*, 2010 ; Goberville *et al.*, 2010, 2011 ; Chaalali *et al.*, 2013a, b). Ces modifications ont un effet sur les aires de répartition des espèces, sur la phénologie et la diversité des organismes, ainsi que sur leur réactivité, c'est-à-dire leur temps d'adaptation vis-à-vis de ces modifications environnementales (David *et al.*, 2007b ; Nicolas *et al.*, 2010 ; Chaalali *et al.*, 2013a, b, c). Cet ensemble de changements observés à l'échelle des communautés engendre majoritairement un déclin, voire la disparition, de certaines espèces (Pronier & Rochard, 1998) ou, à l'inverse, l'apparition d'autres espèces (Rose, 2005 ; David *et al.*, 2007b). Certaines espèces invasives et/ou opportunistes peuvent bénéficier de ces nouvelles conditions et s'installer dans ces systèmes (Azémar *et al.*, 2007).

2 L'estuaire de la Gironde

2.1 Caractéristiques physiques

2.1.1 Situation géographique

L'estuaire de la Gironde est situé dans le sud-ouest de la France (Figure 0.1). Il est considéré comme le plus grand estuaire d'Europe Occidentale (Salomon, 2002). L'estuaire de la Gironde naît de la confluence de deux fleuves, la Garonne et la Dordogne, et draine de ce fait un bassin versant d'environ 71000 km² (la Garonne participe à un peu plus de deux tiers de ce drainage : 57000 km² et 24000 km² pour la Dordogne). Le Bec d'Ambès, lieu de confluence entre la Garonne et la Dordogne, est considéré comme la limite amont « moyenne » de l'intrusion saline. La section haline représente environ 76 km à partir du PK 20 (confluence de la Garonne et de la Dordogne) jusqu'à son point le plus en aval, la pointe de Grave, c'est-à-dire à l'embouchure de l'estuaire. La partie entre la limite amont de détection de la salinité et celle de l'influence de la marée dynamique est appelée « estuaire fluvial » [« tidal fresh estuary » selon Elliott & Hemingway (2002)]. Elle s'étend jusqu'à la ville de Pessac-sur-Dordogne et La Réole sur la Garonne. De par sa superficie d'environ 635 km² l'estuaire halin de la Gironde est le plus grand estuaire de France et d'Europe occidentale. Précisément, l'estuaire de la Gironde est traditionnellement subdivisé en quatre zones distinctes (Figure 0.1) : l'estuaire fluvial (en amont du Bec d'Ambès) en Garonne et en Dordogne, l'estuaire amont (du Bec d'Ambès à St-Christoly), l'estuaire aval (jusqu'à l'embouchure à la pointe de Grave) et l'embouchure et son panache (en aval de la pointe de Grave).

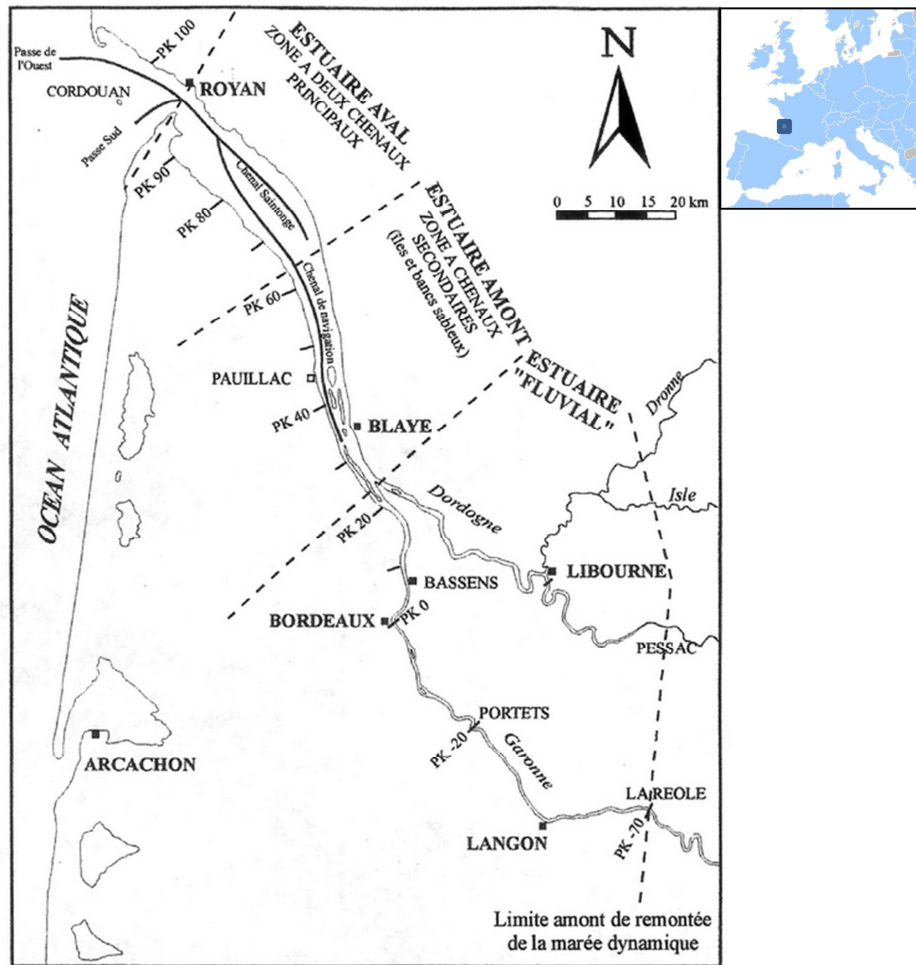


Figure 0.1 : Présentation de l'estuaire de la Gironde. PK = distance en km à partir du Pont de Pierre à Bordeaux. Source : Energie de la Lune[®].

2.1.2 Un contexte hydro-sédimentaire spécifique

À la confluence entre les eaux marines et les eaux douces, de nombreuses variations hydro-sédimentaires sont mesurables. Il est possible d'observer via la base de données du Service d'Observation en Milieu LITtoral (SOMLIT ; <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/>), un écart de température pouvant être supérieur à 3°C entre les deux masses d'eaux. Les températures de l'eau en aval sont légèrement plus chaudes qu'en amont en hiver, et inversement en été. D'une année à l'autre, les valeurs de température de l'eau varient entre 6 et 25°C au sein de l'ensemble de l'estuaire de la Gironde. Castaing (1981) a mis en évidence un système bi-couche (gradient vertical ; phénomène de stratification des eaux) en aval entre les eaux néritiques de fond et les eaux estuariennes de surface.

L'estuaire de la Gironde est de type macrotidal (marnage de 1,5 à 5 m selon l'intensité des coefficients de marée) (Sottolichio & Castaing, 1999). La marée, de type semi-diurne

(période de 12 h 25 min), engendre une onde sinusoïdale à l'embouchure de l'estuaire. Celle-ci se modifie lors de sa propagation vers l'amont, devenant dissymétrique principalement en raison de la diminution de la profondeur et de la convergence des rives. L'estuaire de la Gironde est également hyper-synchrone, c'est-à-dire que l'amplitude de la marée augmente de l'aval vers l'amont de l'estuaire avant de se dissiper à l'amont. Ce phénomène est issu du rétrécissement de la section transversale qui est supérieur à l'effet de la dissipation d'énergie par l'écoulement (Le Floch, 1961).

Les vitesses de courants varient beaucoup dans l'estuaire, avec des durées de flot plus courtes que celles de jusant, et des vitesses de courants plus élevées au flot qu'en jusant (Allen *et al.*, 1980 ; Castaing, 1981). Cette variabilité de la vitesse des courants engendre également une stratification de la colonne d'eau ; celle-ci peut être plus ou moins perceptible dans l'estuaire aval et l'est de moins en moins vers l'amont (Allen *et al.*, 1972 ; David *et al.*, 2007b). Les courants de marée peuvent atteindre $3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ en surface et $1,5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ au fond lors des périodes de vives eaux (Sottolichio, 1999). Ces vitesses de courants dépendent beaucoup de l'hydrologie pluvio-nivale et donc de la période de l'année (printemps : fonte des neiges ; automne-hiver : importantes précipitations). En effet, les débits (volumes d'eau) sont maximaux durant les périodes de crues (associées à la période hivernale, janvier-février) et minimaux durant les périodes d'étiages s'étalant de juillet à septembre. Le débit moyen de la Gironde (estimé de 1959 à 2012) est de $912 \text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$, dont $590 \text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ pour la Garonne et $322 \text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ pour la Dordogne (Lanoux, 2013). Durant les périodes de crues, une importante advection fluviale peut réduire la propagation de la marée dynamique, repoussant la limite tidale vers l'aval et inversement durant les périodes d'étiages. La salinité des eaux de l'estuaire traduit l'intensité de l'intrusion des eaux marines lors du flot. L'estuaire peut ainsi être subdivisé en quatre régions distinctes (Sottolichio, 1999 ; Lobry, 2004) : l'estuaire poly-halin ($> 18 \text{ P.S.U.}$), l'estuaire méso-halin ($5 \text{ à } 18 \text{ P.S.U.}$), l'estuaire oligo-halin ($0,5 \text{ à } 5 \text{ P.S.U.}$) et l'estuaire fluvial ($< 0,5 \text{ P.S.U.}$).

Le gradient de salinité de l'estuaire dépendant à la fois de l'importance des débits et des coefficients de marée, on observe des variations temporelles et spatiales du positionnement de ces 4 zones (Figure 0.2).

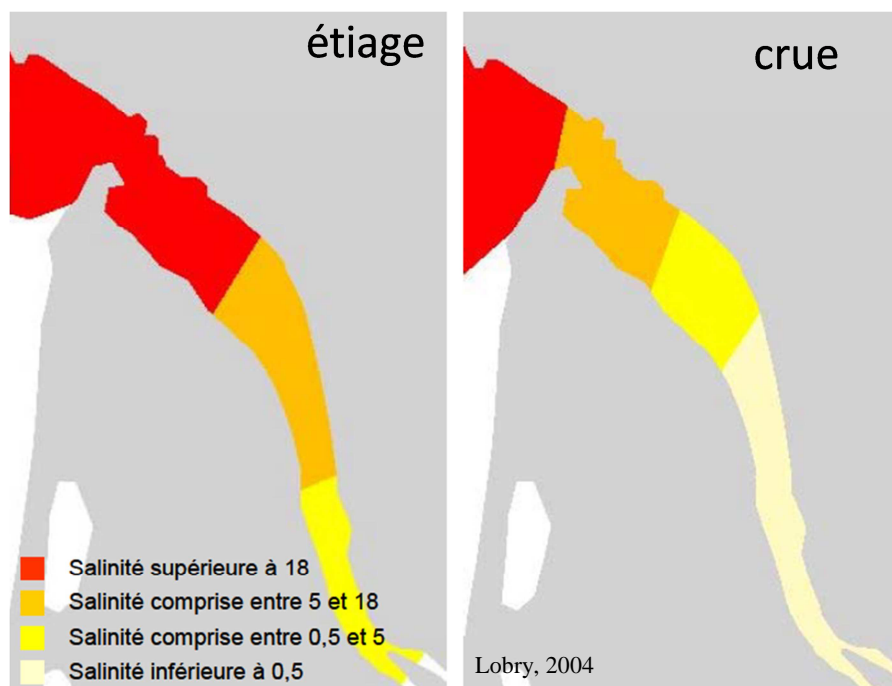


Figure 0.2 : Variabilité spatio-temporelle du gradient de salinité séparant 4 zones distinctes dans l'estuaire de la Gironde (d'après Lobry, 2004).

Un fait très caractéristique de l'estuaire de la Gironde est la formation d'un « bouchon vaseux » (BV) ou zone de turbidité maximum (ZTM - dépassant régulièrement 1 g.l^{-1}). Le BV résulte du piégeage de particules fines issues d'une circulation résiduelle en amont de l'intrusion saline (Dyer, 1986 ; Sottolichio, 1999). Il marque la « frontière » entre les masses d'eaux salées « marines » et les eaux douces « continentales » (Sottolichio & Castaing, 1999 ; Allen & Ingram, 2002). De la même façon que les masses d'eau à salinité élevée, les masses d'eau caractérisées par des teneurs importantes en MES se déplacent dans l'estuaire de la Gironde, remontant durant la période estivale au niveau de la ville de Bordeaux et pouvant être expulsées lors de très fortes crues (Sottolichio, 1999).

L'estuaire de la Gironde est relativement bien oxygéné. La concentration en oxygène dissous varie dans l'espace et dans le temps, présentant un gradient longitudinal décroissant des eaux fluviales (11 mg.l^{-1}) jusqu'aux eaux marines ($5-8 \text{ mg.l}^{-1}$) (Gasparini, 1997). Néanmoins, la combinaison des périodes d'étiages augmentant la concentration des MES en amont (remontée du BV) et d'une hausse des températures essentiellement marquée dans les eaux oligo-halines ou dulcicoles, engendre des épisodes hypoxiques à anoxiques (de 0 à 20% de saturation en oxygène), dans le BV au niveau de la Communauté Urbaine de Bordeaux (CUB) (Etcheber *et al.*, 2011).

Les apports en provenance des bassins versants de la Garonne et de la Dordogne amènent des quantités importantes de MES (organiques ou non) et de composés dissous. L'importance de l'apport particulaire au sein de l'estuaire de la Gironde inhibe en grande partie la production primaire micro-algale (les nutriments ne constituent pas un facteur limitant pour la production primaire ; Van Spaendonk *et al.*, 1993) dans les zones oligo- et méso-halines. Les nutriments ne sont donc que très peu consommés et il en résulte un comportement conservatif de ces derniers dans l'estuaire (Cabeçadas *et al.*, 1999).

Les sédiments sont constitués et couverts à plus de 62% par les vases (< 63 μm) ainsi que par les sables très fins (< 125 μm) du Bec d'Ambès jusqu'au PK 80. Les autres faciès de types « sables moyens » et « sables grossiers » apparaissent secondaires. Les courants de marées et l'hydrodynamisme élevé constituent les principaux facteurs de la mobilité et de la composition granulométrique des sédiments de l'estuaire de la Gironde.

2.1.3 Impacts anthropiques

De nombreuses études ont montré que les systèmes côtiers et littoraux sont soumis à un forçage climatique agissant à une échelle globale mais également locale (David, 2006 ; Chaalali, 2013). Ainsi, les eaux méso- et oligohalines de l'estuaire de la Gironde se sont réchauffées de +2°C depuis 1978 en réponse à une augmentation des températures atmosphériques (Chaalali, 2013). Ce phénomène peut être amplifié globalement par les activités humaines, mais il peut également être amplifié très localement. Dans l'estuaire de la Gironde, la centrale nucléaire du Blayais (PK 52) engendre à travers ses rejets (eaux de refroidissement) depuis 1981, un réchauffement des eaux sous la forme d'une tache thermique autour de la centrale (+ 1 à 3°C ; Béguer, 2009). De plus, les turbines de refroidissement des réacteurs aspirent et rejettent de façon « sub létale » une quantité non négligeable d'organismes (Béguer, 2009).

L'estuaire de la Gironde faisant partie des estuaires les plus pratiqués en Europe (commerce, tourisme,...), les chenaux de navigation sont très entretenus toute l'année, ce qui engendre un volume de sédiment déplacé très important (≈ 7 millions m^3 en 2006, rapport CETMEF, 2006. <http://www.cetmef.equipement.gouv.fr>) pouvant modifier les vitesses de courants et donc impacter les habitats et les communautés biologiques (Essink, 1999 ; Schratzberger *et al.*, 2000).

Comme évoqué précédemment, les débits régissent la variabilité de beaucoup de paramètres environnementaux. Or, les activités humaines à travers l'agriculture, la viticulture et autres nécessitent beaucoup d'eau. De grosses installations telles que des barrages et systèmes de pompages ont vu le jour sur la Dordogne et la Garonne (ex. : Tuilières, Golfech), pouvant modifier saisonnièrement les débits et constituant des obstacles pour les espèces migratrices (Imbert *et al.*, 2008). De plus, l'installation de barrages induit un réchauffement des eaux en aval car le temps de résidence des eaux augmente.

Les activités humaines qui ont suscité beaucoup d'études dans l'estuaire de la Gironde, sont celles qui ont engendré des pollutions métalliques et/ou organiques. En effet, le site de Decazeville par exemple a engendré une pollution chronique en métaux lourds tels que le cadmium et le zinc (Jouanneau *et al.*, 1990 ; Grousset *et al.*, 1999). Les flux de contaminants transportés vers l'estuaire ont cependant diminué, entre 5 et 30 t.an⁻¹ (Schäfer *et al.*, 2002). En plus des polluants métalliques, les polluants organiques sont également bien présents en Gironde (Budzinski *et al.*, 1998). Il s'agit principalement des hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP), des polychlorobiphényles (PCB) et des pesticides. Ce sont des composés apportés par la Garonne et la Dordogne, adsorbés à l'ensemble des particules en suspension ou également sous forme dissoute pour les pesticides. Au début de la partie fluviale de l'estuaire, les quantités estimées sont de l'ordre de 10 à 50 ng.g⁻¹ (Budzinski *et al.*, 1998). La surveillance de ces composés s'effectue principalement durant le printemps et l'été, périodes où le traitement des cultures est le plus intense.

2.2 Communautés biologiques

2.2.1 Production primaire

Lemaire *et al.* (2002) présentaient l'estuaire de la Gironde sur l'intégralité du gradient salin comme un estuaire possédant une très faible biomasse phytoplanctonique, notamment au sein du bouchon vaseux, et avec de faibles amplitudes de variation en comparaison avec d'autres estuaires nord-Européens. La très forte turbidité de l'estuaire a pour effet immédiat d'inhiber toute, ou en très grande partie, la production primaire car elle limite fortement la pénétration de la lumière (Irigoiien & Castel, 1997). De plus, Irigoien & Castel (1997) ont mis en avant le fait que la production primaire était nulle au sein du bouchon vaseux et que la faible quantité de chlorophylle mesurée serait principalement issue de la remise en suspension d'une partie du microphytobenthos des vasières intertidales. Nzigou (2012) a montré que le

microphytobenthos joue un rôle majeur dans la dynamique de la chlorophylle *a* dans l'estuaire de la Gironde, car les zones intertidales sont les sources autotrophes les plus productives de l'estuaire. Le microphytobenthos peut être remis en suspension au cours de chaque marée et donc participer activement aux teneurs de chlorophylle *a* dans la colonne d'eau. Lemaire *et al.* (2002) et Fuentes Cid *et al.* (2012) privilégient le fait que le matériel phytoplanctonique provient principalement de transport allochtone de matériel dégradé. Cette hypothèse tend à être confirmée par les travaux de Savoye *et al.* (2012) montrant la très faible contribution du phytoplancton autochtone à la composition de la MOP en comparaison aux autres sources de matière organique.

2.2.2 Faune planctonique

La communauté zooplanctonique de l'estuaire de la Gironde est caractérisée comme étant paucispécifique (biodiversité faible) dans sa partie haline (estuaire amont et aval). A la différence des systèmes côtiers, la composition faunistique planctonique estuarienne est majoritairement dominée par l'holoplancton (« plancton vrai », les organismes qui restent à l'état de plancton tout au long de leur cycle de vie) qui se compose principalement de copépodes. La production primaire étant très limitée au sein de l'estuaire, contrairement à la biomasse bactérienne hétérotrophe qui est supérieure à celle du phytoplancton (Goosen *et al.*, 1999), le compartiment zooplanctonique devient dès lors un compartiment clé au sein du réseau trophique. En effet, il permet le transfert de carbone organique d'origine bactérienne vers les maillons trophiques supérieurs comme les consommateurs secondaires et tertiaires (David *et al.*, 2005 ; Rombouts *et al.*, 2009) et est caractérisé par une très forte production en lien avec la quantité et la qualité nutritive des matières en suspension (Gasparini, 1997 ; Gasparini & Castel, 1997 ; David *et al.*, 2006). Dans les zones oligo- et mésohalines, le zooplancton de l'estuaire de la Gironde est caractérisé par 4 espèces majeures (hors méroplancton et plancton gélatineux¹) : deux espèces de copépodes, *Eurytemora affinis* et *Acartia bifilosa*, et deux espèces de mysidacés, *Neomysis integer* et *Mesopodopsis slabberi* (Sorbe, 1981). La distribution des espèces présente une variabilité spatiale interspécifique très marquée. Ceci est dû à leur *preferendum* halin et thermique et à la combinaison d'autres facteurs tels que la concentration en MES ou la disponibilité des proies. Par exemple, *E. affinis* est préférentiellement observé en amont du bouchon vaseux (5-15 P.S.U.) alors que *A. bifilosa* est présent davantage en aval dans les régions méso- et polyhalines de l'estuaire

¹ Les méthodes d'échantillonnages utilisées dans les études ne permettent pas d'avoir une vision robuste de ces compartiments.

(Sautour & Castel, 1995 ; David *et al.*, 2005). Ces deux espèces de copépodes ont une période de production entre avril et mai avec également une autre période de production en automne mais qui est de plus faible ampleur, vers septembre pour *E. affinis* et plutôt estivale pour *A. bifilosa* (Castel & Feurtet, 1989 ; Feurtet, 1989 ; David *et al.*, 2005 ; David, 2006 ; David *et al.*, 2007a ; Selleslagh *et al.*, 2012). Chaque espèce possède sa propre niche écologique, c'est-à-dire que l'espèce se développe dans un environnement de façon optimale selon certaines conditions environnementales. La distribution de chaque espèce présente donc une variabilité spatiale très marquée. Ceci est dû à la disponibilité des proies, mais également à leur *preferendum* halin et thermique, à leurs propres niches écologiques et également à l'évolution de leurs niches et leur adaptabilité en réponse à ces modifications (Sautour & Castel, 1995 ; Chaalali *et al.*, 2013b).

L'évolution et les modifications des écosystèmes en lien avec les forçages climatiques et anthropiques ne sont pas sans conséquence. Depuis 1983, une nouvelle espèce de copépode, *Acartia tonsa*, est arrivée dans l'estuaire de la Gironde via des eaux de ballast, et y est bien établie depuis 2003-2004 (David *et al.*, 2007b ; Chaalali *et al.*, 2013b). Cette espèce atteint des abondances comparables à celles d'*Eurytemora affinis*. Depuis le début des années 2010, l'espèce *Pseudodiaptomus marinus* a également fait son apparition dans la zone poly-haline de l'estuaire (Brylinski *et al.*, 2012 ; Sautour & Dessier, soumis) probablement en lien avec des eaux de ballast et une pérennisation de l'espèce (beaucoup de femelles ovigères) en lien avec le réchauffement des eaux. Le succès de la colonisation de l'estuaire de la Gironde par *Acartia tonsa* est dû à la marinisation et au réchauffement du système (David *et al.*, 2007b ; Chaalali *et al.*, 2013c). Cette implantation a eu pour conséquence des changements phénologiques chez l'une des espèces natives occupant la même zone haline (*Acartia bifilosa*) qui présente désormais une période de production plus précoce (David *et al.*, 2007b).

Suite à des épisodes de plus en plus récurrents de fortes concentrations d'organismes gélatineux, notamment durant l'été 2012, un suivi mensuel de ces organismes a été mis en place depuis 2013 dans les parties amont et aval de l'estuaire de la Gironde. Aucune étude ciblée n'avait été réalisée jusqu'alors sur ce compartiment biologique dans cet estuaire ; seul Tiffon (1956) a fait référence à une espèce introduite de méduse, *Nemopsis bachei*. Les premiers résultats du suivi indiquent principalement la présence entre mai et novembre de 4 espèces majeures, à savoir *Nemopsis bachei*, *Blackfordia virginica*, *Rhizostoma octopus* et *Maeotias marginata* dans l'estuaire amont et aval de l'estuaire de la Gironde (Nowaczyk *et al.*, en prép.). Ces méduses étant planctonophages et en fortes concentrations, elles induisent

une forte compétition trophique au sein du compartiment zooplanctonique, notamment avec les larves de poissons.

2.2.3 Faune benthique

Bachelet (1979) et Bachelet *et al.* (1980) pour le macrobenthos, Sorbe (1981) pour le suprabenthos et Santos (1995) sont les premiers auteurs à s'être intéressés à l'écologie des communautés benthiques de l'estuaire de la Gironde. Les principales études récentes portant sur la faune benthique rentrent dans le cadre de l'application de la Directive européenne Cadre sur l'Eau (Dauvin *et al.*, 2009 ; Blanchet *et al.*, 2014) et de la surveillance écologique de la centrale nucléaire du Blayais (CNPE) (Bachelet & Leconte, 2014).

De manière générale, la faune benthique est relativement paucispécifique dans l'estuaire halin, la richesse spécifique tendant par ailleurs à décroître de l'aval vers l'amont. Les abondances et biomasses macrobenthiques sont fortes dans le domaine intertidal, dues à la dominance d'un petit nombre d'espèces, et remarquablement faibles dans le domaine subtidal, en raison de la forte turbidité des eaux (Bachelet *et al.*, 1980 ; Bachelet, 1986).

Au sein du domaine **intertidal** de la Gironde, les abondances peuvent dépasser 25000 ind.m⁻². Trois points sont suivis dans le cadre de la surveillance écologique du Blayais (Bachelet & Leconte, 2014) :

- au PK 66, peuplement dominé en biomasse par le Bivalve *Scrobicularia plana*, et en abondance par le Polychète *Streblospio shrubsolii* et l'Amphipode *Corophium volutator* ;
- au PK 55, dominance de *C. volutator*, de l'Isopode *Cyathura carinata* et de l'Oligochète *Tubificoides heterochaetus* ;
- au PK 35, dominance quasi-exclusive de l'Oligochète *Limnodrilus hofmeisteri*.

Dans le domaine **subtidal**, les densités sont beaucoup moins importantes, très souvent inférieures à 1000 ind.m⁻². Trois points sont également suivis (Bachelet & Leconte, 2014) :

- au PK 67, peuplement à base de Polychètes dépositives (notamment *S. shrubsolii* et *Heteromastus filiformis*) et présence de Mysidacés (*Mesopodopsis slabberi*, *Neomysis integer*) ;
- au PK 52, dominance des Mysidacés et Oligochètes ;
- au PK 30, dominance de Crustacés nageurs (Amphipodes, Mysidacés) et de larves d'Insectes.

A travers leur suivi régulier, Bachelet & Leconte (2014) ont mis en évidence depuis 10 ans une dégradation importante des communautés benthiques, tant au niveau de la richesse spécifique que des abondances. Les causes de ce déclin ne sont pas encore clairement établies.

La méiofaune a été très peu étudiée dans l'estuaire de la Gironde. Elle présente des abondances relativement élevées dans la partie centrale (PK 55) de l'estuaire, variant entre 200 et 7500 ind.10cm⁻² (Santos *et al.*, 1996), plus que dans les chenaux où les abondances varient entre 10 et 100 ind.10cm⁻² (Castel *et al.*, 1994). Les principaux groupes présents sont les nématodes et les copépodes harpacticoïdes (*Nannopus palustris*, *Microarthridion littorale*, *Stenhelia palustris*). Plusieurs autres groupes zoologiques ont été répertoriés malgré leurs très faibles abondances : il s'agit des rotifères, ostracodes et tardigrades (Santos, 1995).

2.2.4 Ichtyofaune

Girardin *et al.* (2008) ont identifié 90 espèces peuplant l'estuaire depuis ces 30 dernières années. Les espèces les plus courantes sont les espèces dites « estuarine resident » des eaux continentales, diadromes, catadromes, les espèces juvéniles d'origine marine, les espèces migrantes et les espèces marines accidentelles (Lobry *et al.*, 2003). L'esturgeon d'Europe *Acipenser sturio* constitue une espèce emblématique de l'estuaire de la Gironde (Rochard *et al.*, 2001). En comparaison avec d'autres estuaires, l'estuaire de la Gironde possède une richesse spécifique de l'ichtyofaune plutôt élevée avec la présence de 11 espèces de migrateurs amphihalins (Boët *et al.*, 2009).

2.3 Objectifs et organisation du manuscrit

Depuis quelques décennies, l'estuaire de la Gironde fait l'objet de nombreux suivis d'observation (SOMLIT, Blayais) et de programmes de recherches ayant pour but de caractériser et de comprendre son fonctionnement actuel et ses évolutions passées (récentes) et à venir. Les suivis et programmes de recherche se sont intéressés aux paramètres physico-chimiques, sédimentaires et biologiques (Veyssy *et al.*, 1999 ; David *et al.*, 2005 ; Girardin *et al.*, 2008 ; Goberville *et al.*, 2010 ; Sottolichio *et al.*, 2011 ; Savoye *et al.*, 2012 ; Chaalali, 2013).

Ces travaux ont porté essentiellement sur l'estuaire halin, et très peu sur la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde (comprise entre le Bec d'Ambès (PK 25) et la limite amont de l'influence de la marée dynamique (PK -70)). Cette dernière est caractérisée sur la

Garonne par une très forte urbanisation : la Communauté Urbaine de Bordeaux (CUB) rassemble 28 communes, ce qui en fait la 4^{ème} plus grande agglomération de France avec plus de 720 000 habitants, derrière notamment Toulouse qui est aussi située sur la Garonne. Cette pression démographique va croître fortement dans les années à venir. La notion de développement durable est actuellement considérée comme un véritable sésame vers l'avenir. Cette notion passe par le respect de l'environnement. Mais pour le respecter et l'entretenir, il faut tout d'abord le connaître. Or la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde peut être considérée comme une « boîte noire » de connaissance, en particulier en ce qui concerne les communautés biologiques planctoniques et benthiques.

C'est dans ce contexte qu'il nous a semblé important de se questionner sur l'état d'un environnement qui tend à devenir de plus en plus stressant pour les organismes et donc dans un premier temps d'en établir un « état de référence ».

C'est ainsi que le programme pluridisciplinaire « ETIAGE » (ETude Intégrée de l'effet des Apports amont et locaux sur le fonctionnement de la Garonne Estuarienne) a été créé avec comme objectif principal de déterminer les effets combinés des pressions anthropiques du bassin versant éloigné, du bassin versant proche et des modifications climatiques actuelles sur la qualité de l'environnement. Ce programme, subdivisé en 5 axes, a donc été lancé pour étudier la qualité des eaux et des cortèges biologiques et leurs relations avec l'environnement au sein de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. L'objectif à terme est de mettre au service des gestionnaires des outils et des informations permettant d'établir des stratégies contribuant à atteindre le bon état écologique exigé à l'heure actuelle par la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) en relation avec la gestion des rejets urbains.

Ce travail de thèse a fait partie intégrante de l'axe 4 du projet ETIAGE nommé « Approche de l'impact des conditions physico-chimiques affectant la masse d'eau estuarienne garonnaise sur les cortèges biologiques ». Concernant ces cortèges biologiques, il s'agissait donc d'établir un état de référence de la variabilité spatio-temporelle de la biodiversité dans cette partie de l'estuaire et de faire un focus sur la qualité de la production biologique en relation avec le « pool nutritif pélagique ».

Ce manuscrit s'articule autour de deux parties constituées chacune de deux chapitres:

Partie I : Le domaine benthique de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.

Le **Chapitre 1** « Caractérisation de l'habitat benthique » concerne l'étude du sédiment. L'ensemble de la matière organique contenue dans le sédiment est une ressource trophique potentielle pour la méiofaune et la macrofaune (Dubois *et al.*, 2012 ; Lebreton *et al.*, 2012). En effet, les estuaires présentent une production biologique soutenue par une diversité élevée de sources de matière organique particulaire et sédimentaire. La diversité des différentes sources potentielles de matière organique particulaire et sédimentaire (autochtones : phytoplancton, microphytobenthos, macroalgues..., et allochtones via les apports continentaux) complexifie le fonctionnement écologique d'un système côtier ou continental (Bouillon & Boschker, 2006). Ce chapitre vise à connaître la variabilité spatio-temporelle des paramètres physico-chimiques du sédiment ainsi que sa composition.

Le **Chapitre 2** « Communautés benthiques » est consacré à l'étude de la faune benthique (méiofaune et macrofaune) de la partie fluviale de l'estuaire. Plusieurs études ont identifié la méiofaune et la macrofaune comme des outils appropriés pour la détection et la surveillance de stress et/ou de pollutions au sein d'un environnement (Pearson & Rosenberg, 1978 ; Gray, 1989 ; Riera *et al.*, 2011 ; Balsamo *et al.*, 2012 ; Alves *et al.*, 2013). En termes de composition, de biomasses, d'abondances et de diversité, les peuplements benthiques intègrent les variations du milieu (Hily, 1983). Dans un premier temps, il a été nécessaire de réaliser un état des lieux de la faune benthique à l'échelle de la partie fluviale de l'estuaire. Cette partie de l'estuaire est majoritairement composée de substrat vaseux ; c'est pourquoi notre étude s'est focalisée sur ce type de substrat. Dans un second temps, après identification des groupes zoologiques, ce chapitre présente l'organisation spatiale et l'évolution temporelle des groupes zoologiques identifiés. Enfin, une mise en relation avec les principaux facteurs du milieu permet d'identifier les variables environnementales structurant les peuplements.

Partie II : Le domaine planctonique de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

Le **Chapitre 3** « Caractérisation de l'habitat pélagique » correspond à l'étude de la colonne d'eau. Les connaissances déjà acquises dans la zone fluviale de l'estuaire concernent essentiellement les sources et les estimations des apports organiques fluviaux venus de la Garonne amont (Veyssey *et al.*, 1999 ; Lemaire *et al.*, 2002 ; Etcheber *et al.*, 2007). En revanche, peu d'études ont été réalisées sur la matière organique autochtone, si ce n'est celle d'origine urbaine (Lanoux, 2013) et les paramètres physico-chimiques. Il est pourtant primordial de connaître, d'une part l'ensemble des sources de matières organiques allochtones et autochtones ainsi que leurs composantes, et d'autre part les paramètres physico-chimiques structurant la partie fluviale de l'estuaire. L'étude de la matière organique ainsi que des paramètres environnementaux reflète la qualité nutritionnelle du pool nutritif disponible dans la colonne d'eau et permet ainsi d'expliquer, dans le temps et dans l'espace, l'évolution et/ou les modifications dans la distribution des communautés biologiques.

Le **Chapitre 4** « Communautés planctoniques » est dédié au zooplancton dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. De nombreuses connaissances sont disponibles concernant les copépodes de l'estuaire de la Gironde, en terme de variabilité spatio-temporelle à plusieurs échelles de temps, de biomasse, de production et également de régime alimentaire (Feurtet, 1989 ; Irigoien, 1994 ; Gasparini, 1997 ; David, 2006 ; Chaalali, 2013). En revanche, l'équivalent n'existe pas dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. De plus, suite aux travaux de David *et al.* (2005) et Goberville *et al.* (2010) montrant des modifications physico-chimiques de l'estuaire, Chaalali *et al.* (2013a) ont identifié une remontée du système planctonique estuarien en réponse au réchauffement des masses d'eaux et au phénomène de marinisation. Ce chapitre a pour but dans un premier temps de caractériser les espèces en présence afin d'établir une première base de données des espèces caractérisant la colonne d'eau de la section fluviale de l'estuaire de la Gironde. Ce chapitre aura dans un deuxième temps pour objectif de caractériser l'espèce dominante *Eurytemora affinis* dans la partie fluviale de l'estuaire. Il s'agissait ici de voir si la modification de répartition spatiale de cette espèce déjà observée en aval est détectable dans la zone fluviale de la Gironde également en relation avec la température et la salinité. Il s'agissait également de déterminer l'adaptabilité de l'espèce à travers la (ou les) modification(s) de sa niche écologique en amont du

continuum estuarien. Afin de répondre aux différentes questions, le modèle de Chaalali *et al.* (2013b) est appliqué à nos données afin de :

- (1) déterminer si la remontée de cette espèce vers l'amont est également régie par les mêmes facteurs que dans la zone aval de l'estuaire ;
- (2) déterminer si la niche écologique (à deux dimensions) de cette espèce est la même dans la partie fluviale que dans la partie aval de l'estuaire de la Gironde ;
- (3) établir le cas échéant une nouvelle enveloppe (niche) écologique afin de comprendre et estimer la répartition spatiale et la dynamique intra-annuelle de celle-ci.

La troisième partie de ce chapitre s'intéresse à un critère fonctionnel de qualité de l'environnement de l'espèce dominante, *Eurytemora affinis*. Il sera utilisé comme indicateur de la qualité du milieu. L'indicateur utilisé dans ce chapitre est la productivité zooplanctonique en tant qu'indicateur d'efficacité du développement de l'espèce (production somatique) dans la Garonne estuarienne. Afin de comprendre la variabilité de la productivité de l'espèce, les mesures réalisées *in situ* sont associées aux paramètres physico-chimiques de l'environnement. Le temps de résidence des masses d'eau étant saisonnièrement très fluctuant au sein de la partie fluviale de l'estuaire, l'état de fraîcheur de la matière organique et donc du pool nutritif est modifié au cours du temps. Les mesures de productivité seront donc mises en relation également avec la composition en acides gras de l'espèce dominante afin d'observer si les modifications dans son régime alimentaire sont susceptibles de perturber la productivité de cette espèce.

Chapitre 1

Caractéristiques de l'habitat benthique



1 Introduction

L'ensemble de la matière organique contenue dans le sédiment est une ressource trophique potentielle pour la méiofaune et la macrofaune (Dubois *et al.*, 2012 ; Lebreton *et al.*, 2012). En effet, les écosystèmes dont les estuaires font partie présentent une production biologique soutenue par une diversité élevée de sources de matières organique particulaire pouvant contribuer à la production secondaire d'un système. La diversité des différentes sources potentielles à la matière organique particulaire (autochtones : phytoplancton, microphytobenthos, macroalgues... et allochtones via les apports continentaux) complexifie le fonctionnement écologique d'un système côtier ou continental (Bouillon & Boschker, 2006).

La composition de la matière organique particulaire en suspension dans la colonne d'eau a été estimée sur la majeure partie de l'estuaire de la Gironde, en limite amont de l'estuaire (Veyssy *et al.*, 1999 ; Etcheber *et al.*, 2007), dans la zone de turbidité maximum (Etcheber *et al.*, 2007), ainsi que dans la partie haline de l'estuaire (Fontugne & Jouanneau, 1987 ; Savoye *et al.*, 2012). En revanche, il n'existe à l'heure actuelle aucune étude portant sur l'origine et la composition de la matière organique sédimentaire (MOS) dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Selon sa composition, la MOS peut être plus ou moins disponible pour les consommateurs et donc la contribution des différentes sources potentielles à la MOS peut influencer la structure ainsi que le fonctionnement des écosystèmes (Dubois *et al.*, 2012).

Les questions et les objectifs qui ont été poursuivis dans ce chapitre ont été les suivants :

- (1) Quelle est la variabilité spatiale et temporelle des caractéristiques physiques, biochimiques et biogéochimiques du sédiment dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde ?
- (2) Quelles sont la composition et la variabilité de la matière organique sédimentaire dans cette partie de l'estuaire ?
- (3) Quels sont les forçages environnementaux à l'origine des variations dans la composition de la matière organique sédimentaire dans l'estuaire fluvial de la Gironde ?

2 Matériels et méthodes

2.1 Stratégie d'échantillonnage

L'objectif principal de la stratégie d'échantillonnage a été d'acquérir des données (pigments, carbone et azote organiques particulaires, granulométrie) permettant de caractériser le sédiment et sa matière organique dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Ces descripteurs ont été utilisés par la suite afin de comprendre la structuration et la dynamique des organismes benthiques. L'acquisition des données a été réalisée dans la Garonne et la Dordogne estuariennes, et, pour chacune d'elles, en intertidal et en subtidal afin de prendre en compte l'hétérogénéité des paramètres entre ces deux types d'habitats. Afin de comprendre la variabilité de la composition de la MOS, des paramètres « forçants » ont été pris en compte tels que les débits témoignant des apports continentaux et/ou estuariens, les MES témoignant de la présence ou non du bouchon vaseux au sein de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, ainsi que du potentiel développement phytoplanctonique. La mesure de la chlorophylle *a* a été utilisée comme indicateur de la biomasse microphytobenthique.

L'échantillonnage du sédiment a été effectué dans les domaines intertidal (mensuellement de février à novembre 2011) et subtidal (en juin, août et octobre 2011) de la Garonne et de la Dordogne estuariennes. Cinq stations ont été choisies en Garonne : une en amont de Bordeaux (G5 à Langoiran), une en aval de Bordeaux (G1 à proximité d'Ambès) et trois intermédiaires (G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles) afin d'englober la Communauté Urbaine de Bordeaux (Figure 1.1). En Dordogne, 4 stations ont été choisies sur un gradient spatial équivalent à celui de la Garonne : une station amont (D4 à proximité de Libourne), une station aval (D1 à proximité d'Ambès) et deux intermédiaires (D2 = Cubzac-les-Ponts, D3 = Izon). Les stations subtidales ont les mêmes localisations que celles positionnées dans le domaine intertidal (Figure 1.1).

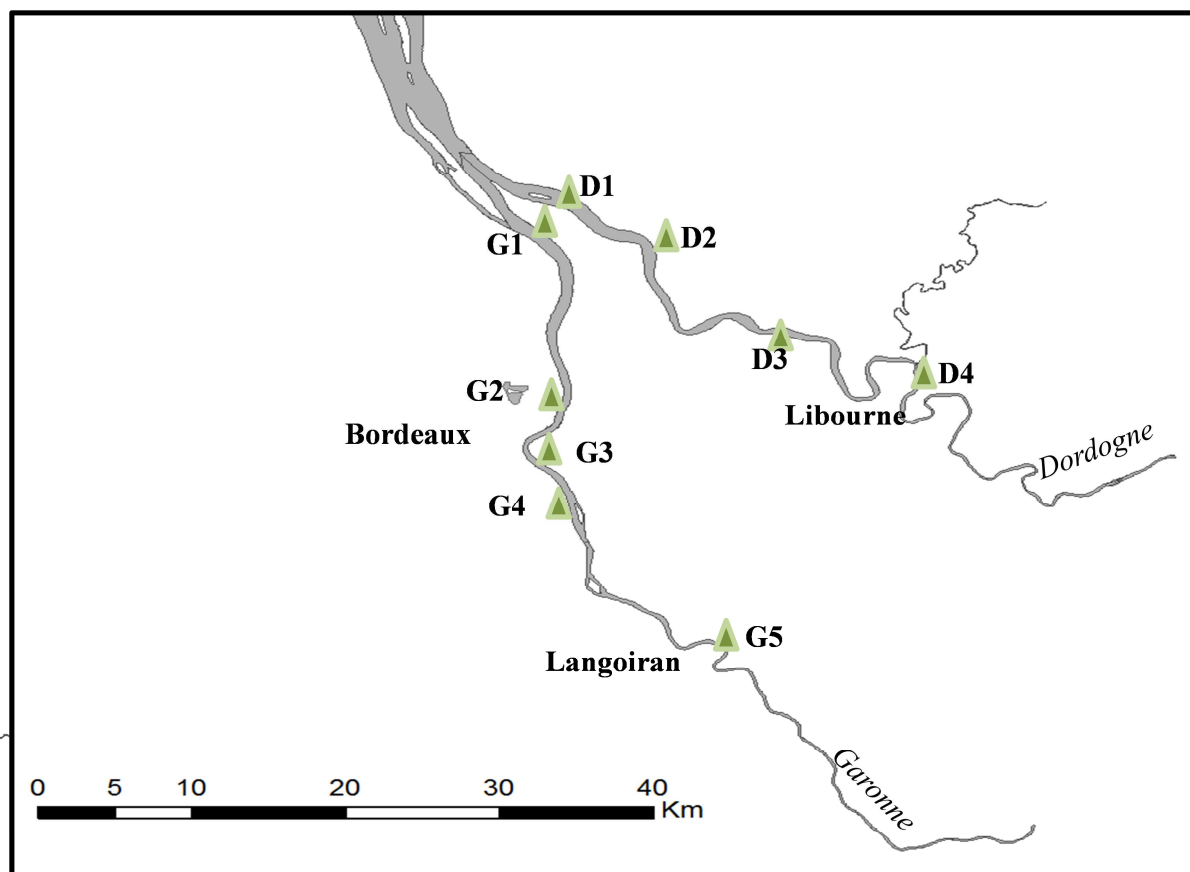


Figure 1.1 : Localisation des 18 stations (9 stations en intertidal et en subtidal) échantillonnées en 2011 dans l'estuaire fluvial de la Gironde. Sur la Garonne : G1 = Ambès, G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles, G5 = Langoiran ; sur la Dordogne : D1 = Ambès, D2 = Cubzac-les-Ponts, D3 = Izon, D4 = Libourne.

2.1.1 Echantillonnage en domaine subtidal

L'échantillonnage du sédiment subtidal a été réalisé à l'aide d'une benne Van Veen (0,1 m²) lors de 3 campagnes à bord d'un bateau de la société « Cœur d'estuaire ». Les prélèvements en vue des analyses sédimentaires ont été effectués directement dans la benne, grâce à une ouverture dans sa partie supérieure.

Les trois campagnes se sont déroulées respectivement avant la période estivale (juin 2011), pendant la période d'étiage (août 2011) et après l'étiage (fin octobre 2011).

L'échantillonnage des paramètres environnementaux a été effectué hors chenaux de navigation afin d'éviter les zones perturbées par les fréquentes activités de dragage. Les prélèvements ont été réalisés lors des étales de basse mer, avec des profondeurs d'eau inférieures à 5 m.

2.1.2 Echantillonnage en domaine intertidal

Les prélèvements en domaine intertidal ont été effectués à pied et mensuellement de février à novembre 2011. Pour l'ensemble des stations, l'échantillonnage a été réalisé au niveau de mi-marée. La largeur des estrans était décroissante de l'aval vers l'amont, variant en moyenne (selon les coefficients de marée) de 30 m en aval en G1 à 5 m en amont en G5 (G2 \approx 17 m, G3 \approx 20 m, G4 \approx 13 m, D1 \approx 25 m, D2 \approx 17 m, D3 \approx 20 m, D4 \approx 12 m).

2.2 Prélèvement et traitement des échantillons

2.2.1 Pigments chlorophylliens : chlorophylles et phéopigments

La teneur en chlorophylle *a* a été utilisée comme indicateur de la biomasse de microphytobenthos.

Le premier centimètre du sédiment a été échantillonné (3 réplicats) au moyen d'une seringue translucide (7,065 cm²) et recueilli dans des tubes opaques à l'aide d'une spatule en métal. Les échantillons ont ensuite été placés au congélateur (-80°C) jusqu'à l'analyse des pigments.

Dans un premier temps, il a été nécessaire d'extraire les pigments du sédiment frais. Une masse de sédiment de 100 à 400 mg a été pesée, masse qui a été ajustée en fonction de la saturation du spectrofluorimètre afin d'éviter les dilutions. L'extraction des pigments et des phéopigments a été réalisée avec de l'acétone à 90%, durant une période de 12 h à l'obscurité et au réfrigérateur à 4°C. Après centrifugation (3000 trs/min pendant 3*5 minutes), le surnageant a été récupéré, puis analysé par spectrofluorimétrie. L'analyse a été conduite sur un spectrofluorimètre Perkin Elmer® LS55. Les concentrations des pigments chlorophylliens et phéopigments ont été mesurées selon la méthode décrite par Neveux et Lantoiné (1993).

2.2.2 Carbone et azote organiques sédimentaires

Le premier centimètre du sédiment a été prélevé en triplicat à l'aide d'une spatule métallique sur une surface de 150 cm². Le sédiment a ensuite été placé dans des barquettes en aluminium, et placé au congélateur à -20°C dans l'attente d'être lyophilisé. Après lyophilisation, les échantillons ont été tamisés et homogénéisés sur un tamis de vide de maille 500 μ m afin d'éliminer l'ensemble des débris grossiers.

Les échantillons de sédiment (≈ 10 mg) ont été placés dans des capsules d'étain (analyse de l'azote) et d'argent (analyse du carbone), décarbonatés (acidification avec $50 \mu\text{l}$ d'acide chlorhydrique 1,2N ; Kennedy *et al.*, 2005) et séchés à l'étuve (60°C). Les quantités de carbone et azote organiques particulières ont été mesurées à l'aide d'un analyseur CHN Thermofinnigan Flash EA1112®.

2.2.3 Granulométrie

Les trois premiers centimètres du sédiment ont été récoltés en triplicat à l'aide d'une seringue de 31 mm de diamètre et ont ensuite été congelés à -20°C . Un aliquot de sédiment a été homogénéisé et tamisé sur un tamis de vide de maille $500 \mu\text{m}$ afin de retirer les particules les plus grossières. La composition granulométrique du sédiment a été déterminée par un diffractomètre laser de type *Malvern Master Sizer* (MMS). Cet appareil utilise les propriétés de diffraction d'un laser par une particule. La diffraction mesurée par les capteurs de l'appareil permet, d'une part, de mesurer la taille des particules et, d'autre part, de les compter. L'ensemble des échantillons a été traité au sein de l'UMR EPOC par G. Chabaud.

Les classes granulométriques suivantes, basées sur la classification de Buchanan (1984), ont été utilisées : silts (taille des particules $<63 \mu\text{m}$), sables très fins ($63-125 \mu\text{m}$), sables fins ($125-250 \mu\text{m}$), sables moyens ($250-500 \mu\text{m}$) et sables grossiers ($>500 \mu\text{m}$).

2.2.4 Isotopes stables du carbone et de l'azote organiques sédimentaires et du microphytobenthos

Le microphytobenthos a été échantillonné afin de déterminer sa signature isotopique dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Le premier demi-centimètre du sédiment a été récolté dans des barquettes en aluminium à l'aide d'une cuillère en aluminium sur une surface équivalente à 150cm^2 et stocké au congélateur (-20°C).

Au laboratoire, le sédiment a subi dans un premier temps, un bain d'ultrasons afin de décrocher les cellules algales des particules sédimentaires. Dans un second temps, les cellules algales ont été récupérées par différence de densité à l'aide d'une solution de tungstate de sodium. Le surnageant a été filtré (filtres GF/F brûlés 4 h à 450°C). Les filtres ont été placés dans des piluliers en verre, séchés à l'étuve (60°C pendant 12 h), puis entreposés dans un dessiccateur jusqu'aux analyses. L'extraction a été réalisée par S. Dubois dans le cadre d'un projet d'ATER à la Station Marine d'Arcachon.

Les filtres ont été décarbonatés (HCl fumant pendant 4 h selon Lorrain *et al.*, 2003). Avant d'effectuer les analyses, une partie du filtre a été « grattée ». La poudre obtenue a été placée au sein d'une capsule d'étain pour les analyses isotopiques.

Les échantillons servant à déterminer les isotopes stables du carbone et de l'azote organiques du sédiment ont été récoltés de la même façon que la méthode décrite en 2.2.2. Le sédiment a été lyophilisé, puis placé dans des capsules en argent et décarbonaté avec du HCl 1,2N (Kennedy *et al.*, 2005). Les capsules ont ensuite été analysées à l'aide d'un analyseur élémentaire (NC2500, CarboErba®) afin de déterminer les signatures isotopiques du sédiment et du microphytobenthos. L'analyseur élémentaire a été couplé à un IRMS (Isotope Ratio Mass Spectrometer, Isoprime, GV Instruments®). La dérive journalière de l'IRMS a été surveillée à l'aide de standards de travail (calibration à partir de standards certifiés : glycine, caséine) et les données ont été corrigées en conséquence. La composition isotopique a été calibrée à partir des standards de travail, ainsi que par des matériaux de référence (IAEA-N2).

Les rapports isotopiques ont été reportés selon la notation conventionnelle δ (‰) :

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{échantillon}} \text{ ou } \delta^{15}\text{N}_{\text{échantillon}} = (\mathbf{R}_{\text{échantillon}} / \mathbf{R}_{\text{référence}} - 1) * 1000$$

avec : $R = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ ou ${}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$, où les références sont la Bélemnite (PDB) pour le $\delta^{13}\text{C}$ et le diazote N_2 atmosphérique pour le $\delta^{15}\text{N}$. Sur l'ensemble des analyses, l'incertitude en lien avec le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ était inférieure ou égale à 0,2‰ et l'incertitude en lien avec le C/N inférieure ou égale à 0,2 mol.mol⁻¹.

2.3 Analyse des données

2.3.1 Analyses numériques sur les paramètres environnementaux

L'existence de différences significatives dans les valeurs annuelles moyennes des paramètres environnementaux, entre les deux fleuves ou entre les domaines intertidal et subtidal, a été recherchée dans un premier temps par des tests paramétriques (test t) et, le cas échéant, par des tests non paramétriques de Mann-Whitney pour des échantillons indépendants. Afin de tester la variabilité dans l'espace et dans le temps des différents paramètres, des analyses de variance à un ou plusieurs facteurs (ANOVA), paramétriques ou non paramétriques (Kruskal-Wallis) selon le résultat du test préalable d'homogénéité des variances (test de Levene) suivi d'un test HSD de Tukey ou d'une comparaison multiple, ont été réalisées (STATISTICA ® v.7.0).

Pour l'ensemble des analyses multivariées, les données ont été centrées réduites. Une classification ascendante hiérarchique (CAH) a été réalisée sur les données centrées réduites afin de rechercher une structuration spatiale et/ou temporelle au sein de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.

Par la suite, une analyse en composantes principales a été réalisée sur les groupes issus de la CAH afin de les caractériser. L'ensemble des analyses a été conduite avec le logiciel STATISTICA ® v.7.0.

2.3.2 Analyses numériques sur les signatures élémentaires et isotopiques

Les réplicats des rapports élémentaires et isotopiques ont été moyennés avant les traitements numériques sous la forme concaténée mois-station. Les échantillons du sédiment subtidal n'ont pas pu être traités car le spectromètre de masse a été défectueux lors de la période d'analyse.

2.3.2.1 Le modèle de mélange

Afin de quantifier la contribution relative de chaque source à la MOS, le modèle issu du package SIAR (Stable Isotope Analysis in R ; R 2.15.2) a été utilisé (Parnell *et al.*, 2010). Il est basé sur un système de trois équations à n inconnues, n étant le nombre de sources de MOS prises en compte. Ce système est basé sur des équations de bilan de masse établies à partir des rapports isotopiques et/ou élémentaires :

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{mélange}} = x_1 * \delta^{13}\text{C}_{\text{source1}} + x_2 * \delta^{13}\text{C}_{\text{source2}} + \dots + x_n * \delta^{13}\text{C}_{\text{source}n}$$

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{mélange}} = x_1 * \delta^{15}\text{N}_{\text{source1}} + x_2 * \delta^{15}\text{N}_{\text{source2}} + \dots + x_n * \delta^{15}\text{N}_{\text{source}n}$$

$$\text{C/N}_{\text{mélange}} = x_1 * \text{C/N}_{\text{source1}} + x_2 * \text{C/N}_{\text{source2}} + \dots + x_n * \text{C/N}_{\text{source}n}$$

où x_1, x_2, \dots, x_n représentent les contributions relatives de chaque source à la MOS ($x_1 + x_2 + \dots + x_n = 1$).

Les sources considérées sont celles décrites dans la littérature en lien avec l'estuaire de la Gironde (Veyssy *et al.*, 1999 ; Etcheber *et al.*, 2007 ; Savoye *et al.*, 2012), à savoir la matière organique terrestre réfractaire (composant le bouchon vaseux), la matière organique labile (issue du sol et de la litière terrestre), le phytoplancton continental et la matière organique d'origine anthropique, ainsi que deux taxons microphytobenthiques (les diatomées et les Euglenophyceae).

Au vu des signatures isotopiques et élémentaires de ces sources et de la MOS, le phytoplancton continental ainsi que la matière organique d'origine anthropique n'ont finalement pas été considérés pour le modèle de mélange.

L'incertitude absolue sur les contributions était en moyenne de 6,5% et variait selon les sources de *ca.* 4% (Euglenophyceae) à *ca.* 8% (MOP réfractaire).

2.3.2.2 *Variation spatio-temporelle des signatures élémentaires et isotopiques*

Les données ont été centrées-réduites et traitées à l'aide du logiciel R (version 2.15.2) pour les analyses statistiques multivariées.

Des dendrogrammes (analyse de groupement à ascendance hiérarchique) ont été produits à l'aide de matrices de similarité basées sur les distances euclidiennes ainsi que la méthode des moyennes (PRIMER[®] V6.0). Les dendrogrammes ont été réalisés afin de grouper les observations par similarité et ainsi mettre en évidence une ou des éventuelles zonations et/ou d'éventuelles variations temporelles.

Les dendrogrammes ont été associés à un test SIMPROF afin de mettre en évidence des groupes significativement différents.

Des analyses en composantes principales (ACP) ont été réalisées dans un premier temps sur les rapports isotopiques et élémentaires, et dans un second temps sur les compositions relatives de la MOS. Ceci avait pour objectif de mettre en évidence les relations entre les rapports isotopiques et élémentaires, d'une part, et entre les compositions relatives, d'autre part. Les analyses ont été conduites grâce au logiciel R (package FactoMineR).

Des analyses canoniques de redondance (ARD) ont été réalisées afin de mettre en évidence :

- (1) les liens entre les forçages environnementaux et les rapports isotopiques et élémentaires ;
- (2) les liens entre les forçages environnementaux et les contributions relatives des différentes sources de la MOS.

L'ARD a utilisé la distance euclidienne pour établir des relations linéaires (régressions multiples) entre les paramètres de la MOS et les paramètres environnementaux (débits, température, conductivité, teneurs en matières en suspension, chlorophylles, phéopigments et carbone organique particulaire).

3 Résultats

3.1 Contexte sédimentaire

3.1.1 Pigments chlorophylliens

3.1.1.1 Domaine intertidal

La chlorophylle *a* a été utilisée comme proxy de la biomasse microphytobenthique. Les teneurs moyennes mensuelles en chlorophylle *a* ont varié entre 0,95 et 44 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ et entre 0,94 et 41 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ respectivement en Garonne et en Dordogne estuariennes. La teneur moyenne annuelle en chlorophylle *a* a été plus élevée en Garonne ($8,2 \pm 0,9 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) qu'en Dordogne ($6,4 \pm 1,8 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) mais pas différente significativement sur l'ensemble de l'année (test-*t*, $p > 0,05$). Un fait notable a été le décalage entre les maxima en Garonne (août) et en Dordogne (septembre) (Figure 1.2). Par ailleurs, la diminution des teneurs en chlorophylle *a* s'est effectuée de façon plus graduelle en Garonne qu'en Dordogne (Figure 1.2).

Les teneurs en chlorophylle *a* n'ont pas permis de mettre en avant une variabilité intra fleuve en Garonne ainsi qu'en Dordogne estuariennes (ANOVA de Kruskal-Wallis, $p > 0,05$). Les deux systèmes ont donc été homogènes durant la période d'échantillonnage.

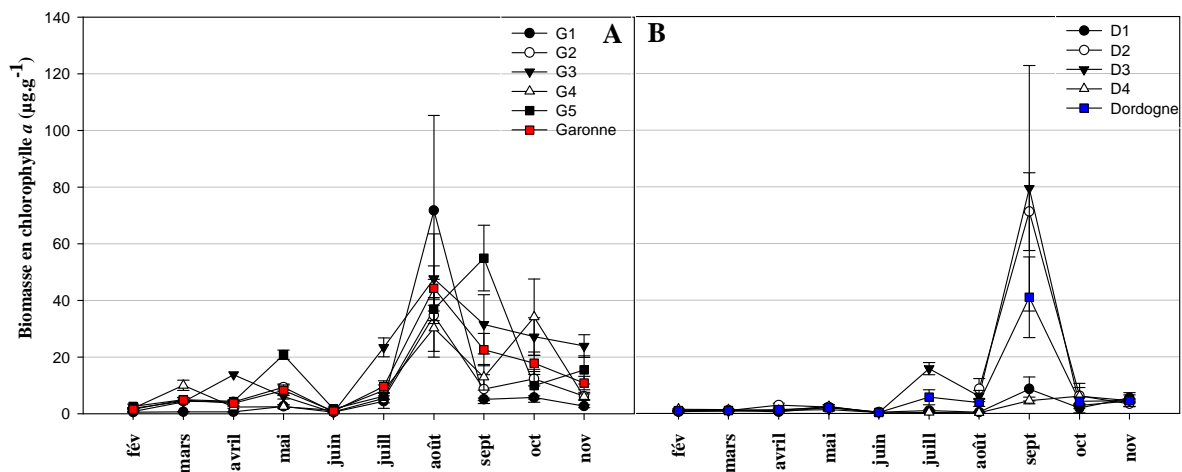


Figure 1.2 : Variations des teneurs moyennes en chlorophylle *a* ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) (\pm ES) des sédiments intertidaux au sein des stations de la Garonne (A) (moyenne en rouge) et de la Dordogne (B) (moyenne en bleu) estuariennes de février à novembre 2011. G1 = Ambès, G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles, G5 = Langoiran ; D1 = Ambès, D2 = Cubzac-les-Ponts, D3 = Izon, D4 = Libourne.

La dynamique des pigments, exceptée celle de la chlorophylle *a* (au niveau de l'amplitude), a évolué de façon similaire, avec des valeurs minimales observées au cours de la période hiver-printemps laissant place à une augmentation des teneurs à partir du mois de juillet, dans les deux branches de l'estuaire fluvial (Figure 1.3).

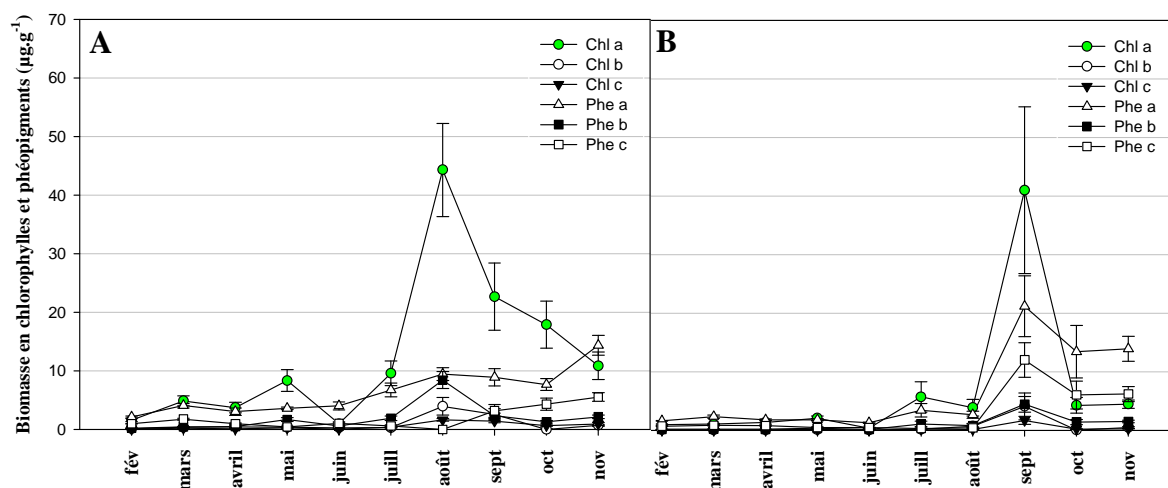


Figure 1.3 : Variations des teneurs moyennes en chlorophylles et phéopigments ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) (\pm ES) des sédiments intertidaux au sein de la Garonne (A) et de la Dordogne (B) estuariennes de février à novembre 2011.

Les teneurs en chlorophylles et en phéopigmentines ont été homogènes entre les deux estuaires fluviaux (Tableau 1.1).

Tableau 1.1 : Comparaison des teneurs annuelles moyennes des pigments et des phéopigments entre la Garonne et la Dordogne estuariennes par des tests U de Mann-Whitney

	Moyenne \pm erreur standard		Garonne vs Dordogne test-t
	Garonne	Dordogne	
Chlorophylle a ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	8,2 \pm 0,9	6,4 \pm 1,8	p > 0,05
Chlorophylle b ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	0,6 \pm 0,1	0,5 \pm 0,2	p > 0,05
Chlorophylle c ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	0,4 \pm 0,1	0,3 \pm 0,1	p > 0,05
Phéophytine a ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	5,0 \pm 0,4	6,0 \pm 0,9	p > 0,05
Phéophytine b ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	1,1 \pm 0,1	1,0 \pm 0,2	p > 0,05
Phéophytine c ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	1,8 \pm 0,2	2,8 \pm 0,5	p > 0,05

3.1.1.2 Domaine subtidal

Les teneurs moyennes en chlorophylle *a* n'ont pas été significativement différentes entre Garonne et Dordogne estuariennes (test-t, p > 0,05), avec respectivement 1,5 \pm 0,3 et 1,2 \pm 0,3 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ pour les trois mois échantillonnés. Une diminution significative entre juin et août

a été observée dans les deux estuaires fluviaux (ANOVA à deux facteurs, fleuves*mois, $p < 0,05$) (Figure 1.4). Les teneurs maximales moyennes ont été mesurées en juin pour la Garonne et la Dordogne estuariennes, avec, respectivement, $4,0 \pm 0,7$ et $2,8 \pm 1,0 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ (Figure 1.4).

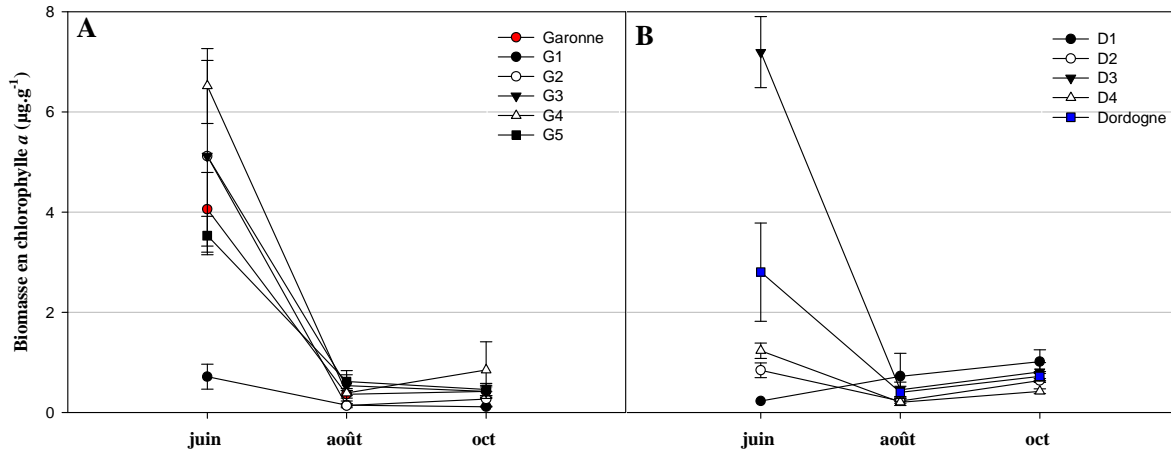


Figure 1.4 : Variations des teneurs moyennes en chlorophylle a ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) (\pm ES) des sédiments subtidaux au sein des stations de la Garonne (A) (moyenne en rouge) et de la Dordogne (B) (moyenne en bleu) estuariennes en juin, août et octobre 2011. G1 = Ambès, G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles, G5 = Langoiran ; D1 = Ambès, D2 = Cubzac-les-Ponts, D3 = Izon, D4 = Libourne.

De la même façon qu'en domaine intertidal, l'analyse qui a été effectuée sur le jeu de données des teneurs en chlorophylle a n'a pas permis de mettre en avant une variabilité spatiale (intra-fleuve) au sein de la Garonne et de la Dordogne estuariennes (ANOVA de Kruskal-Wallis, $p > 0,05$).

Une dynamique temporelle des teneurs en chlorophylles et en phéopigments n'a pas pu être mise en évidence (Figure 1.5).

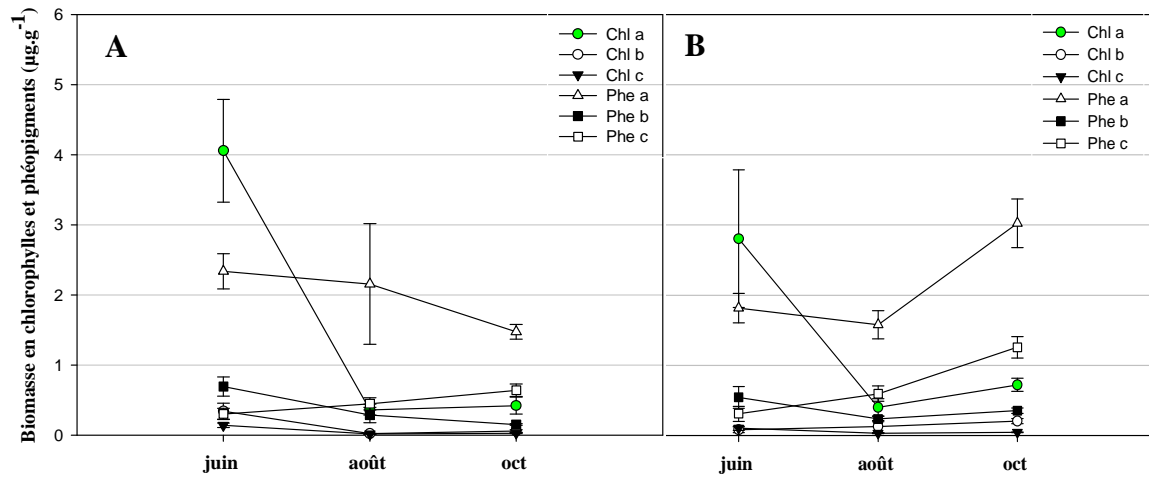


Figure 1.5 : Variations des teneurs des pigments et des phéopigments ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) (\pm ES) des sédiments subtidaux au sein de la Garonne (A) et la Dordogne (B) estuariennes en juin, août et octobre 2011.

3.1.1.3 Comparaison intertidal vs subtidal

Les teneurs moyennes (pour les mois échantillonnés en commun, i.e. juin, août et octobre) entre le domaine intertidal et le domaine subtidal ont été relativement homogènes entre les deux estuaires fluviaux (Tableau 1.2). En revanche, en Garonne estuarienne, les teneurs en phéophytine *a* ont été significativement plus élevées au sein du domaine intertidal.

Tableau 1.2 : Comparaison des teneurs moyennes (sur juin, août et octobre) en chlorophylles et phéopigments des domaines intertidal et subtidal de la Garonne et de la Dordogne estuariennes par des tests t (différences significatives en gras, $p < 0,05$).

	Moyenne \pm ES ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)		moyenne \pm ES ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	
	Garonne estuarienne		Dordogne estuarienne	
	Intertidal	Subtidal	Intertidal	Subtidal
Chlorophylle a ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	21,0 \pm 9,4	1,6 \pm 1,2	2,8 \pm 0,9	1,3 \pm 0,8
Chlorophylle b ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	1,4 \pm 1,0	0,1 \pm 0,1	0,3 \pm 0,1	0,1 \pm 0,0
Chlorophylle c ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	0,8 \pm 0,4	0,06 \pm 0,02	0,1 \pm 0,0	0,1 \pm 0,0
Phéophytine a ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	7,0 \pm 1,2	1,9 \pm 0,3	5,8 \pm 1,9	2,1 \pm 0,4
Phéophytine b ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	3,4 \pm 1,8	0,4 \pm 0,2	0,8 \pm 0,3	0,4 \pm 0,1
Phéophytine c ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	1,8 \pm 1,0	2,5 \pm 0,1	2,3 \pm 0,8	0,7 \pm 0,3

3.1.2 Carbone et azote organiques sédimentaires (COP et NOP)

3.1.2.1 Domaine intertidal

La teneur annuelle moyenne du sédiment en carbone organique particulaire (COP) était significativement plus élevée en Garonne estuarienne qu'en Dordogne estuarienne, avec, respectivement, $1,6 \pm 0,0\%$ et $1,0 \pm 0,0\%$ (Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,05$). En Garonne estuarienne, une diminution significative du COP a été observée dans les sédiments entre mai et juin (ANOVA de Kruskal-Wallis, comparaison multiple, $p < 0,05$) ; aucune variation entre les mois n'a été relevée durant le reste de l'année (ANOVA de Kruskal-Wallis, comparaison multiple, $p < 0,05$) (Figure 1.6). Au sein de la Garonne estuarienne, la station G4 s'est démarquée de G1 et G3 par un pourcentage en COP plus élevée (ANOVA de Kruskal-Wallis, comparaison multiple, $p > 0,05$). En Dordogne estuarienne, la station la plus en amont (D4) s'est démarquée par des teneurs en COP plus faibles qu'aux stations D3 et D1 sur l'ensemble de l'année échantillonnée (ANOVA de Kruskal-Wallis, comparaison multiple, $p > 0,05$).

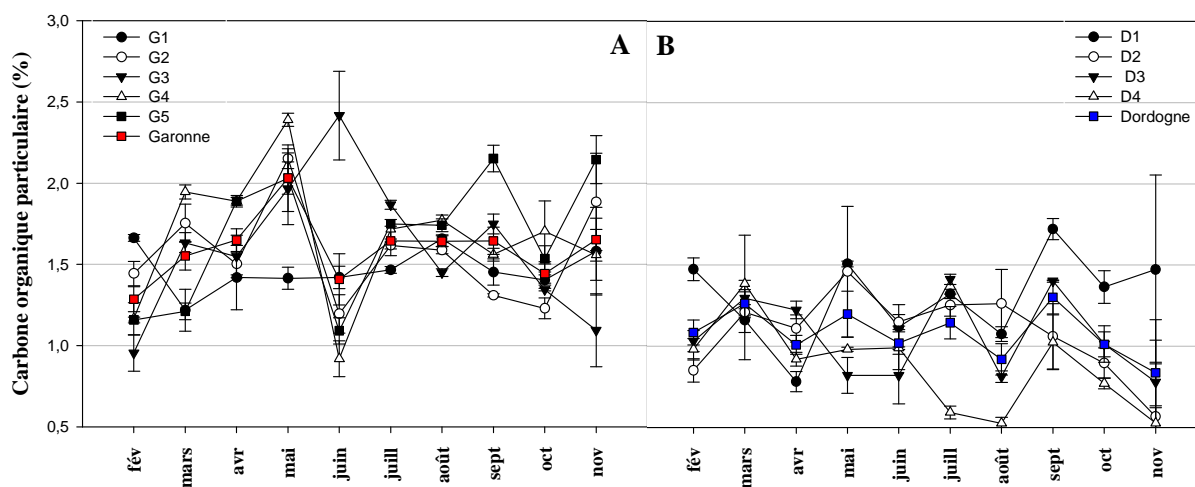


Figure 1.6 : Variations des teneurs moyennes en carbone organique particulaire (%) (\pm ES) des sédiments intertidaux au sein des stations de la Garonne (A) (moyenne en rouge) et de la Dordogne (B) (moyenne en bleu) estuariennes de février à novembre 2011. G1 = Ambès, G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles, G5 = Langoiran ; D1 = Ambès, D2 = Cubzac-les-Ponts, D3 = Izon, D4 = Libourne.

L'azote organique particulaire (NOP) a été mesuré en quantité significativement plus importante dans le sédiment de la Garonne estuarienne que dans la Dordogne estuarienne, avec des moyennes annuelles de, respectivement, $0,16 \pm 0,04\%$ et $0,12 \pm 0,04\%$ (Figure 1.7).

À la différence de la Dordogne estuarienne, l'évolution annuelle du NOP en Garonne estuarienne a été significativement plus marquée (ANOVA de Kruskal-Wallis, comparaison multiple $p < 0,05$).

Une variabilité spatiale intra-fleuve n'a pas pu être mise en évidence, ni en Garonne ni en Dordogne estuariennes (ANOVA de Kruskal-Wallis, $p > 0,05$).

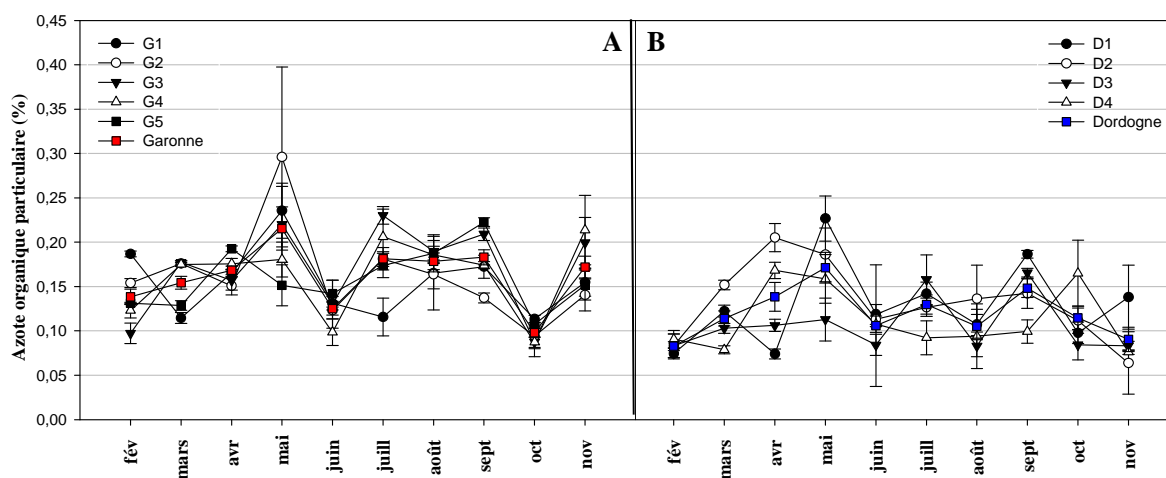


Figure 1.7 : Variations des teneurs moyennes en azote organique particulaire (%) (\pm ES) des sédiments intertidaux au sein des stations de la Garonne (A) (moyenne en rouge) et de la Dordogne (B) (moyenne en bleu) estuariennes de février à novembre 2011. G1 = Ambès, G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles, G5 = Langoiran ; D1 = Ambès, D2 = Cubzac-les-Ponts, D3 = Izon, D4 = Libourne.

3.1.2.2 Domaine subtidal

Des problèmes étant survenus lors de l'analyse au CHN, les mesures du COP n'ont pu être réalisées que pour le sédiment de la Garonne estuarienne. Aucune différence significative de teneur en COP n'a été mise en évidence entre les stations, ni entre les trois mois échantillonnés (ANOVAs de Kruskal-Wallis, $p > 0,05$) (Figure 1.8).

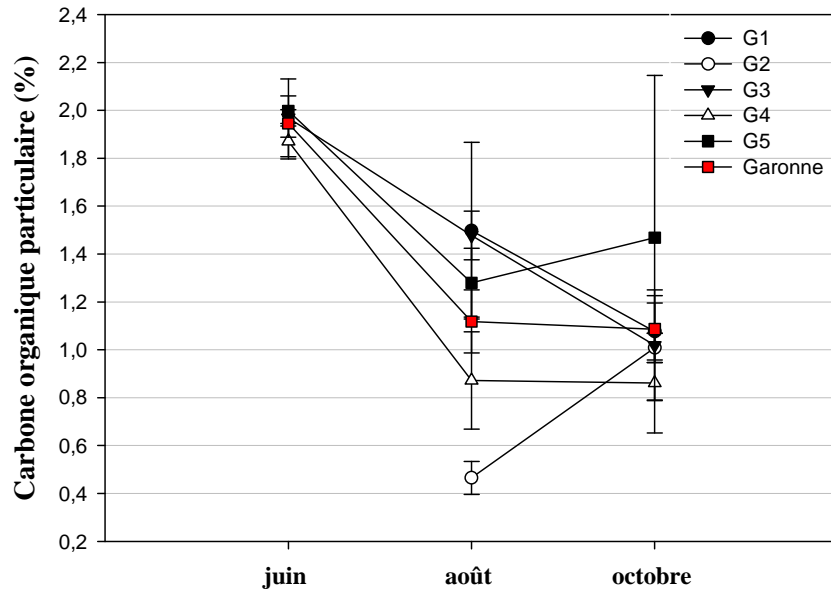


Figure 1.8 : Variations des teneurs moyennes en carbone organique particulaire (%) (\pm ES) des sédiments subtidiaux au sein de la Garonne estuarienne (moyenne en rouge) en juin, août et octobre 2011. G1 = Ambès, G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles, G5 = Langoiran.

Les teneurs moyennes en NOP n'ont pas différencié significativement, ni entre les deux estuaires fluviaux, ni entre les stations d'une même branche estuarienne (ANOVAs de Kruskal-Wallis, $p > 0,05$). Aucune variabilité temporelle n'a été significative en Garonne estuarienne ($p > 0,05$). En revanche, une diminution significative du NOP entre août et octobre a été observée en Dordogne estuarienne ($p < 0,05$) (Figure 1.9).

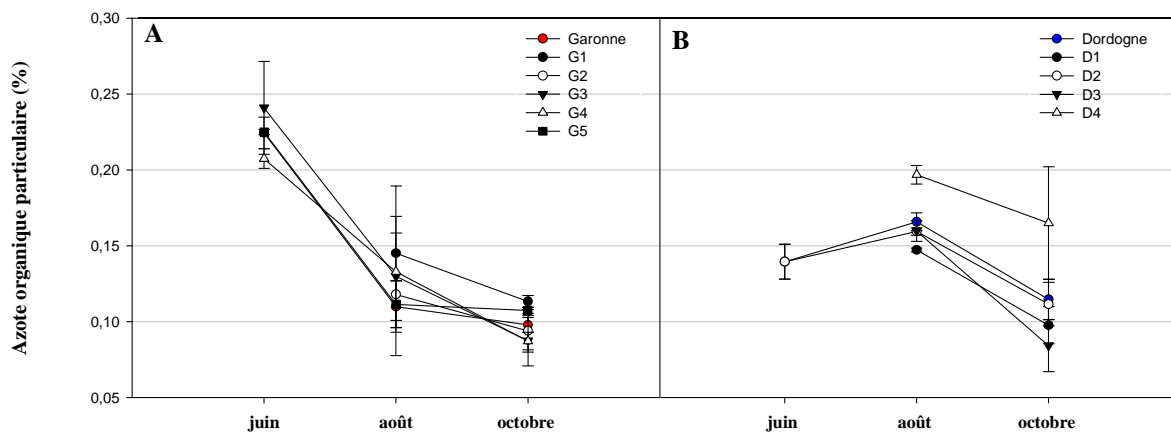


Figure 1.9 : Variations des teneurs moyennes en azote organique particulaire (%) (\pm ES) des sédiments subtidiaux au sein des stations de la Garonne (A) (moyenne en rouge) et de la Dordogne (B) (moyenne en bleu) estuariennes en juin, août et octobre 2011. G1 = Ambès, G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles, G5 = Langoiran ; D1 = Ambès, D2 = Cubzac-les-Ponts, D3 = Izon, D4 = Libourne.

3.1.3 Granulométrie

3.1.3.1 Domaine intertidal

Les silts (<63 µm) ont représenté la fraction granulométrique majoritaire du sédiment en Garonne et en Dordogne estuariennes avec des valeurs moyennes respectives de $90 \pm 3\%$ et $84 \pm 3\%$; leur teneur a été significativement plus élevée en Garonne estuarienne (test de Mann-Whitney ; $p < 0,01$) (Figure 1.10).

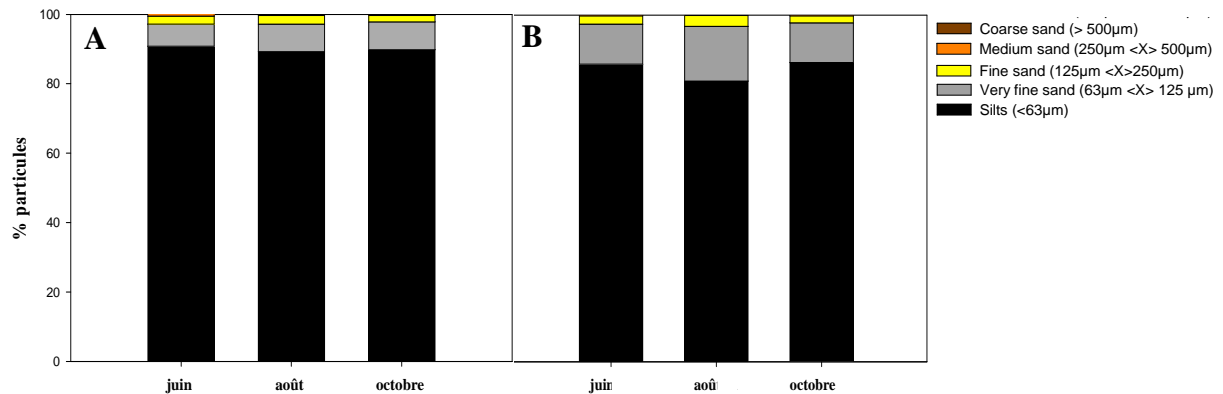


Figure 1.10 : Composition granulométrique moyenne du sédiment (% des particules du volume total) dans le domaine intertidal de la Garonne (A) et de la Dordogne (B) estuariennes en juin, août et octobre 2011.

La composition granulométrique du sédiment entre la Garonne et de la Dordogne estuariennes est restée homogène durant la période d'échantillonnage (ANOVA de Kruskal Wallis ; $p > 0,05$).

En chaque station des deux estuaires fluviaux, la composition granulométrique du sédiment a été relativement constante sur les trois mois échantillonnés, avec une homogénéité significative des teneurs en silts entre les stations (ANOVA de Kruskal-Wallis ; $p > 0,05$).

3.1.3.2 Domaine subtidal

La composition granulométrique du sédiment du domaine subtidal a été plus variable que dans l'intertidal, mais a également été dominée par les silts (< 63 µm) (Figure 1.11). Ils ont représenté une fraction moins élevée qu'en intertidal avec une valeur moyenne de $74 \pm 22\%$ en Garonne estuarienne et de $75 \pm 16\%$ en Dordogne estuarienne sur les trois mois

échantillonnés. Les teneurs en silts du domaine subtidal des deux estuaires fluviaux n'étaient pas significativement différentes (test de Mann-Withney ; $p > 0,05$).

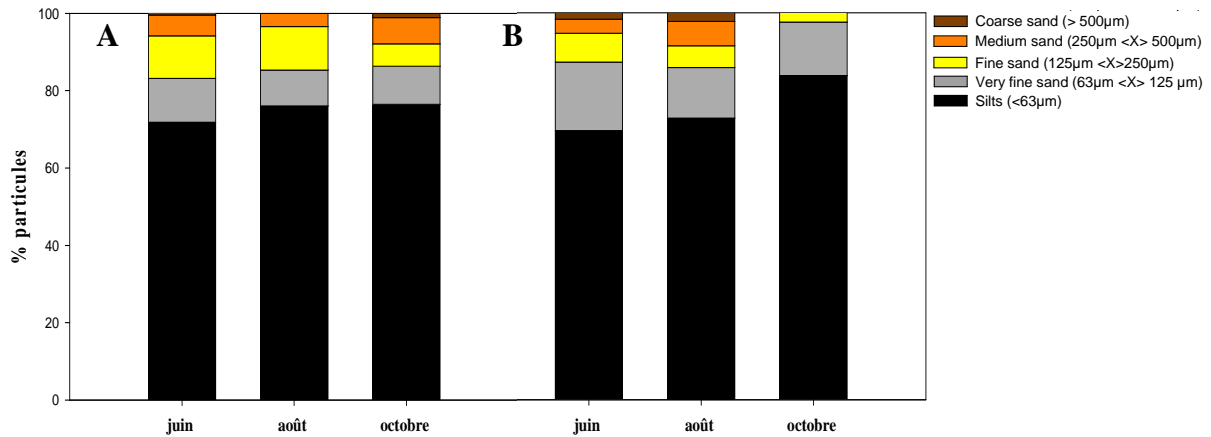


Figure 1.11 : Composition granulométrique moyenne du sédiment (% des particules du volume total) dans le domaine subtidal de la Garonne (A) et de la Dordogne (B) estuariennes en juin, août et octobre 2011.

Les pourcentages des différentes classes granulométriques n'ont pas varié de façon significative entre les trois mois échantillonnés en Garonne et en Dordogne estuariennes (ANOVA de Kruskal Wallis ; $p > 0,05$).

3.2 Structuration de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

3.2.1 Structuration des domaines intertidal et subtidal à partir des paramètres environnementaux

Dans cette partie, sont pris en compte les seuls échantillonnages de juin, août et octobre 2011 en intertidal, afin de comparer avec les paramètres subtidaux échantillonnés à ces mêmes périodes.

La variance expliquée par les 2 premières composantes de l'ACP normée était de 54% (Figure 1.12). La première composante représentait 33% de la variance du nuage de points et était corrélée (seuil de corrélation $> 60\%$) négativement avec les sables fins et moyens (respectivement, $r = -0,64$ et $-0,65$), et positivement avec les teneurs en chlorophylles *a* et *c* (respectivement, $r = 0,65$ et $0,66$), les teneurs en phéopigments *a*, *b* et *c* (respectivement, $r =$

0,63, 0,69 et 0,60) et les silts ($r = 0,74$) (Figure 1.12.A). La seconde composante, qui représentait 21% de la variance, était corrélée positivement avec les sables moyens ($r = 0,68$) et négativement avec les silts ($r = -0,63$) (Figure 1.12.A).

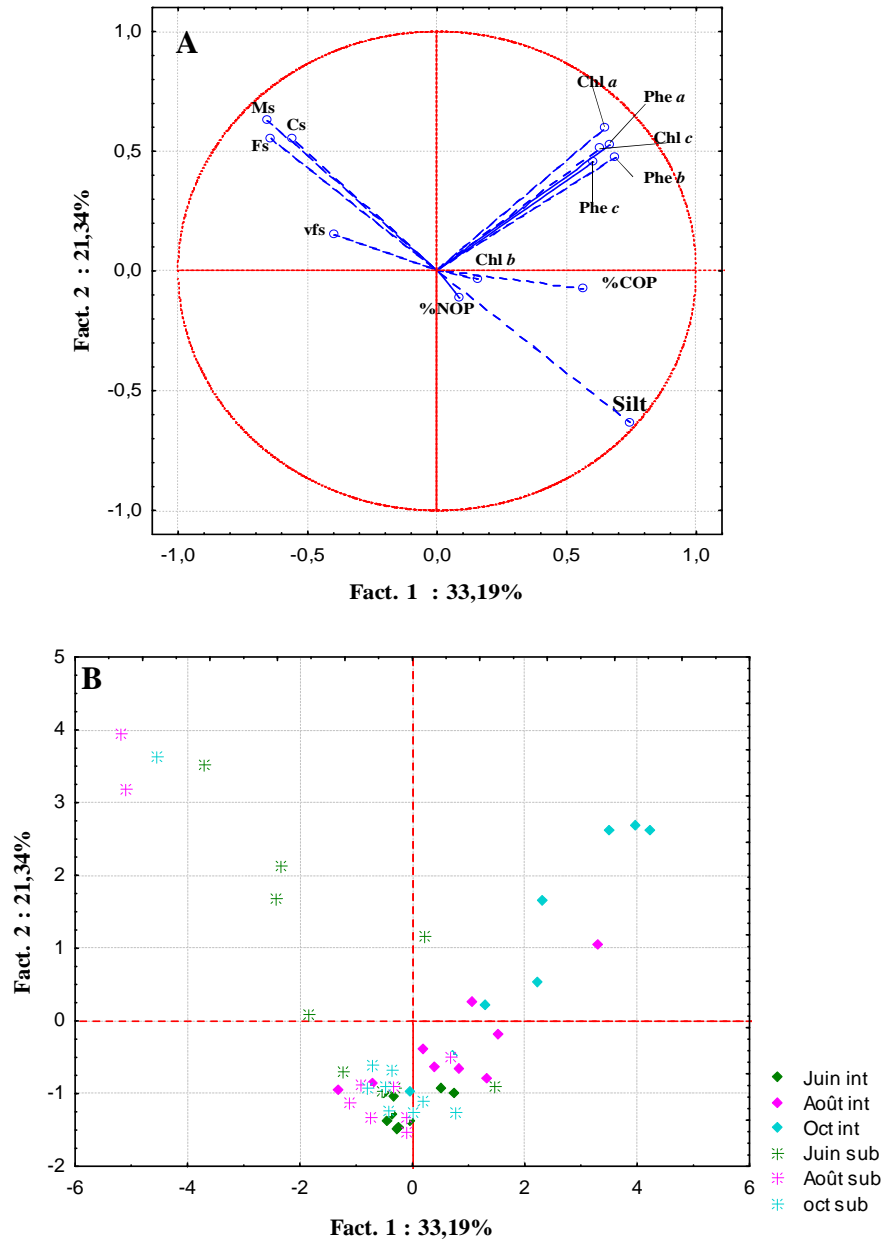


Figure 1.12 : ACP, avec projection des variables (A) et des observations (B) des paramètres environnementaux mesurés dans les deux domaines (intertidal = losange ; subtidal = étoile) de l'estuaire fluvial de la Gironde en juin (vert), août (rose) et octobre (bleu) 2011. Chl = chlorophylles, Cs = sables grossiers, Fs = sables fins, Ms = sables moyens, Phe = phéopigments, vfs = sables très fins.

La projection des observations (Figure 1.12.B) a mis en évidence une variation inter-domaine des paramètres environnementaux sur les trois mois échantillonnés. Le domaine intertidal a été caractérisé par des teneurs significativement plus élevées en chlorophylles *a* (Mann-Whitney ; $p < 0,001$) et *b* ($p < 0,001$) et en phéophytines *a* ($p < 0,05$) et *b* ($p < 0,001$). Il a été également caractérisé par des teneurs en silts significativement plus importantes ($p < 0,01$) qu'en domaine subtidal ; ce dernier a été davantage caractérisé par des teneurs plus élevées en sables fins ($p < 0,01$) et moyens ($p < 0,05$) et des teneurs en pigments (excepté chl *b*) et phéopigments (sauf phéo *c*) significativement plus faibles.

Les teneurs plus élevées des pigments au sein du domaine intertidal l'ont été pour les trois mois échantillonnés (ANOVA de Kruskal-Wallis, comparaison multiple, $p > 0,01$). En revanche, une homogénéité a été mise en évidence entre domaines intertidal et subtidal en juin (et août pour la phéophytine *a*) concernant les phéopigments (ANOVA de Kruskal-Wallis, comparaison multiple, $p > 0,05$ en juin et août pour la phéophytine *a*), $p < 0,01$ pour les autres mois). Comme décrit précédemment (*cf* 3.1.3), la granulométrie a très peu varié au sein de chaque domaine. L'analyse qui a été effectuée sur le jeu de données a également montré une homogénéité de la granulométrie (à savoir, sables très fins et moyens) entre domaines intertidal et subtidal pour chacun des mois échantillonnés ($p > 0,05$).

3.2.2 Structuration du domaine intertidal de la Garonne et de la Dordogne estuariennes à partir des paramètres environnementaux

La classification ascendante hiérarchique (CAH) qui a été réalisée sur la matrice environnementale a permis de révéler trois groupes de stations distincts (Figure 1.13) :

- un groupe (Gr 1) composé de toutes les stations de la Garonne et de la Dordogne estuariennes pour les mois de septembre, octobre et novembre (sauf G1 et G5 en octobre) ;
- un groupe (Gr 2) composé des stations (G1, G2, G3, G4 et G5) de la Garonne estuarienne et de 2 données de la Dordogne sur 21 ;
- un groupe (Gr 3) composé des stations (D1, D2, D3, D4) de la Dordogne estuarienne (sauf 17 données sur 43).

La CAH a permis d'identifier deux différenciations de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.

Dans un premier temps, une structuration spatiale a été mise en évidence. En effet, la variabilité des paramètres environnementaux entre les deux estuaires fluviaux a engendré une hétérogénéité entre Garonne et Dordogne estuariennes. En revanche, du fait de l'homogénéité des paramètres environnementaux au sein de chacun des deux estuaires fluviaux, aucune structuration intra-fleuve n'a pu être observée.

Dans un second temps, il a été possible d'observer une évolution temporelle de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Les mois de septembre à novembre se sont différenciés du reste de l'année mettant en avant un effet saisonnier (fin été, début automne), ceci dans les deux estuaires fluviaux.

La CAH a mis en évidence une structuration à dominance inter-fleuve plutôt qu'au niveau intra-fleuve. De la même façon, un effet saisonnier, concernant la période de fin été - début automne, s'est dégagé contrairement au reste de l'année.

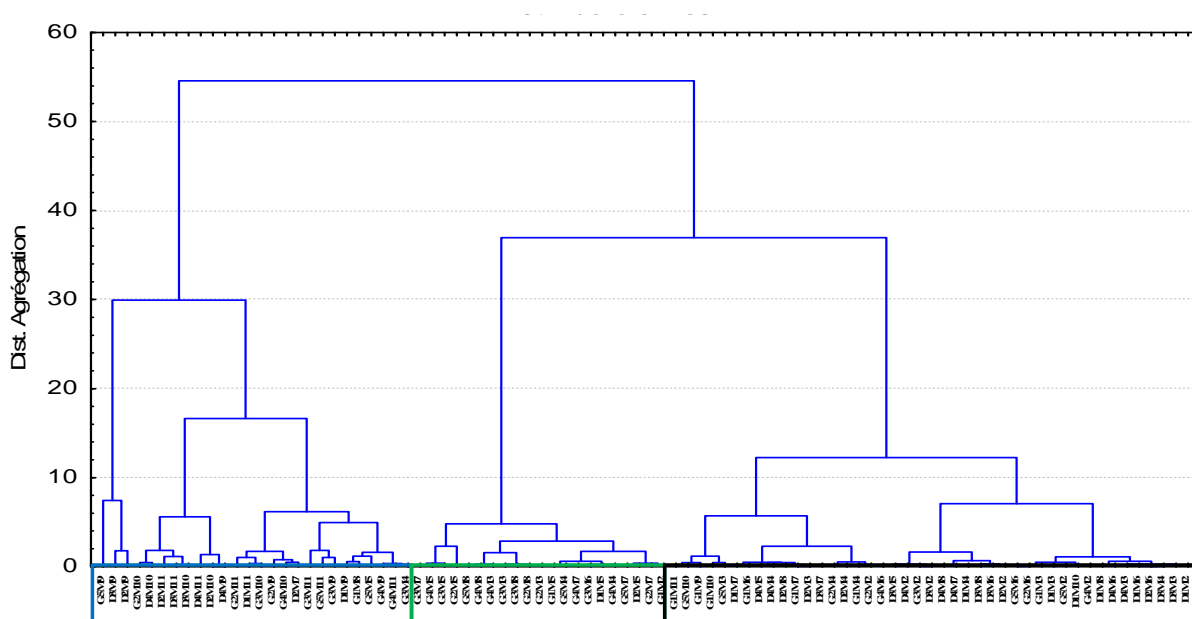


Figure 1.13 : Classification ascendante hiérarchique (méthode agglomérative de Ward) des 90 stations réalisée sur la matrice des paramètres environnementaux. Les groupes de stations Gr 1, Gr 2 et Gr 3 sont encadrés, respectivement, en bleu, vert et noir.

La Figure 1.14 présente les résultats de l'ACP normée. La variance expliquée par les deux premières composantes était de 77%. La première composante représentait 54% de la variance totale du nuage de points. Elle était positivement corrélée (seuil de corrélation >

60%) avec les pigments et les phéopigments (chl *a* : $r = 0,93$; chl *b* : $r = 0,66$; chl *c* : $r = 0,90$; phe *a* : $r = 0,81$; phe *b* : $r = 0,95$; phe *c* : $r = 0,74$) (Figure 1.14.A). La seconde composante représentait 23% de la variance totale et, était positivement corrélée avec les teneurs en COP ($r = 0,83$) et en NOP ($r = -0,82$) (Figure 1.14.A).

La projection des observations (représentant les groupes identifiés par la CAH) (Figure 1.14.B) a permis de caractériser les trois groupes (Gr 1 = groupe saison automne, Gr 2 = groupe stations Garonne, Gr 3 = groupe stations Dordogne), montrant ainsi une structuration de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde à partir des paramètres environnementaux (Figure 1.14.A, B ; Tableau 1.3).

Tableau 1.3 : Comparaison des paramètres environnementaux entre les trois groupes définis par la CAH par des ANOVA de Kruskal-Wallis, suivies d'un test de comparaison multiple (différences significatives en gras).

	Différences entre groupes	
	ANOVA de Kruskal-Wallis	Comparaison multiple de l'ensemble des groupes
Chlorophylle <i>a</i>	p < 0,001	Différences entre tous les groupes
Chlorophylle <i>b</i>	p < 0,001	Gr 3 différent de Gr 1 et Gr 2
Chlorophylle <i>c</i>	p < 0,001	Différences entre tous les groupes
Phéophytine <i>a</i>	p < 0,001	Gr 1 différent de Gr 2 et Gr 3
Phéophytine <i>b</i>	p < 0,001	Différences entre tous les groupes
Phéophytine <i>c</i>	p < 0,001	Gr 1 différent de Gr 2 et Gr 3
%COP	p < 0,001	Gr 2 différent de Gr 1 et Gr 3
%NOP	p < 0,001	Gr 2 différent de Gr 1 et Gr 3

En effet, le groupe 1 définissant les deux estuaires fluviaux sur la période septembre - novembre a été notamment caractérisé par des teneurs en chlorophylle *a* et phéophytine *c* significativement plus élevées que dans les deux autres groupes ($p < 0,01$). Le groupe 2, caractérisant les stations de la Garonne estuarienne, a été principalement décrit par des pourcentages plus importants en COP et NOP ($p < 0,01$). Les teneurs faibles en chlorophylle *c* ont principalement caractérisé le groupe 3, c'est-à-dire les stations de la Dordogne estuarienne ($p < 0,01$).

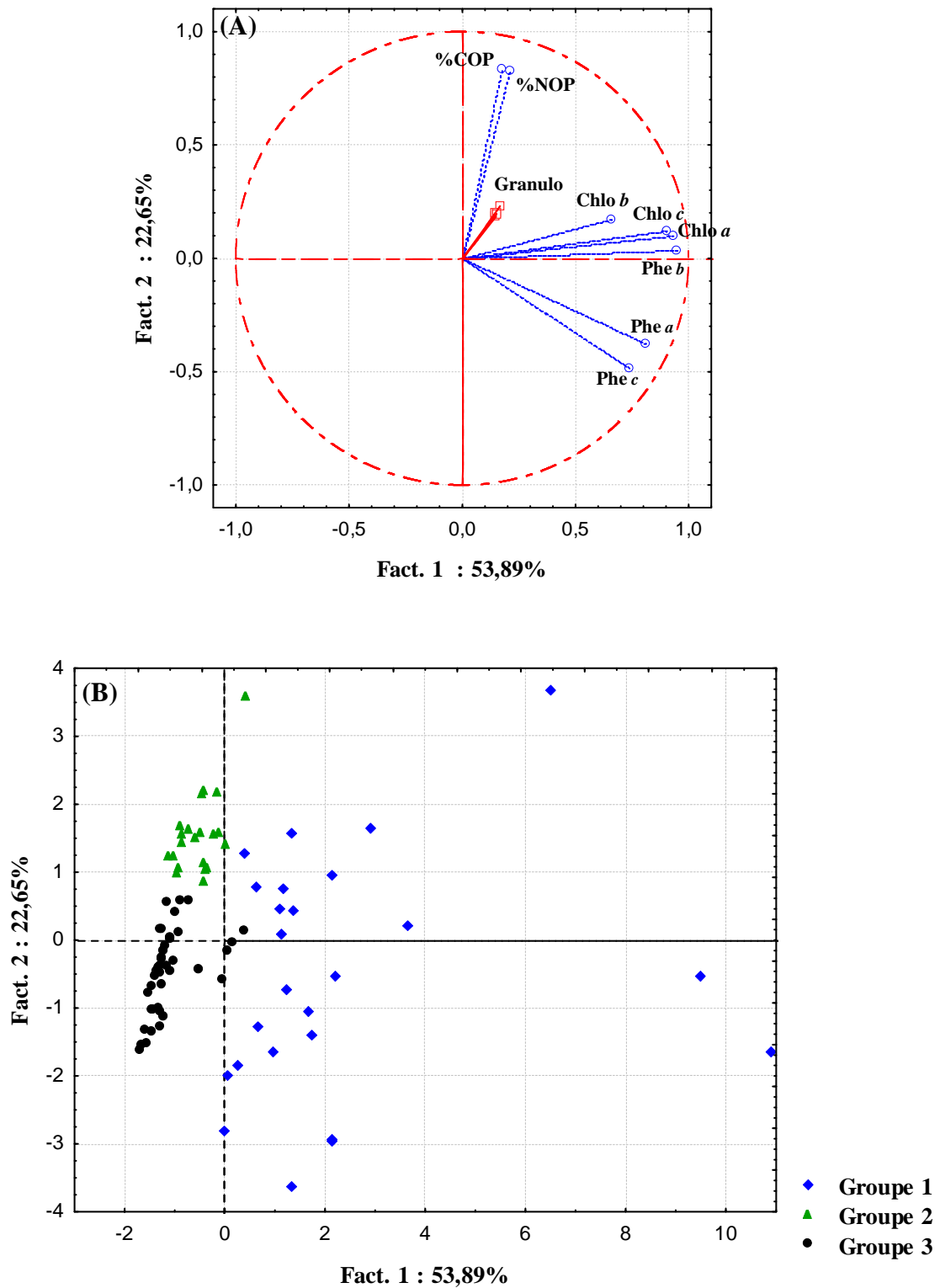


Figure 1.14 : ACP, projection des variables (A) et des groupes de stations Gr 1, Gr 2 et Gr 3 (B) à partir des paramètres environnementaux mesurés dans les 3 groupes formés par la CAH. Chl = chlorophylles, Granulo = % de silts, Phe = phéopigments. Groupe 1 (bleu) = stations de la Garonne et de la Dordogne estuariennes en septembre, octobre et novembre ; groupe 2 (vert) = stations de la Garonne estuarienne ; groupe 3 (noir) = stations de la Dordogne estuarienne.

3.3 Composition de la matière organique sédimentaire de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

3.3.1 Variations des rapports isotopiques et élémentaires de la matière organique sédimentaire

Au sein de l'ensemble de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde (Garonne et Dordogne estuariennes), les rapports isotopiques et élémentaires de la matière organique sédimentaire (MOS) ont relativement peu varié (Figure 1.15). Il n'y a pas de forte discrimination en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ et en C/N entre la Garonne et la Dordogne estuariennes (Tableau 1.4).

Les valeurs moyennes concernant le $\delta^{13}\text{C}$ ont fluctué entre -26,7 et -22,9‰, avec une valeur moyenne de $-25,3 \pm 0,7\text{‰}$ pour la Garonne et de $-24,4 \pm 0,7\text{‰}$ pour la Dordogne estuarienne. Le $\delta^{15}\text{N}$ a évolué entre 4,8 et 6,6‰, avec une valeur moyenne de $5,7 \pm 0,3\text{‰}$ et de $5,6 \pm 0,7\text{‰}$, respectivement pour la Garonne et la Dordogne estuariennes. Le rapport C/N a varié de 8,9 à 12,8 mol.mol⁻¹, avec une valeur moyenne de $10,9 \pm 0,7$ mol.mol⁻¹ en Garonne et de $11,0 \pm 0,8$ mol.mol⁻¹ en Dordogne (Figure 1.15).

Tableau 1.4 : Valeurs moyennes annuelles (\pm ET) des rapports isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) et élémentaires C/N en Garonne et Dordogne estuariennes. Comparaison des valeurs avec test-*t*.

	Garonne	Dordogne	Différences inter-fleuves (test- <i>t</i>)
	moyenne \pm écart-type		
$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$-25,3 \pm 0,7$	$-24,4 \pm 0,7$	$p > 0,05$
$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$5,7 \pm 0,3$	$5,6 \pm 0,7$	$p > 0,05$
C/N (mol.mol ⁻¹)	$10,9 \pm 0,7$	$11 \pm 0,8$	$p > 0,05$

Les signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) de la MOS étaient très proches de celles de la MOP terrestre réfractaire, alors que les signatures élémentaires (C/N) étaient intermédiaires entre la MOP terrestre réfractaire d'une part, et la MOP terrestre labile et le microphytobenthos d'autre part. A l'inverse, les signatures de la MOP anthropique et du phytoplancton étaient éloignées de celles de la MOS, indiquant que ces deux sources ont très peu contribué à la MOS.

Les signatures de la MOP ainsi que celles des deux nouvelles sources en microphytobenthos ont été décrites (Tableau 1.5).

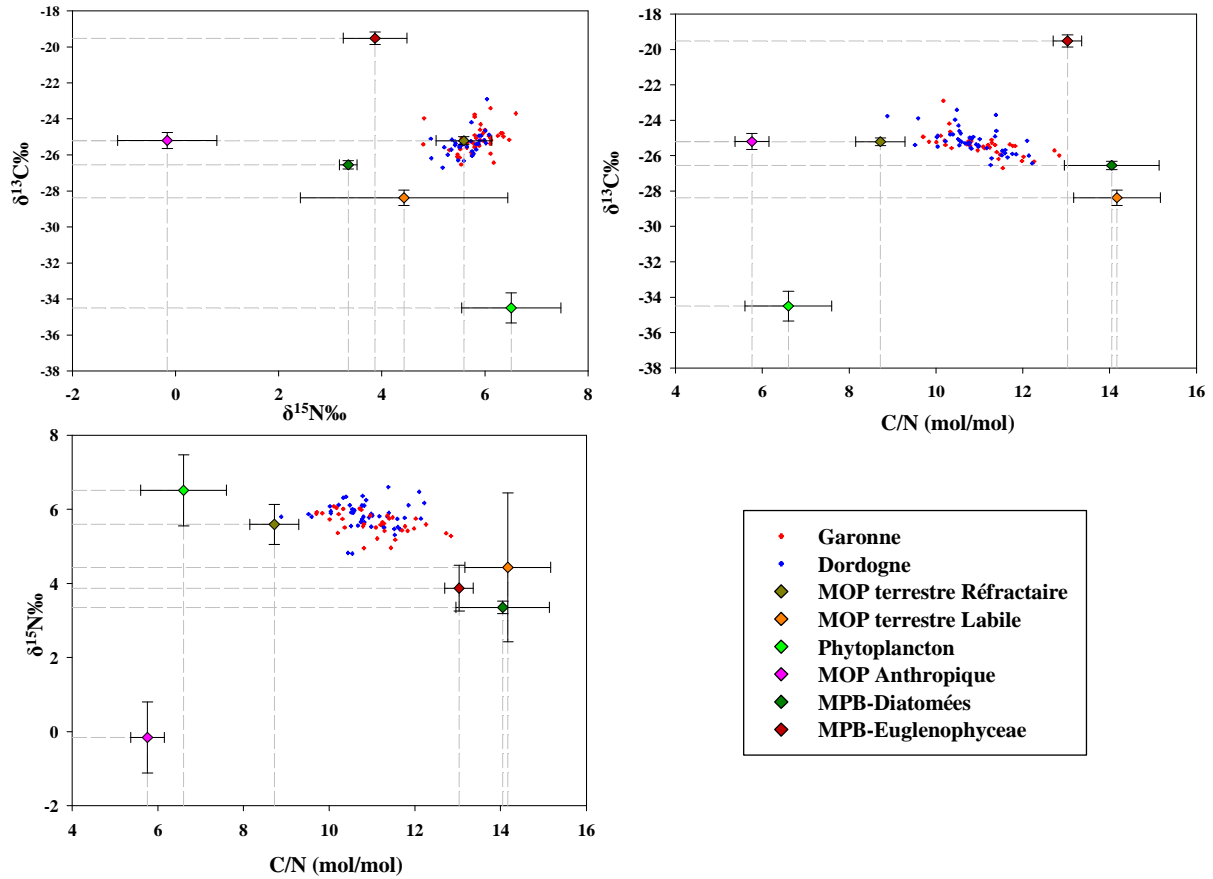


Figure 1.15 : Signatures isotopiques et élémentaires des sédiments en Garonne (points rouges) et en Dordogne estuariennes (points bleus) par rapport aux sources potentielles de la matière organique sédimentaire. MOP = matière organique particulaire ; MPB = microphytobenthos.

Tableau 1.5 : Signatures isotopiques et élémentaires des différentes sources potentielles de la matière organique sédimentaire.

	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	\pm	$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$	\pm	C/N mol.mol ⁻¹	\pm	Sources
MOP terr. réfractaire	-25,21	0,22	5,59	0,54	8,72	0,57	Savoye <i>et al.</i> (2012)
MOP terr. labile	-28,38	0,43	4,43	2,01	14,1	1,0	Savoye <i>et al.</i> (2012)
Phytoplancton	-34,50	0,84	6,51	0,96	6,6	1,0	Savoye <i>et al.</i> (2012)
MOP anthropique	-25,20	0,45	-0,16	0,96	5,76	0,39	Lanoux et Savoye (comm. pers.)
Microphytobenthos (Diatomées)	-26,55	0,23	3,35	0,17	14,05	1,09	Dubois et Savoye (comm. pers.)
Microphytobenthos (Euglenophyceae)	-0,20	0,34	3,87	0,62	13,03	0,33	Dubois et Savoye (comm. pers.)

Une classification ascendante hiérarchique (CAH) a été réalisée sur les données combinées sous la forme « mois-stations » afin de déterminer si la partie fluviale de la Gironde pouvait être structurée en fonction des signatures isotopiques et/ou élémentaires de la MOS (Figure 1.16). La CAH associée à un test SIMPROF a permis d'identifier de façon significative ($p < 0,05$) cinq groupes d'observations. Deux groupes représentaient 84% des observations. Les trois autres groupes identifiés représentaient de 3 à 6 observations. Le fait notable de ce résultat est que, mis à part le groupe 2 (uniquement des stations de la Garonne), l'ensemble des groupes était constitué aussi bien des stations de la Garonne que de la Dordogne estuariennes. Les groupes 2 et 4 étaient principalement constitués de stations échantillonnées en hiver, alors que les groupes 1, 3 et 5 étaient principalement constitués des stations échantillonnées du printemps à l'automne.

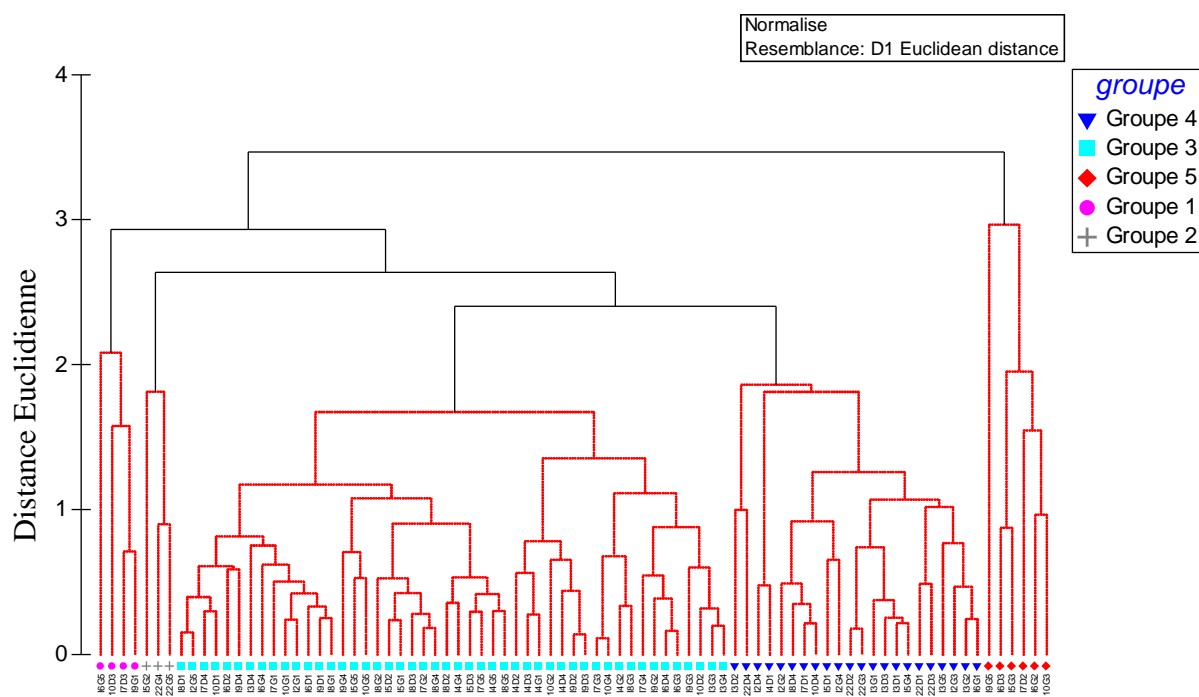


Figure 1.16 : Classification ascendante hiérarchique et test SIMPROF (détermination des groupes) à partir des valeurs isotopiques et élémentaires de la matière organique sédimentaire en Garonne et en Dordogne estuariennes.

La Figure 1.17 présente une analyse en composantes principales normée à partir des combinaisons « mois-stations » qui ont servi d'observations en fonction de trois variables : le $\delta^{13}\text{C}$, le $\delta^{15}\text{N}$ et le rapport C/N. La variance expliquée par les deux premières composantes de

l'ACP était de 87%. La première composante représentait 61% de la variance du nuage de points. Elle était corrélée (seuil de corrélation > 60%) négativement avec le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ (respectivement, $r = -0,87$ et $-0,63$) et positivement avec le C/N ($r = 0,82$) (Figure 1.17.A). La seconde composante synthétisait 26% de la variance et était positivement corrélée avec le $\delta^{15}\text{N}$ ($r = 0,77$).

La projection des groupes identifiés par la CAH (Figure 1.17.B) a permis de caractériser les cinq groupes identifiés précédemment en fonction de leurs signatures isotopiques et élémentaires. Le groupe 3 (58% des observations) était caractérisé par des signatures isotopiques et élémentaires moyennes ($\delta^{13}\text{C} \approx -25,5\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} \approx 5,8\text{‰}$ et C/N $\approx 10,6 \text{ mol.mol}^{-1}$) ; sa place centrale sur l'ACP en témoigne. Le groupe 1 se distinguait du groupe 3 par ses faibles valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ ($\approx 5,8\text{‰}$). Deux groupes possédaient des valeurs à la fois faibles en $\delta^{13}\text{C}$ ($\approx -26\text{‰}$) et fortes en C/N ($\approx 12 \text{ mol.mol}^{-1}$). Les valeurs les plus élevées en $\delta^{15}\text{N}$ ($\approx 6\text{‰}$) caractérisaient le groupe 2. Le groupe 5 se distinguait par des valeurs élevées en $\delta^{13}\text{C}$ ($\approx -24\text{‰}$) et de faibles C/N ($\approx 10,1 \text{ mol.mol}^{-1}$) (Figure 1.18).

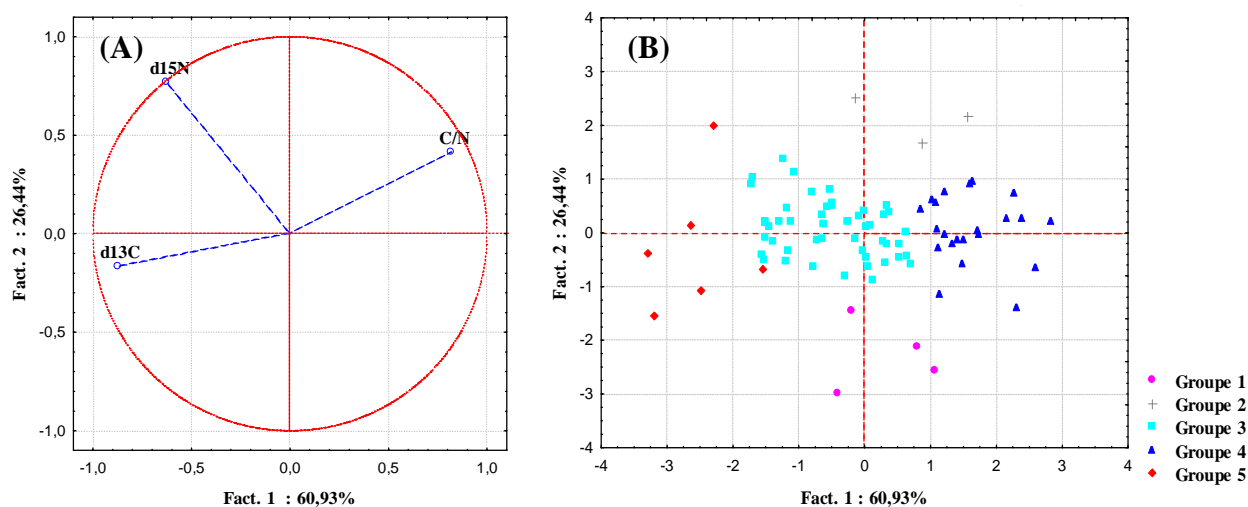


Figure 1.17 : Analyse en composantes principales (ACP) réalisée à partir des rapports isotopiques et élémentaires des groupes (combinaisons mois-stations) : (A) = projections des variables, (B) = projections des 5 groupes identifiés par la CAH.

La variabilité des signatures des différents groupes identifiés précédemment était plus faible en comparaison de celle des différentes sources (Figure 1.18). Les signatures en $\delta^{15}\text{N}$ des différents groupes étaient très proches de la MOP terrestre réfractaire, suggérant une homogénéité spatio-temporelle de ce paramètre dans la partie fluviale de l'estuaire de la

Gironde. Néanmoins, le $\delta^{13}\text{C}$ ainsi que le C/N des groupes 2 et 4 se rapprochaient vers ceux de la MOP terrestre labile et du MPB-Diatomées. De façon moins importante, le $\delta^{13}\text{C}$ du groupe 5 tendait vers celui de la source MPB-Euglenophyceae.

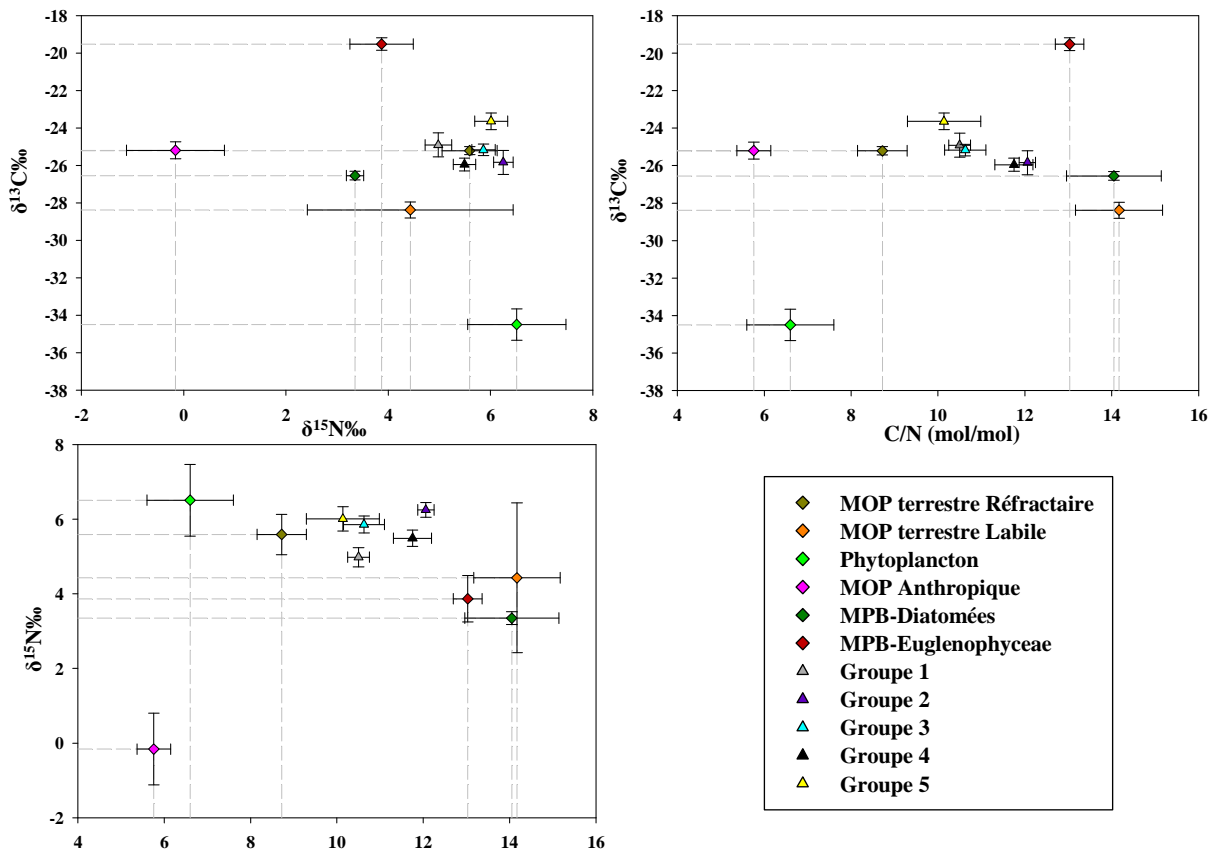


Figure 1.18 : Signatures isotopiques et élémentaires des sédiments des cinq groupes identifiés à partir de leurs signatures isotopiques et élémentaires par rapport aux sources potentielles de la matière organique sédimentaire. MOP = matière organique particulaire ; MPB = microphytobenthos.

3.3.2 Variations de la composition de la matière organique sédimentaire dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

Les signatures isotopiques et/ou élémentaires du phytoplancton et de la MOP anthropique n'ont pas été prises en compte dans le modèle de mélange car, comme il a été décrit précédemment, les signatures de ces deux sources étaient très éloignées de celles du sédiment. Les résultats présentés ci-dessous (Figure 1.19) ont été d'une part moyennés pour avoir une composition moyenne de la MO de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde (camembert intitulé « ensemble des stations ») et d'autre part, pour les groupes identifiés (groupes 1, 2, 3, 4 et 5) (Figure 1.16).

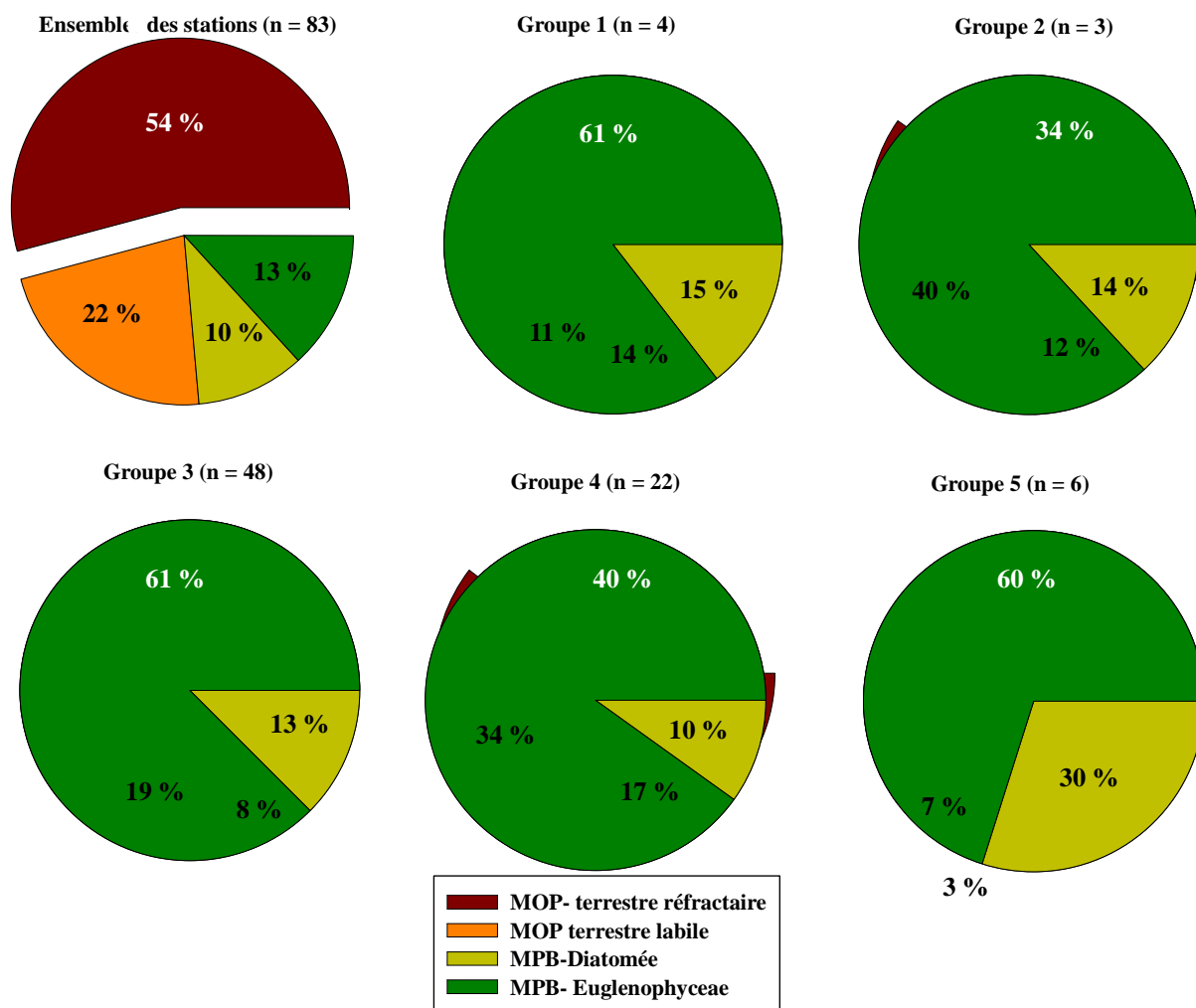


Figure 1.19 : Contributions relatives moyennes des quatre sources de MOS pour l'ensemble des observations, ainsi que pour chacun des groupes identifiés d'après leurs signatures isotopiques et élémentaires.

La matière organique terrestre (principalement réfractaire) domine largement la composition de la matière organique sédimentaire dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde (contributions variant entre 70-80%). Les fortes contributions de la MOP labile terrestre ont été retrouvées de façon équivalente en Garonne et en Dordogne estuariennes durant la période hivernale, notamment pour les groupes 2 et 4 (Figure 1.19). Le microphytobenthos composait seulement environ 1/4 de la MOS avec, d'une part, des Diatomées, et, d'autre part, des Euglenophyceae qui contribuaient de façon équivalente (sauf dans le groupe 5) à la composition de la MOS (variations respectives de 8-17% et 10-15%).

Les Euglenophyceae étaient très présentes et contribuaient de façon plus importante à la composition de la MOS durant la période estivale.

4 Discussion

4.1 Variabilité des paramètres sédimentaires dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

Les analyses effectuées sur les paramètres sédimentaires ont permis d'observer plusieurs structurations au sein de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.

Une première variabilité spatiale a été observée, opposant les domaines intertidal et subtidal.

Une seconde variabilité spatiale se situe au sein du domaine intertidal où la variabilité des paramètres sédimentaires a engendré dans un premier temps une hétérogénéité entre les deux fleuves et, dans un second temps, une variabilité saisonnière marquée.

L'hétérogénéité entre domaines intertidal et subtidal a été principalement engendrée par le facteur immersion ; en témoignent des teneurs plus élevées en pigments et phéopigments au sein du domaine intertidal (Figure 1.12), constatation classiquement observée dans la littérature (McLusky *et al.*, 1993). Ce facteur immersion est d'autant plus notable lorsque le bouchon vaseux remonte dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. La remontée de celui-ci implique une augmentation de la turbidité (jusqu'à 10 g.l⁻¹) (Jouanneau & Latouche, 1981). Cette élévation de la turbidité inhibe davantage la production primaire (photo-autotrophe) dans la colonne d'eau et également la production primaire microphytobenthique (Irigoien & Castel, 1997 ; Lemaire *et al.*, 2002). De plus, au sein de cette partie de l'estuaire, l'ensemble de la colonne d'eau est homogénéisée et il existe donc un lien très fort entre colonne d'eau et sédiment. Témoins de ce lien très fort entre colonne d'eau et sédiment ont été les contributions de la MOPS (MOP réfractaire et labile d'origine terrestre) à la composition de la MOS (Figure 1.19). Il n'est donc pas étonnant que le domaine subtidal de la partie fluviale de la Gironde soit caractérisée par du matériel dégradé.

L'hydrodynamisme joue également un rôle essentiel dans la composition et dans la structuration du sédiment, car il favorise la remise en suspension du sédiment, compliquant

dès lors l'implantation et/ou le développement du microphytobenthos dans le domaine subtidal. Cette remise en suspension est plausible au regard des résultats granulométriques. Le sédiment dans l'estuaire fluvial est dominé par les silts (homogénéité entre les stations) et ce, dans les deux domaines. La présence plus importante des particules plus grossières au sein du domaine subtidal par rapport au domaine intertidal peut relever de plusieurs causes : (1) un dragage important pouvant modifier d'un mois à l'autre la composition granulométrique du sédiment par déblaiement et/ou remise en suspension des sédiments ; (2) le domaine subtidal est constamment exposé aux courants pouvant modifier la quantité d'apports provenant de l'amont et également éroder ou enrichir la surface du sédiment.

La différence existant entre le domaine intertidal de la Garonne et celui de la Dordogne estuariennes peut être de la même façon liée à l'hydrodynamisme. En effet, les débits sont significativement plus importants en Garonne qu'en Dordogne. Les flux sont donc extrêmement variables entre les deux fleuves, modifiant ainsi la quantité des apports fluviaux entrant dans la partie fluviale de l'estuaire. Ces apports fluviaux sont susceptibles de modifier la qualité ainsi que la quantité de matière organique présente dans le sédiment. Veyssy (1998) a établi que, entre 1994 et 1996, les apports solides de la Garonne étaient de l'ordre de $212.10^4 \text{ t.an}^{-1}$ et de $146.10^3 \text{ t.an}^{-1}$ pour la Dordogne. La variabilité annuelle des débits est plus élevée en Garonne modifiant le temps de résidence et donc de dégradation des particules (notamment la chlorophylle) entre les deux fleuves (Bidigare *et al.*, 1986 ; Abril *et al.*, 1999 ; Commarieu, 2007 ; Etcheber *et al.*, 2007). L'estuaire de la Gironde est un estuaire hétérotrophe, l'activité et l'abondance des communautés bactériennes y sont très élevées, favorisant également une importante dégradation de la matière organique (Hernandez-Palomino, 1997). Nos résultats ont permis de montrer une variabilité inter-fleuves principalement due à des teneurs en pigments, phéopigments et COP plus élevées en Garonne car la composition du sédiment est principalement liée à la quantité des apports provenant de l'amont et aux activités de dégradation résultantes.

Notre étude a permis de mettre en avant une variabilité temporelle des paramètres sédimentaires au sein de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Le fait intéressant est la différence dans les périodes de production du microphytobenthos entre les domaines intertidal et subtidal. Un grand nombre d'auteurs ont montré un cycle saisonnier dans les développements du microphytobenthos (Underwood & Paterson, 1993 ; de Jonge & Colijn, 1994 ; Santos, 1995 ; Nzigou, 2012), alors que d'autres n'ont pas observé de variations

annuelles significatives (Brotas *et al.*, 1995). Dans la présente étude, il a été possible d'observer une production « automnale », c'est-à-dire un développement du microphytobenthos en fin d'été - début d'automne dans le domaine intertidal représenté par le groupe 1 (Figure 1.14), alors que, pendant les trois mois échantillonnés en subtidal, les résultats ont laissé penser à un développement plutôt printanier, même si uniquement le mois de juin a été échantillonné. Santos *et al.* (1997) ont montré l'importance, comme décrit précédemment, de la disponibilité en lumière et de la température dans les variations de la biomasse microphytobenthique. La température a un rôle prépondérant sur la production et le temps de croissance du microphytobenthos à plusieurs échelles de temps, variant de l'heure à la saison et jusqu'à la période d'émersion pour les zones intertidales (Admiraal, 1976 ; Rasmussen *et al.*, 1983). Les deux facteurs combinés ont été décrits par Colijn & de Jonge (1984), Blanchard & Guarini (1996), Blanchard *et al.* (2001), Cibic *et al.* (2007) comme ayant un effet positif mais également négatif, dans le sens où les fortes températures peuvent devenir un facteur inhibant la production microphytobenthique. Les fortes températures accélèrent l'évaporation de l'eau interstitielle à la surface du sédiment et dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde la production s'effectue dans les premiers millimètres du sédiment. De très fortes températures ne favorisent également pas le développement de certaines espèces microphytobenthiques, car leurs optima de croissance et/ou de développement ne sont plus respectés. L'année 2011 a été caractérisée par des températures de l'air et de l'eau anormalement chaudes (Quintin *et al.*, 2012), notamment durant la période printanière. La production microphytobenthique du domaine intertidal a donc pu être inhibée en période d'émersion par ces fortes températures, expliquant l'absence de croissance du microphytobenthos en domaine intertidal durant cette période de l'année. Il aurait été intéressant de suivre en 2011 l'évolution du microphytobenthos dans la partie aval de l'estuaire car les travaux de Santos *et al.* (1997) et Nzigou (2012) ont montré à l'inverse une croissance printanière du microphytobenthos laissant penser à un gradient et une structuration très marquée de ce paramètre entre les parties aval et fluviale de l'estuaire de la Gironde.

4.2 Composition de la matière organique sédimentaire : variabilité et forçages

Notre étude a permis de déterminer et de différencier plusieurs sources potentielles à la composition de la matière organique sédimentaire au sein de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.

Avant notre étude, les différentes signatures isotopiques et élémentaires du microphytobenthos n'étaient pas ou peu connues dans l'estuaire de la Gironde. Nzigou (2012) a décrit le microphytobenthos avec des valeurs de $-16,7 \pm 1$ ‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et 3 ± 1 ‰ concernant le $\delta^{15}\text{N}$ en accord avec les travaux de Riera *et al.* (1996) et Machàs *et al.* (2003). Ces valeurs sont très éloignées de celles proposées dans le présent travail. Cela provient du gradient spatial important entre les deux zones d'échantillonnage. En effet, nos résultats proviennent de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde avec des salinités très faibles ou nulles, impliquant le développement d'espèces microphytobenthiques différentes de celles des régions plus halines en aval. De plus, l'état de dégradation et la présence d'organismes hétérotrophes tels que les bactéries peuvent être à l'origine de ces variations dans les valeurs des signatures du microphytobenthos.

Les variations dans les signatures isotopiques sont également à mettre en relation avec la disponibilité en sels nutritifs car les $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ des producteurs primaires dépendent des voies de synthèse organique, mais également de la signature isotopique des nutriments utilisés et de leurs disponibilités (Montoya, 2007). A l'inverse du $\delta^{13}\text{C}$, il n'existe pas de valeurs caractéristiques du $\delta^{15}\text{N}$ de certains groupes de producteurs primaires en raison de cette forte variabilité des signatures isotopiques des nutriments (Peterson, 1999). La partie fluviale de l'estuaire reçoit l'ensemble des eaux provenant de l'amont et donc davantage de sels nutritifs que l'aval. La variation entre les deux parties peut être mise en relation avec cette variabilité quantitative d'apports ; il y a une rupture des ressources nutritives entre les zones aval et amont de l'estuaire.

La matière organique sédimentaire de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde est donc essentiellement composée de matière organique particulaire réfractaire d'origine terrestre (54% sur l'ensemble des stations), provenant du bouchon vaseux. La MOS est composée de matière organique labile d'origine terrestre (22% sur l'ensemble des stations). La MOS est également composée de microphytobenthos, contenant des diatomées et des

Euglenophyceae (respectivement 10 et 13% sur l'ensemble des stations). Les analyses qui ont été effectuées sur la composition de la MOS ont permis de différencier cinq groupes d'observations. Mis à part le groupe 2 (3 observations) représentant uniquement les stations de la Garonne, aucune variabilité spatiale (inter et intra-fleuves) n'a été mise en évidence. En revanche, une variabilité saisonnière a été démontrée ; en effet, la CAH ainsi que le test SIMPROF ont permis de différencier deux groupes, à savoir les groupes 2 et 4 principalement constitués d'échantillons hivernaux. Un fait notable est l'influence négligeable voire nulle de la MOP anthropique (contrairement à la MOPS) ainsi que du phytoplancton dans la composition de la MOS.

Plusieurs processus peuvent être à l'origine des variations spatiales et/ou temporelles de la composition de la MOS, notamment au sein de l'estuaire de la Gironde où les contraintes physico-chimiques sont très importantes. Les débits, en périodes de crue, sont à l'origine de l'expulsion du bouchon vaseux et, parallèlement, favorisent les apports provenant de l'amont. Les débits jouent dès lors un rôle essentiel dans les contributions de la matière organique terrestre. La production du microphytobenthos est un processus également important dans la variation de la composition de la MOS car il possède des cycles de développement. En période printanière et début automne, les contributions du microphytobenthos sont plus élevées car, durant ces deux périodes, les conditions sont favorables à son développement (Morris & Kromkamp, 2003 ; Nzigou, 2012). La contribution du microphytobenthos varie également du fait des fortes activités de broutage des organismes benthiques (bactéries, méiofaune, macrofaune). L'hydrodynamisme est un processus prépondérant dans la composition de la MOS, un hydrodynamisme faible favorisant la sédimentation des particules et donc de la MOP. A l'inverse, un hydrodynamisme élevé favorise la remise en suspension de la MOS. En zone estuarienne et notamment en zone estuarienne fluviale, un gradient spatial peut être à l'origine de la variation de composition de la MOS car les masses d'eau ne sont pas les mêmes. La température est, de la même façon que les paramètres précédents, essentielle dans les variations saisonnières de la composition de la MOS. La température favorise la dégradation de la matière organique (augmentation de l'activité bactérienne) et la production du microphytobenthos.

Une analyse de redondance a été réalisée à partir de plusieurs paramètres susceptibles de modifier la composition de la MOS (tels que débits et point kilométrique) afin de les mettre en relation avec la composition de la MOS (Figure 1.20). Outre les paramètres décrits

précédemment comme des variables « forçantes », la concentration en MES (indicatrice de la présence ou de l'absence du bouchon vaseux), la concentration en COP [indicatrice de l'état de fraîcheur de la MOS (fraîche ; labile : plus forte concentration en COP) et de dégradation (réfractaire : plus faible concentration en COP)], et la concentration en pigments (indicatrice de l'abondance relative du matériel photo-autotrophe) ont été utilisées pour l'analyse de redondance. La très faible variabilité spatio-temporelle de la composition de la MOS est confirmée par l'analyse de redondance car les paramètres considérés n'expliquent que 21% de la composition de la MOS en Garonne et en Dordogne estuariennes.

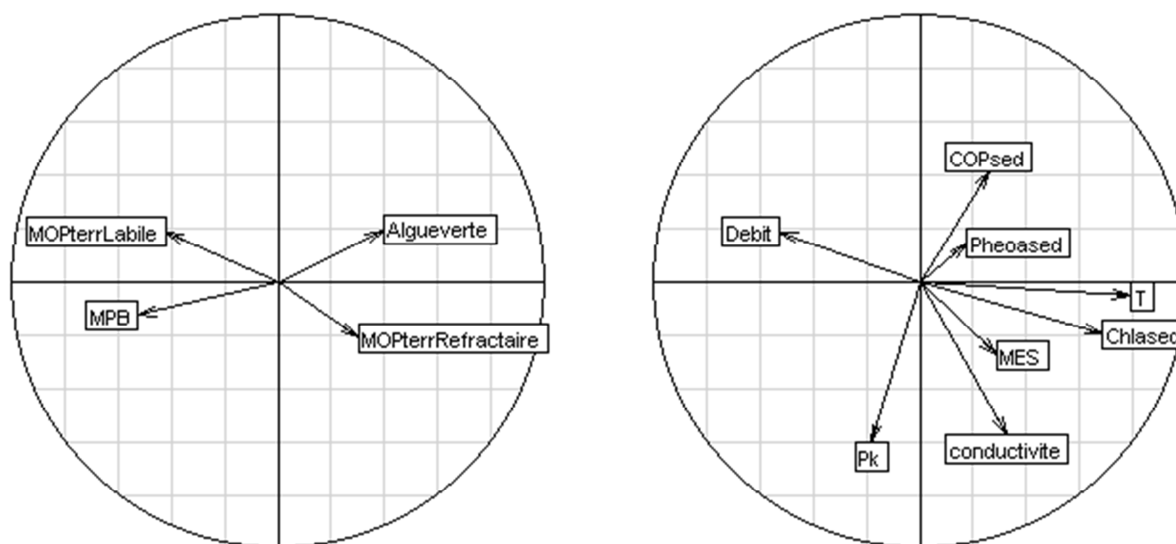


Figure 1.20 : Analyse de redondance effectuée sur la composition des sources de MOS en fonction des paramètres de la colonne d'eau et du sédiment de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Algueverte = Euglenophyceae, Chlased = chlorophylle *a* des sédiments, COPsed = carbone organique particulaire des sédiments, MES = matières en suspension, MOPterr = matière organique particulaire terrestre (réfractaire et labile), MPB = microphytobenthos (diatomées), Pheosed = phéophytine *a* des sédiments, Pk = point kilométrique, T = température.

La contribution relative du matériel réfractaire d'origine terrestre à la MOS de la partie fluviale de l'estuaire augmente lorsque, d'une part, les débits sont faibles et, d'autre part, les concentrations en MES dans la colonne d'eau sont élevées. A l'inverse, la contribution relative du matériel labile d'origine terrestre à la MOS augmente lorsque les apports provenant de l'amont sont élevés, c'est-à-dire lorsque les débits sont forts en période hivernale. Il en est de même pour le microphytobenthos (diatomées) qui contribue davantage à la MOS lorsque les concentrations en MES sont faibles (disponibilité en lumière). En

revanche, la contribution des Euglenophyceae est plus importante lorsque les températures sont élevées et les débits sont faibles.

Le débit semble être le paramètre majeur dans les variations des contributions à la MOS des différentes sources potentielles. Cette constatation a déjà été clairement mise en évidence dans la colonne d'eau de la Gironde (Savoye *et al.*, 2012) et au sein d'autres estuaires (Goñi *et al.*, 2005). Cependant, contrairement aux travaux de Savoye *et al.* (2012) dans la colonne d'eau, les paramètres environnementaux n'expliquent qu'une très faible part (21%) de la variabilité de la composition de la MOS. Dans les environnements côtiers à faible profondeur tels que la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, les courants favorisent la remise en suspension et la redistribution à moyenne et grande échelle des sédiments, que ce soit sur une échelle spatiale ou temporelle (Allen *et al.*, 1980 ; Sottolichio *et al.*, 2011). Dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, le temps de résidence des eaux et le temps de transit des particules dans la colonne d'eau sont plus grands que le temps de transit des particules dans le sédiment. Ce découplage entre les deux compartiments rend non linéaire le potentiel lien entre les compositions de la MOP et MOS avec les paramètres environnementaux. Les travaux de Doxaran *et al.* (2009) ont montré que l'influence des débits pourrait suivre des effets de seuil selon la précocité et l'intensité des crues, effet déjà visible pour la dynamique du bouchon vaseux.

Cette influence par seuil rend non linéaire la relation entre les paramètres environnementaux et la composition de la MOS car, à partir d'une certaine vitesse de courant, l'érosion de la couche superficielle du sédiment met à nu la couche « sous-jacente » qui ne possède pas les mêmes caractéristiques sédimentaires et donc n'a pas la même composition en MOS. C'est pourquoi notre étude a permis de montrer une variabilité spatiale, d'une part, entre le domaine intertidal et le domaine subtidal et, d'autre part, entre les deux estuaires fluviaux. L'étude a montré également une variabilité temporelle saisonnière dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.

Chapitre 2

Communautés benthiques



1 Introduction

Les estuaires sont caractérisés comme des environnements naturellement stressés, car leurs paramètres physico-chimiques présentent une forte variabilité spatiale et temporelle (David *et al.*, 2005 ; Etcheber *et al.*, 2007, 2011). L'effet des gradients environnementaux (salinité, température, granulométrie, oxygène, disponibilité en microphytobenthos) est reconnu pour avoir un rôle prépondérant dans la répartition spatio-temporelle de la faune benthique estuarienne (McLusky, 1981 ; Heip *et al.*, 1985 ; Ysebaert & Herman, 2002 ; Derycke *et al.*, 2007 ; Adão *et al.*, 2009 ; Bownes & Perissinotto, 2012). Le concept d'écotone a été utilisé par Remane (1934) pour expliquer une organisation en trois groupes avec les espèces dulcicoles, les espèces saumâtres, puis les espèces marines se succédant selon un gradient de salinité croissant de l'amont vers l'aval. Un second concept est actuellement proposé, celui d'écocline, où il n'existe pas de succession d'organismes (dulcicoles, puis autochtones, puis marins) mais un changement progressif, mélange entre communautés dulcicoles et marines en réponse à un facteur environnemental déterminant. Selon Attrill & Rundle (2002), un estuaire représente une double écocline du fait que le gradient de salinité n'est pas unidirectionnel si l'on se place du côté des espèces dulcicoles ou marines. Les travaux de Ruellet & Dauvin (2008) et Whitfield *et al.* (2012) sont allés dans le sens de cette double écocline, avec d'une part une diminution du nombre d'espèces benthiques d'origine marine en remontant vers l'amont et d'autre part, une augmentation des espèces strictement dulcicoles en remontant vers des eaux strictement continentales. Bij de Vaate *et al.* (2007) ont inventorié les espèces de l'estuaire amont de la Seine et complété des travaux préexistants de recensement dans l'estuaire de la Seine. Ces travaux ont conforté le concept de double écocline en estuaire de Seine développé par Ruellet & Dauvin (2008), car la zone de l'estuaire où la diversité est minimale présente des espèces tant marines que dulcicoles.

Rares sont les travaux du même genre concernant la méiofaune, mais, de la même façon que la macrofaune, les abondances et le nombre d'espèces ont tendance à diminuer en remontant vers l'amont des estuaires (Coull, 1988). En règle générale, les organismes méiobenthiques sont abondants dans les estuaires (Giere, 1993 ; Coull, 1999 ; Kapusta *et al.*, 2004). Les densités maximales de méiofaune sont présentes au sein d'un sédiment riche en matière organique. Les densités en estuaires sont principalement dominées par les Nématodes, suivis par les Copépodes. Nématodes et Copépodes représentent en règle générale

respectivement 60 à 90% et 10 à 40% de la méiofaune totale (Coull & Dudley, 1985 ; Hodda & Nicholas, 1985 ; Austen & Warwick, 1989 ; Smol *et al.*, 1994 ; Santos, 1995).

En plus des conditions environnementales, la variabilité du milieu et des communautés benthiques associées peut être également induite par des perturbations sévères de plusieurs types : pollution par les hydrocarbures (Dauvin, 2000), contaminations métalliques (Warwick, 2001), crises dystrophiques et/ou hypoxiques (Lardicci *et al.*, 1997), etc.

Actuellement, il est très difficile de définir un bon indicateur pour des communautés estuariennes naturellement adaptées (tolérantes aux variations environnementales) au sein d'un environnement de transition comme les estuaires qui sont également sujets à des stress d'origine anthropique. C'est l'« estuarine quality paradox » défini par Dauvin (2007) et discuté par la suite par Elliott & Quintino (2007), Dauvin & Ruellet (2009), Dauvin *et al.* (2012).

La macrofaune et la méiofaune sont définies par un critère de taille individuelle. La macrofaune correspond habituellement à la faune retenue par un tamis de vide de maille de 1 à 0,5 mm. La méiofaune correspond aux métazoaires et à des protozoaires (foraminifères) dont la taille est comprise entre 40 ou 63 μm et 0,5 ou 1 mm. L'étude de la méiofaune est essentielle car celle-ci a un rôle clé dans le système benthique : elle occupe une place centrale entre communautés microbiennes et compartiments supérieurs (macrofaune et juvéniles de poissons) en termes de ressources alimentaires (Coull *et al.*, 1979 ; Coull, 1990 ; Riera *et al.*, 1996 ; Leguerrier *et al.*, 2003) (Figure 2.1).

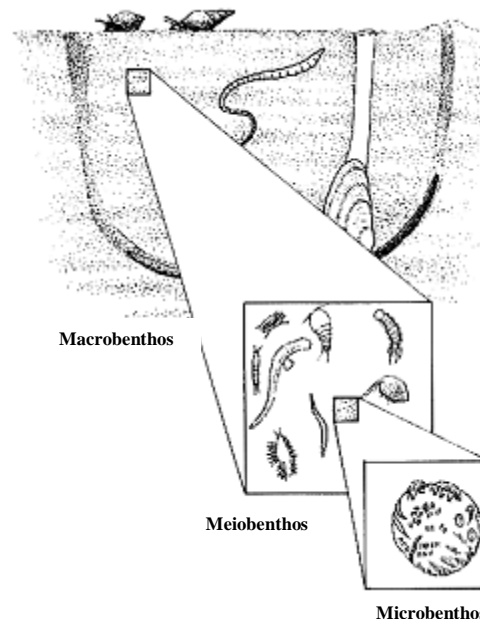


Figure 2.1 : Représentation simplifiée de la place de la méiofaune au sein du système benthique.
©Frank Wagemans

Ces deux compartiments sont relativement sédentaires, permettant ainsi de détecter des perturbations locales. Par exemple, pour la méiofaune, le rapport Nématodes / Copépodes indique qu'un accroissement de l'abondance de Nématodes (organismes à stratégie de développement *r*) par rapport à celle des Copépodes caractérise un environnement pollué (Rubal *et al.*, 2009). Il existe aussi des rapports entre la composition et la densité de la faune de Rotifères et la nature des eaux définies classiquement en dystrophes, oligotrophes et eutrophes, quoique les limites de cette répartition soient souvent difficiles à définir (Pejler, 1965 ; Pourriot, 1965). Ces rapports ne sont vraisemblablement pas directs mais liés à la distribution écologique de la nourriture des Rotifères. Certaines espèces du genre *Bdelloïde* sont des espèces indicatrices des eaux polluées par les substances organiques où elles trouvent à profusion leur nourriture bactérienne.

L'étude concomitante de l'ensemble des communautés benthiques suggère un lien très fort entre communautés microbiennes, méiobenthiques et macrobenthiques (Montagna *et al.*, 1983 ; Montagna, 1995) et permet également d'accéder à des perturbations sur différentes échelles de temps. La macrofaune a une durée de vie plus longue que les organismes de la méiofaune, qui sont quant à eux susceptibles de produire plusieurs générations par an (plurivoltinisme) et ainsi refléter des perturbations environnementales et/ou anthropiques sur une échelle de temps beaucoup plus courte. La méiofaune et la macrofaune ont différents rôles écologiques, notamment dans le devenir du carbone organique et des nutriments dans les sédiments (Coull & Palmer, 1984).

L'étude des deux compartiments méio- et macrofauniques permet d'accéder à différentes sources d'informations pouvant être utilisées pour étudier et caractériser un habitat (Semprucci *et al.*, 2013). Rares sont les travaux qui ont étudié simultanément ces deux compartiments (Bick & Arlt, 2013). Janson *et al.* (2012) ont confirmé l'importance d'une grande diversité des communautés benthiques dans les processus de minéralisation.

La connaissance de la diversité des communautés benthiques est importante dans la mise en place d'une stratégie de surveillance d'un environnement.

Il est donc nécessaire de connaître les peuplements benthiques en présence dans la partie fluviale des estuaires et notamment dans le cas présent en Gironde qui est à l'heure actuelle, comme beaucoup d'estuaires fluviaux, une « boîte noire ».

Les questions et les objectifs de ce chapitre sont les suivants :

- (1) Quels taxons constituent la méiofaune et la macrofaune benthiques dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde ?
 - Un état des lieux des peuplements de la méiofaune et de la macrofaune benthique des substrats meubles a été réalisé à l'échelle de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. L'étude des peuplements benthiques a pris en compte à la fois le domaine intertidal et le domaine subtidal. En effet, le facteur « immersion » est reconnu comme étant un processus majeur dans la structuration des peuplements benthiques (Bachelet & Dauvin, 1993 ; Bachelet *et al.*, 1996 ; Blanchet, 2004).
- (2) L'habitat induit-il une hétérogénéité des assemblages présents dans cette section de l'estuaire de la Gironde ?
 - La structuration des deux compartiments a été décrite en fonction des différents habitats, à savoir entre le domaine intertidal et le domaine subtidal et entre les domaines intertidaux des deux estuaires fluviaux (variabilités inter- et intra-fleuve(s)).
- (3) Les paramètres environnementaux expliquent-ils la répartition des deux compartiments benthiques ?
 - Il s'agissait ici de mettre en relation et d'identifier de possibles corrélations entre la distribution de la méio- et de la macrofaune et les caractéristiques du sédiment des différents habitats de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.

2 Matériels et méthodes

2.1 Stratégie d'échantillonnage

Dans cette étude, l'objectif principal de la stratégie d'échantillonnage a été d'acquérir les premières données concernant les assemblages benthiques (méio- et macrofaune) de manière simultanée aux paramètres environnementaux (pigments, phéopigments, carbone et azote organiques particulaires, granulométrie) de la partie fluviale de l'estuaire. Cette acquisition a été réalisée dans deux domaines distincts (intertidal et subtidal) afin de prendre en compte l'hétérogénéité des communautés entre les deux types d'habitats. Cette étude s'est

focalisée uniquement sur les substrats meubles (dans le cas présent vaseux), les substrats durs naturels étant quasiment absents dans l'estuaire fluvial de la Gironde.

L'échantillonnage des organismes benthiques a été réalisé aux 9 stations décrites dans le chapitre précédent (*cf.* chapitre 1 : Figure 1.1). Les 9 stations ont été échantillonnées à la fois en domaine intertidal et en domaine subtidal.

Le positionnement de ces 9 stations a été déterminé en fonction de la présence d'une zone intertidale significative et de facilités d'accès.

2.2 Méthodologie

2.2.1 Echantillonnage en domaine subtidal

L'échantillonnage a été effectué en juin, août et octobre 2011 lors de 3 campagnes à bord d'un bateau de la société « Cœur d'estuaire ». L'échantillonnage a été réalisé aux 9 stations décrites au Chapitre 1 (Figure 1.1) et référencées ci-dessous (Tableau 2.1).

L'échantillonnage de la méio- et de la macrofaune ainsi que des paramètres environnementaux a été effectué hors chenaux de navigation afin d'éviter les zones perturbées par les activités de dragage. Les prélèvements ont été réalisés lors des étales de basses mers. Les profondeurs d'échantillonnage n'ont jamais été supérieures à 5 m.

2.2.2 Echantillonnage en domaine intertidal

L'échantillonnage de la méiofaune a été effectué mensuellement de février 2011 à février 2012 (excepté décembre 2011 et janvier 2012). L'échantillonnage de la macrofaune a été effectué en juin, août et octobre 2011. Chaque sortie a mobilisé entre deux et trois personnes.

Tableau 2.1 : Coordonnées des 18 stations échantillonnées en 2011 dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.

Stations	Fleuves, villes	Coordonnées des stations en domaine intertidal	Coordonnées des stations en domaine subtidal
G1	Garonne , Ambès	45°0'43.32''N 0°34'27.90''O	45°0'39.02''N 0°34'24.48''O
G2	Garonne, Bacalan	44°51'51.46''N 0°32'45.12''O	44°51'51.13''N 0°32'41.18''O
G3	Garonne, Bordeaux	44°51'6.85''N 0°33'40.38''O	44°51'11.15''N 0°33'36.88''O
G4	Garonne, Bègles	44°47'51.09''N 0°31'41.26''O	44°47'49.74''N 0°31'37.57''O
G5	Garonne, Langoiran	44°42'20.43''N 0°24'1.74''O	44°42'19.51''N 0°24'16.65''O
D1	Dordogne, Ambès	45°0'40.01''N 0°31'32.98''O	45°0'38.10''N 0°31'19.37''O
D2	Dordogne, Cubzacs- les-Ponts	44°57'55.63''N 0°27'39.73''O	44°57'59.56''N 0°27'47.60''O
D3	Dordogne, Izon	44°56'7.55''N 0°21'40.19''O	44°56'09.26''N 0°21'34.65''O
D4	Dordogne, Libourne	44°54'36.95''N 0°15'4.71''O	44°56'09.26''N 0°21'34.65''O

2.3 Prélèvement et traitement des échantillons

2.3.1 Macrofaune

Les échantillons de sédiment ont été prélevés à la benne Van Veen (0,1 m² : Figure 2.2) en domaine subtidal et à l'aide d'un carottier à main (9,7 cm de diamètre interne, soit une surface de 0,0074 m²) en domaine intertidal (Figure 2.3).

Cinq répliqués par station ont été prélevés, puis tamisés sur le terrain sur une maille de 0,5 mm. Le refus de tamis a été fixé dans du formaldéhyde à 4% additionné de Rose Bengale. La macrofaune a ensuite été triée, identifiée et comptée sous loupe binoculaire.



Figure 2.2 : Benne Van Veen utilisée lors de l'échantillonnage en zone subtidale.



Figure 2.3 : Carottier à main utilisé lors de l'échantillonnage en zone intertidale.

2.3.2 Méiofaune

Trois répliqués par station ont été réalisés en subtidal (à partir de la partie supérieure de la benne Van Veen) et en intertidal. Seuls les deux centimètres supérieurs du sédiment ont été échantillonnés car ils concentrent la majeure partie de la méiofaune (Escaravage *et al.*, 1989). Ils ont été prélevés à l'aide d'un carottier (seringue de 3 cm de diamètre interne, soit une surface de 7 cm²).

Les prélèvements ont ensuite été fixés dans une solution de formaldéhyde (10%) et colorés au Rose Bengale dans l'attente de leur traitement.

Au laboratoire, les échantillons ont été tamisés sur mailles de 0,5 mm et 63 µm. La méiofaune a été séparée du sédiment dans le refus de tamisage sur 63 µm selon la méthode de de Jonge & Bowman (1977) qui consiste à engendrer une différence de densité entre les

organismes de la méiofaune et les particules du sédiment. La séparation a été effectuée par centrifugation (300 trs / min) après adjonction d'une solution colloïdale de silice LUDOX HS 40 (solution aqueuse 50% ; densité 1,15). L'étape a été renouvelée 3 fois en prenant en compte un temps de centrifugation plus long (5 minutes) pour récolter l'ensemble de la méiofaune restante.

La méiofaune a été identifiée au niveau des groupes zoologiques et dénombrée sous loupe binoculaire dans une cuve de Dolfuss. L'ensemble de chaque échantillon a été traité.

2.4 Caractérisation du sédiment

Les méthodes de prélèvement des paramètres sédimentaires ont été décrites précédemment (Chapitre 1).

2.5 Analyse des données

2.5.1 Hétérogénéité spatio-temporelle des assemblages benthiques

Les abondances de la macrofaune et de la méiofaune benthiques ont été comparées (1) entre les domaines intertidal et subtidal, (2) entre la Garonne et la Dordogne estuariennes, et (3) entre les stations au sein de chaque branche de l'estuaire fluvial. Les données d'abondances ont été normalisées par transformation racine carrée afin de minimiser la distribution asymétrique (écart entre très faible et très grande valeur) des abondances. L'homogénéité des variances a été vérifiée (test de Levene). Dans le cas où l'hypothèse d'homogénéité des variances n'était pas respectée, un test non-paramétrique pour plusieurs échantillons indépendants ANOVA de type Kruskal-Wallis a été réalisé suivi, le cas échéant, d'un test non paramétrique de comparaison multiple de type Mann-Whitney. Les tests de Kolmogorov-Smirnov et U de Mann-Whitney ont été utilisés lors de la comparaison des deux fleuves. Les traitements statistiques ont été réalisés à l'aide du logiciel STATISTICA® v 7.0.

A partir des données transformées, des matrices de ressemblance ont été réalisées, basées sur la similarité de Bray-Curtis considérant que la co-absence d'une espèce en plusieurs stations n'est pas prise en compte. Les matrices de similarité ont été utilisées afin de d'effectuer des analyses de proximité (nMDS, positionnement multidimensionnel). Elles visaient à représenter les proximités entre habitats (domaine intertidal et subtidal, Garonne et Dordogne) à partir des données des compositions faunistiques de chaque habitat à l'aide d'une

représentation sous forme d'un nuage de points dans un espace à 2 ou 3 dimensions. L'existence de différences significatives (hétérogénéité) entre les habitats à partir des données faunistiques a été testée à l'aide d'une analyse de similarité (ANOSIM). Les analyses ont été conduites à l'aide du logiciel PRIMER[®] v.6.0.

Pour déterminer les groupes zoologiques contribuant le plus à la caractérisation de chaque groupement (ici, les habitats) et également ceux contribuant le plus à l'hétérogénéité entre les groupements, des analyses SIMPER (SIMilarity PERcentage) ont été effectuées. Ces analyses ont été conduites à l'aide du logiciel PRIMER[®] v.6.0.

2.5.2 Répartition de la méio- et de la macrofaune en fonction des paramètres environnementaux

Une approche multivariée (BEST, BIOENV) a été réalisée afin de mettre en relation la structure des peuplements et les paramètres environnementaux (granulométrie, COP, NOP, pigments et phéopigments chlorophylliens). Cette approche a comporté plusieurs étapes :

- les données biologiques ont été transformées (racine carrée) et les données environnementales ont été normées ;
- des tests de corrélations ont été réalisées sur les variables afin d'éliminer les variables co-corrélées selon la méthode de Clarke & Gorley (2006) ;
- les matrices de données biotiques et abiotiques ont été traitées séparément avant d'être mises en relation afin de leur attribuer des matrices de ressemblances appropriées ; la similarité de Bray-Curtis a été utilisée pour la matrice biologique et la distance euclidienne pour la matrice environnementale ;
- des corrélations entre les deux matrices ont été effectuées, basées sur le coefficient de Spearman ;
- des tests de permutations ont été utilisés pour tester la significativité des corrélations entre les paramètres environnementaux et les données biologiques ;
- des matrices de corrélations ont été réalisées sur les variables explicatives. Elles ont été basées sur le coefficient de Spearman afin d'obtenir des corrélations significatives entre les paramètres environnementaux et les données faunistiques.

L'ensemble des analyses a été réalisée avec les logiciels STATISTICA[®] v 7.0 et PRIMER[®] V6.0.

2.5.3 Indice Nématodes / Copépodes

L'indice Nématodes / Copépodes (y compris stades naupliens) a été calculé sur l'ensemble des stations. La valeur moyenne de l'indice par station et par mois a été calculée. La valeur de 70 pour l'indice a été retenue pour détecter un enrichissement en matière organique en accord avec Rubal *et al.* (2009) pour les sédiments vaseux.

3 Résultats

3.1 Répartition spatio-temporelle de la macrofaune benthique

3.1.1 Macrobenthos subtidal

L'analyse des échantillons a révélé une absence totale de macrofaune dans le domaine subtidal de la partie fluviale de l'estuaire, tant en Garonne qu'en Dordogne (campagnes de juin à octobre 2011).

3.1.2 Macrobenthos intertidal

L'analyse de la macrofaune a montré la dominance absolue (à l'exception de rares larves d'Insectes) des Annélides Oligochètes dans le domaine intertidal. La détermination spécifique de ces Oligochètes (Jeroen Speybroeck : Institut de Recherche pour la Nature et la Forêt – INBO, Département de Biodiversité de l'Environnement Naturel, Bruxelles) a été effectuée sur un nombre d'individus choisis de façon aléatoire. Les Tubificidae étaient non identifiables (immatures). Une espèce très majoritaire a été identifiée : *Limnodrilus hoffmeisteri* (Claparède, 1862). Un seul individu de *Tubifex tubifex* (Müller, 1774) a été trouvé, de même pour l'espèce *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892. Dans la suite du manuscrit, l'abondance totale de la macrofaune intertidale a donc été assimilée à celle de *L. hoffmeisteri*.

3.1.3 Comparaison inter-fleuves des abondances du macrobenthos intertidal

Sur les trois mois échantillonnés, l'abondance moyenne de la macrofaune de l'ensemble des stations était significativement supérieure en Garonne (test de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,01$) avec des valeurs moyennes de 2416 ± 572 ind.m² contre 343 ± 60 ind.m² en Dordogne (Figure 2.4). En Garonne, elle a été maximale en juin (5248 ± 1592 ind.m²) et

minimale en août ($916 \pm 157 \text{ ind.m}^{-2}$). En Dordogne, l'abondance maximale a été relevée en juin ($598 \pm 147 \text{ ind.m}^{-2}$) et la valeur minimale en octobre ($187 \pm 58 \text{ ind.m}^{-2}$). La différence d'abondance entre les deux fleuves était significative aux mois de juin (test de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,05$) et d'octobre ($p < 0,001$).

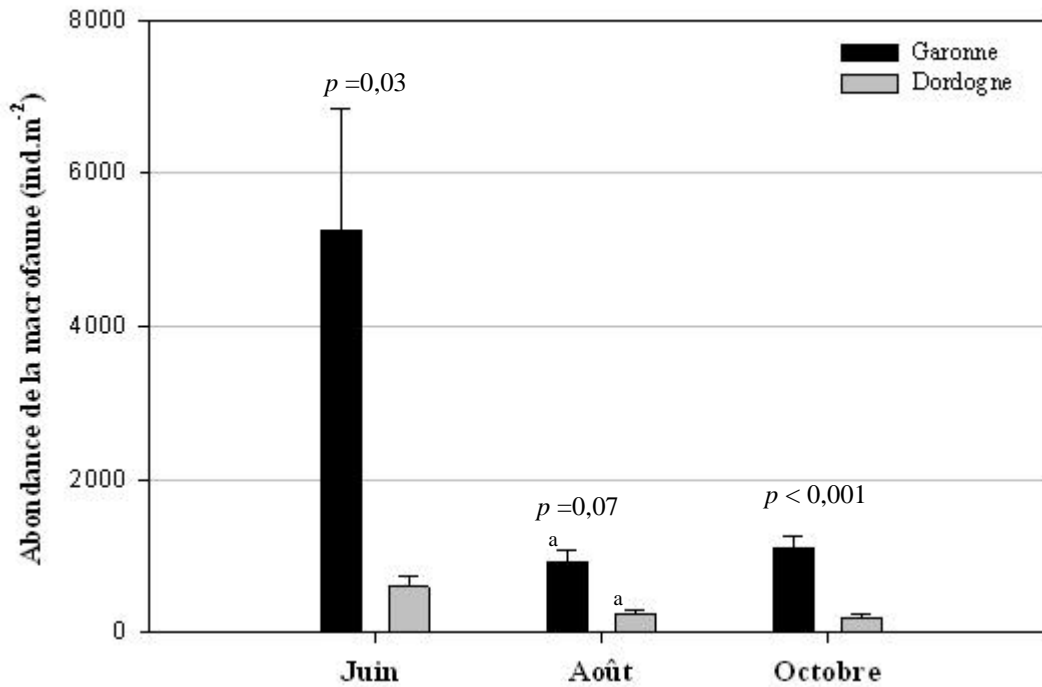


Figure 2.4 : Abondances moyennes de la macrofaune (ind.m^{-2} (+ ES)) dans le domaine intertidal en Garonne et Dordogne estuariennes, en juin, août et octobre 2011. "a" indique une absence de différence significative des abondances entre la Garonne et la Dordogne (Kolmogorov-Smirnov, $p > 0,05$).

3.1.4 Variabilité intra-fleuve du macrobenthos intertidal

a) Variabilité spatio-temporelle en Garonne estuarienne

Pour chacune des stations, les densités les plus élevées ont été relevées en juin (ANOVA de Kruskal-Wallis ; comparaison multiple ; $p < 0,05$), variant de $317 \pm 96 \text{ ind.m}^{-2}$ à la station G1 à $18992 \pm 2919 \text{ ind.m}^{-2}$ à la station G2 (Figure 2.5).

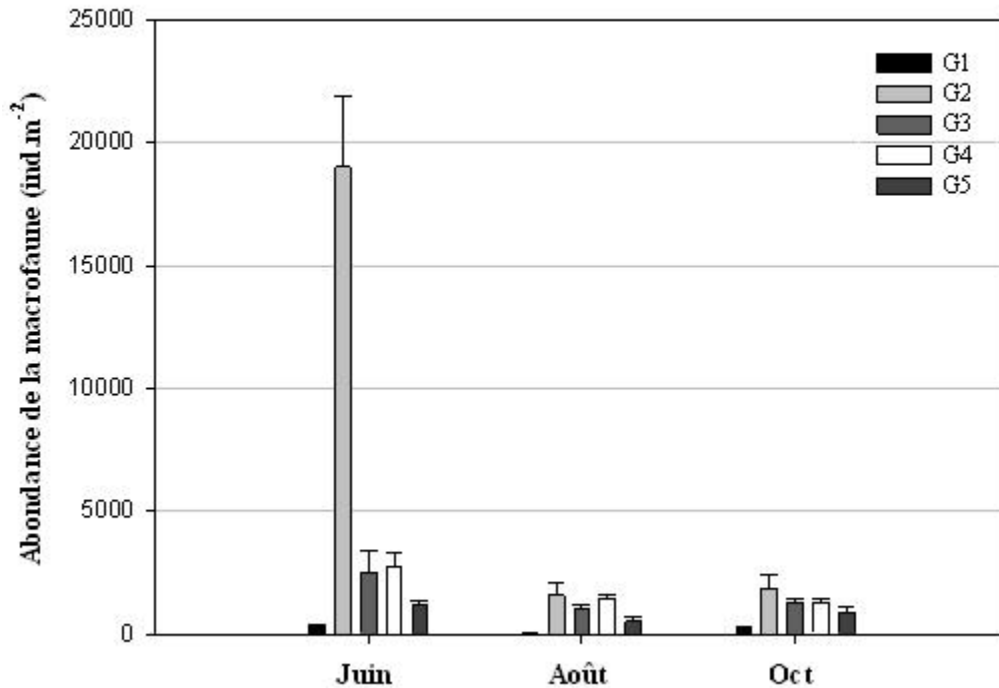


Figure 2.5 : Variation des abondances moyennes de la macrofaune (ind.m² (+ ES)) du domaine intertidal au sein des stations de la Garonne estuarienne en juin, août et octobre 2011. G1 = Ambès, G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles, G5 = Langoiran.

Une hétérogénéité spatiale significative des abondances entre les stations de la Garonne estuarienne a été mise en évidence (ANOVA de Kruskal-Wallis ; $p < 0,01$), induite par les stations G1 et G2 (Tableau 2.2). Les densités de la macrofaune étaient faibles à la station G1 et G5, alors qu'elles étaient plus élevées pour les autres stations, notamment pour G2 ($p < 0,01$).

Tableau 2.2 : Significativité (p) de la comparaison multiple issue du test de Kruskal-Wallis entre les abondances de macrofaune aux stations intertidales de la Garonne estuarienne. G1 = Ambès, G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles, G5 = Langoiran. Significativité des comparaisons multiples : *** = $p < 0,001$; * = $p < 0,05$; n.s. = non significatif.

	G1	G2	G3	G4	G5
G1					
G2	***				
G3	***	n.s.			
G4	***	n.s.	n.s.		
G5	n.s.	*	n.s.	n.s.	

Les abondances de la macrofaune étaient hétérogènes entre les stations de la Garonne estuarienne au mois de juin ($p < 0,05$), induite par des densités significativement plus élevées en G2 qu'aux autres stations (Kruskal-Wallis, comparaison multiple, $p < 0,01$). En revanche, en août et octobre les abondances ont été homogènes entre les stations de la Garonne estuarienne (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$).

b) Variabilité spatio-temporelle en Dordogne estuarienne

Les abondances maximales ont, comme en Garonne, été relevées durant le mois de juin, variant de $288 \pm 46 \text{ ind.m}^{-2}$ à la station D4 à $1355 \pm 431 \text{ ind.m}^{-2}$ à la station D1 (Figure 2.6). Néanmoins, l'analyse a montré une homogénéité des abondances entre les stations de la Dordogne estuarienne (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$) et entre les stations pour chacun des mois échantillonnés (Kruskal-Wallis, comparaison multiple, $p > 0,05$).

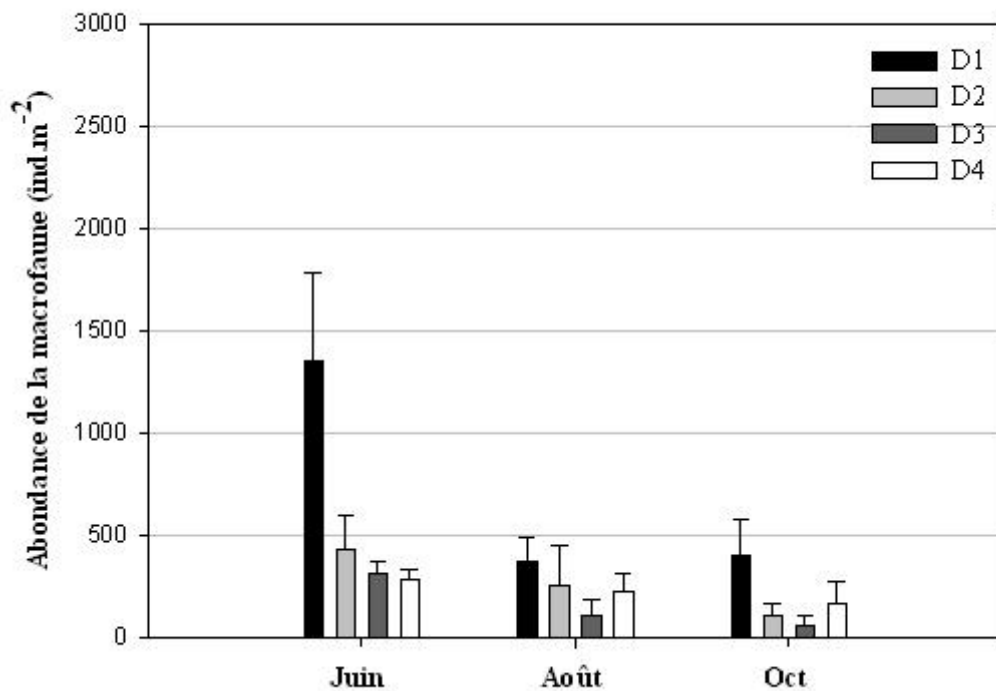


Figure 2.6 : Variation des abondances moyennes de la macrofaune (ind.m^{-2} (+ ES)) du domaine intertidal au sein des stations de la Dordogne estuarienne en juin, août et octobre 2011. D1 = Ambès, D2 = Cubzac-les-Ponts, D3 = Izon, D4 = Libourne.

3.1.5 Répartition du macrobenthos intertidal en relation avec les paramètres environnementaux

L'analyse BioEnv a permis de mettre en relation les principales caractéristiques du sédiment (teneurs en chlorophylles *a*, *b*, *c*, en phéophytines *a*, *b*, *c*, en COP et en NOP, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, C/N et % par classes granulométriques) avec les abondances de la macrofaune. Le lien entre les deux matrices a été réalisé grâce aux corrélations de Spearman.

L'analyse Draftsman a permis d'éliminer trois variables co-corrélées (teneur en chlorophylle *c*, teneur en phéophytine *c* et % de sables très fins).

La répartition de la macrofaune intertidale des deux fleuves estuariens a été expliquée de façon significative par les sables moyens, le $\delta^{13}\text{C}$, la teneur en COP, les teneurs en chlorophylle *b* et en phéophytine *a* (BioEnv, Rho = 0,537, $p < 0,01$, permutations = 999). Le $\delta^{13}\text{C}$ étant une des variables qui a permis d'expliquer la répartition de la macrofaune, une nouvelle analyse a été effectuée en remplaçant les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, C/N par les sources de MOS (MOP terrestre réfractaire, MOP terrestre labile, diatomées et Euglenophyceae du microphytobenthos) définies par le modèle de mélange. Parmi ces paramètres, la MOP réfractaire d'origine terrestre a permis d'expliquer la répartition de la macrofaune (BioEnv, Rho = 0,523, $p < 0,001$, permutations = 999). Les densités plus élevées de la macrofaune en Garonne estuarienne par rapport à la Dordogne estuarienne étaient significativement corrélées à des teneurs plus élevées en COP et à un pourcentage plus élevé de sables moyens (test de corrélation de Spearman, $p < 0,05$).

3.2 Répartition spatio-temporelle de la méiofaune

3.2.1 Méiofaune subtidale

3.2.1.1 Variabilité inter-fleuves de la méiofaune subtidale

Les abondances moyennes de la méiofaune subtidale ont été équivalentes entre la Garonne et la Dordogne estuariennes (test de Levene, $p > 0,05$; ANOVA à deux facteurs « fleuves*mois », test de Tukey, $p > 0,05$). Ces abondances ont été maximales au mois de juin pour les deux fleuves (Tableau 2.3).

Tableau 2.3 : Densités moyennes (\pm ES) de la méiofaune subtidale de la Garonne et de la Dordogne estuariennes en juin, août et octobre 2011. p : significativité du test post hoc de Tukey comparant mois par mois les abondances de la méiofaune totale au sein des deux fleuves (n.s. : non significatif).

	Garonne (ind.10cm ⁻²) (\pm es)	Dordogne (ind.10cm ⁻²) (\pm es)	p
Juin	64 \pm 7	70 \pm 13	n.s.
Août	47 \pm 5	52 \pm 9	n.s.
Octobre	39 \pm 7	64 \pm 14	n.s.

3.2.1.2 Variabilité intra-fleuve des abondances de la méiofaune subtidale

a) Variabilité spatio-temporelle en Garonne

Les analyses ont déterminé une homogénéité entre les stations et, également, entre les stations pour un mois donné (Kruskal-Wallis, comparaison multiple, $p > 0,05$). Les abondances maximales ont été relevées en juin dans chaque station, variant de 51 \pm 5 ind.10 cm⁻² en G5 à 81 \pm 27 ind.10 cm⁻² en G2 (Figure 2.7). Les valeurs minimales ont varié de 17 \pm 6 ind.10 cm⁻² en G4 en octobre à 42 \pm 4 ind.10 cm⁻² en G5 en août.

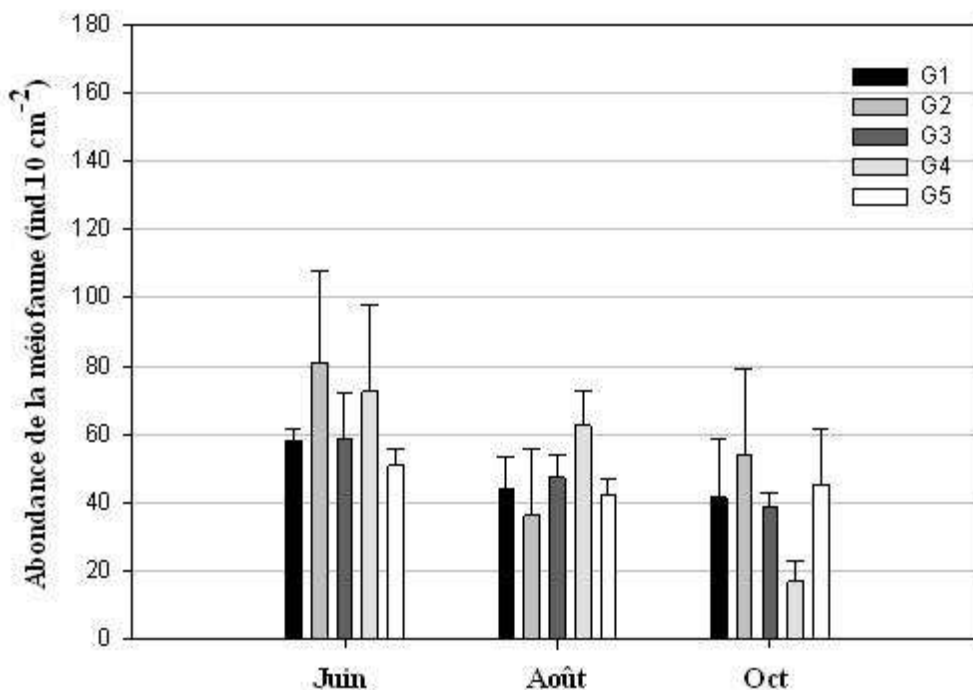


Figure 2.7: Variation des abondances moyennes de la méiofaune (ind.10 cm⁻² (+ ES)) du domaine subtidal de la Garonne estuarienne en juin, août et octobre 2011. G1 = Ambès, G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles, G5 = Langoiran.

Les abondances moyennes mensuelles de l'ensemble des stations n'ont pas varié significativement entre chaque mois (ANOVA à 1 facteur « mois », $p > 0,05$).

b) Variabilité en Dordogne estuarienne

Les abondances n'étaient pas significativement différentes entre juin, août et octobre (Kruskal-Wallis, $p > 0.05$) et également entre les stations sur les trois mois échantillonnés (Kruskal-Wallis, $p > 0.05$). Les abondances maximales ont été atteintes à différentes périodes de l'année selon les stations : juin en D2 (90 ± 15 ind.10 cm²) et D4 (159 ind.10 cm²), août en D3 (65 ± 12 ind.10 cm²), octobre en D1 (114 ± 48 ind.10 cm²) (Figure 2.8).

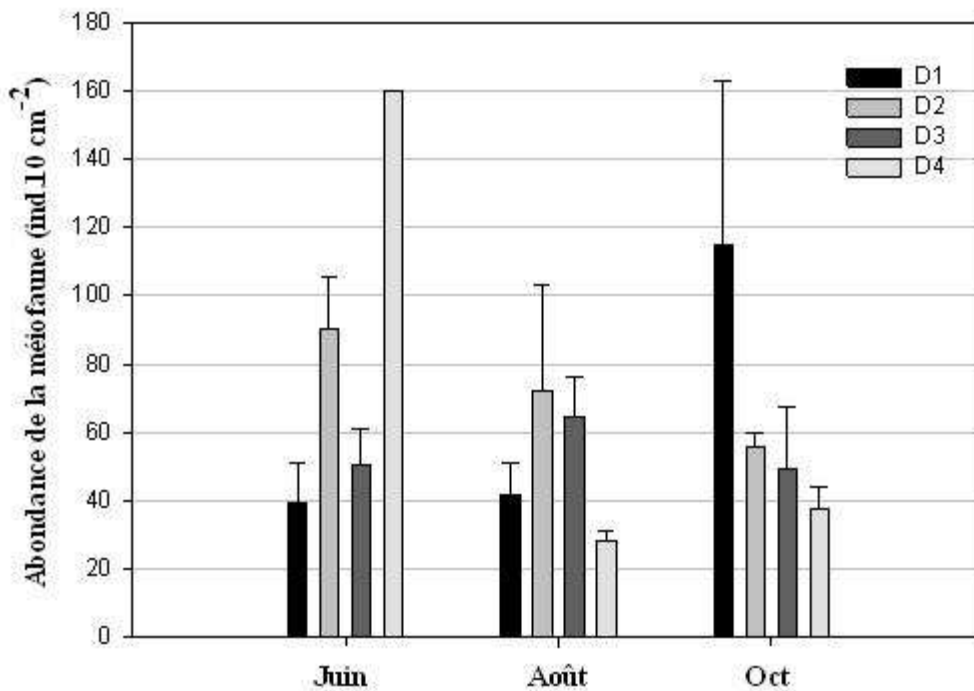


Figure 2.8 : Variation des abondances moyennes de la méiofaune (ind.10 cm² (+ ES)) du domaine subtidal de la Dordogne estuarienne en juin, août et octobre 2011. D1 = Ambès, D2 = Cubzac-les-Ponts, D3 = Izon, D4 = Libourne.

3.2.2 Méiofaune intertidale

3.2.2.1 Variabilité inter-fleuves de la méiofaune intertidale

L'abondance annuelle moyenne (de février 2011 à février 2012) de la méiofaune intertidale a été significativement plus élevée (test de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,05$) en Garonne qu'en Dordogne (respectivement, 1328 ± 134 ind.10 cm⁻² et 349 ± 45 ind.10 cm⁻²).

La variabilité annuelle a principalement été engendrée par les mois printaniers (mars à mai) et le mois d'août (Tableau 2.4). Les abondances moyennes maximales dans chaque fleuve ont été recensées en fin de printemps / début d'été dans la Garonne (juin : 2034 ± 769 ind.10 cm⁻²) et plutôt en automne dans la Dordogne (octobre : 975 ± 139 ind.10 cm⁻²).

Tableau 2.4 : Densités mensuelles moyennes (\pm ES) de la méiofaune totale dans le domaine intertidal de la Garonne et de la Dordogne estuariennes. *p* : significativité des tests U de Mann-Whitney de comparaison des abondances inter-fleuves mois par mois. Les valeurs en gras indiquent les valeurs maximales dans chaque fleuve et la significativité de la variabilité inter-fleuves.

	Garonne (ind.10.cm ⁻²) (es)	Dordogne (ind.10.cm ⁻²) (es)	<i>p</i>
février-11	353 \pm 144	95 \pm 19	<i>p</i> = 0,08
mars-11	636 \pm 145	116 \pm 36	<i>p</i> = 0,02
avril-11	1795 \pm 526	262 \pm 145	<i>p</i> = 0,03
mai-11	1033 \pm 203	168 \pm 48	<i>p</i> = 0,01
juin-11	2034 \pm 769	376 \pm 134	<i>p</i> = 0,08
juillet-11	1782 \pm 336	811 \pm 289	<i>p</i> = 0,46
août-11	1419 \pm 448	127 \pm 15	<i>p</i> = 0,03
septembre-11	2025 \pm 480	548 \pm 89	<i>p</i> = 0,62
octobre-11	1934 \pm 334	975 \pm 139	<i>p</i> = 0,61
novembre-11	874 \pm 223	271 \pm 131	<i>p</i> = 0,46
février-12	255 \pm 33	85 \pm 13	<i>p</i> = 0,07

3.2.2.2 Variabilité intra-fleuve des abondances de la méiofaune intertidale

a) Variabilité spatio-temporelle en Garonne

Les abondances mensuelles moyennes par station ont varié, pour les maxima, entre 491 ± 283 ind.10 cm⁻² (G1 en octobre) et 5014 ± 2895 ind.10 cm⁻² (G3 en juillet) (Figure 2.9). Les abondances moyennes minimales dans chacune des stations ont varié entre 53 ± 31 ind.10 cm⁻² en G1 en novembre et 544 ± 314 ind.10 cm⁻² en G2 en mars.

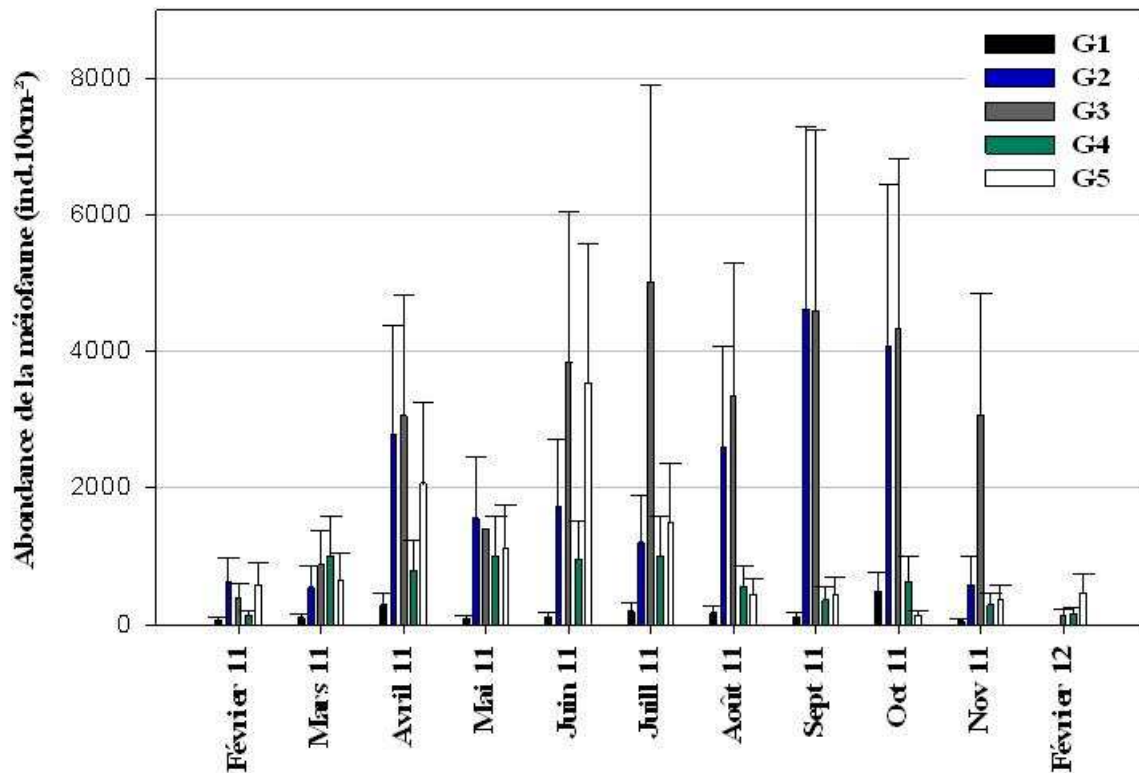


Figure 2.9 : Variation des abondances moyennes de la méiofaune (ind.10 cm² (+ ES)) du domaine intertidal de la Garonne estuarienne de février 2011 à février 2012. G1 = Ambès, G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles, G5 = Langoiran.

Les abondances étaient significativement plus élevées pour les stations G2 et G3 par rapport à la station G1, la plus en aval (Kruskal-Wallis, comparaison multiple, $p < 0,05$). Concernant les autres stations de la Garonne estuarienne, les densités étaient homogènes entre G4 et G5 (Kruskal-Wallis, comparaison multiple, $p > 0,05$). Sur l'ensemble de l'année, il n'existe pas de variation temporelle ; en effet, les abondances de chaque station n'ont pas varié de façon significative (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$). En revanche, il est possible d'observer des périodes de production qui varient. Pour les stations G2 et G3, il est possible d'observer une production plutôt estivale, entre juin (maxima en juillet pour G3 et septembre, octobre pour G2) et octobre, alors que, pour les stations G4 et G5, la période de production est plutôt printanière, d'avril à août. La période hivernale regroupe l'ensemble des minima des différentes stations de la Garonne estuarienne.

b) Variabilité en Dordogne estuarienne

Dans le domaine intertidal de la Dordogne estuarienne, la période de fin été – début automne a connu les abondances moyennes les plus élevées dans l’ensemble des stations : entre 369 ± 213 ind.10 cm⁻² pour la station D4 et 2218 ± 1281 ind.10 cm⁻² pour la station D3 en octobre (Figure 2.10). Les valeurs minimales moyennes de chacune des stations ont été observées en période hivernale (excepté D4) : de 54 ± 31 ind.10 cm⁻² pour la station D4 en août à 77 ± 45 ind.10 cm⁻² pour la station D3 en mars.

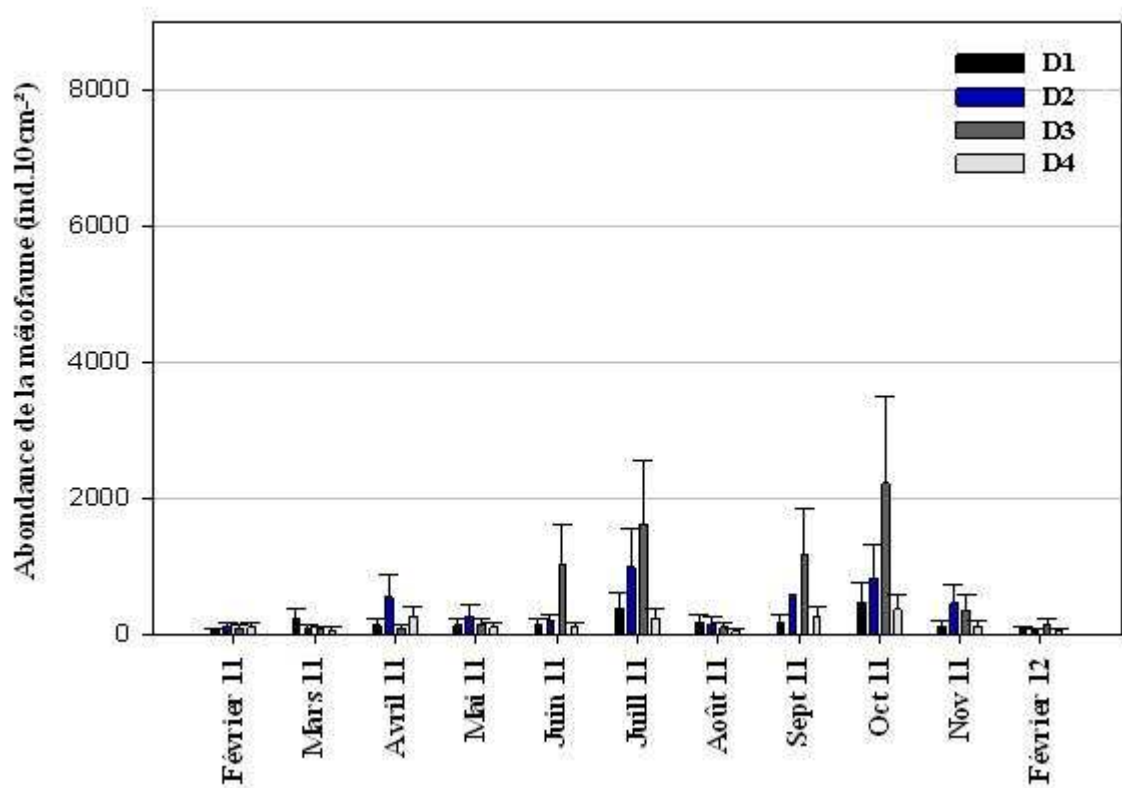


Figure 2.10 : Variation des abondances moyennes de la méiofaune (ind.10 cm⁻² (+ ES)) du domaine intertidal de la Dordogne estuarienne de février 2011 à février 2012. D1 = Ambès, D2 = Cubzac-les-Ponts, D3 = Izon, D4 = Libourne.

Les abondances moyennes n’étaient pas significativement différentes entre les stations (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$). Cette homogénéité a également été observée entre les stations à chaque mois d’échantillonnage (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$).

3.2.2.3 Comparaison inter-fleuves des assemblages de méiofaune intertidale

L'analyse de la méiofaune a permis d'identifier 9 groupes zoologiques dans le domaine intertidal de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde : Foraminifères, Nématodes, Rotifères, Tardigrades, Annélides Oligochètes, Mollusques Gastéropodes, Crustacés Cladocères, Crustacés Copépodes (y compris les stades nauplii) et Insectes. Ces neuf groupes étaient présents dans la Garonne et la Dordogne.

L'analyse de similarité a mis en évidence une différence significative entre les assemblages de la Garonne estuarienne et ceux de la Dordogne estuarienne (ANOSIM, R : 0,158 ; $p < 0,01$). La structuration des assemblages entre la Garonne estuarienne et la Dordogne estuarienne est représentée sur la nMDS (stress : 0,12) (Figure 2.11).

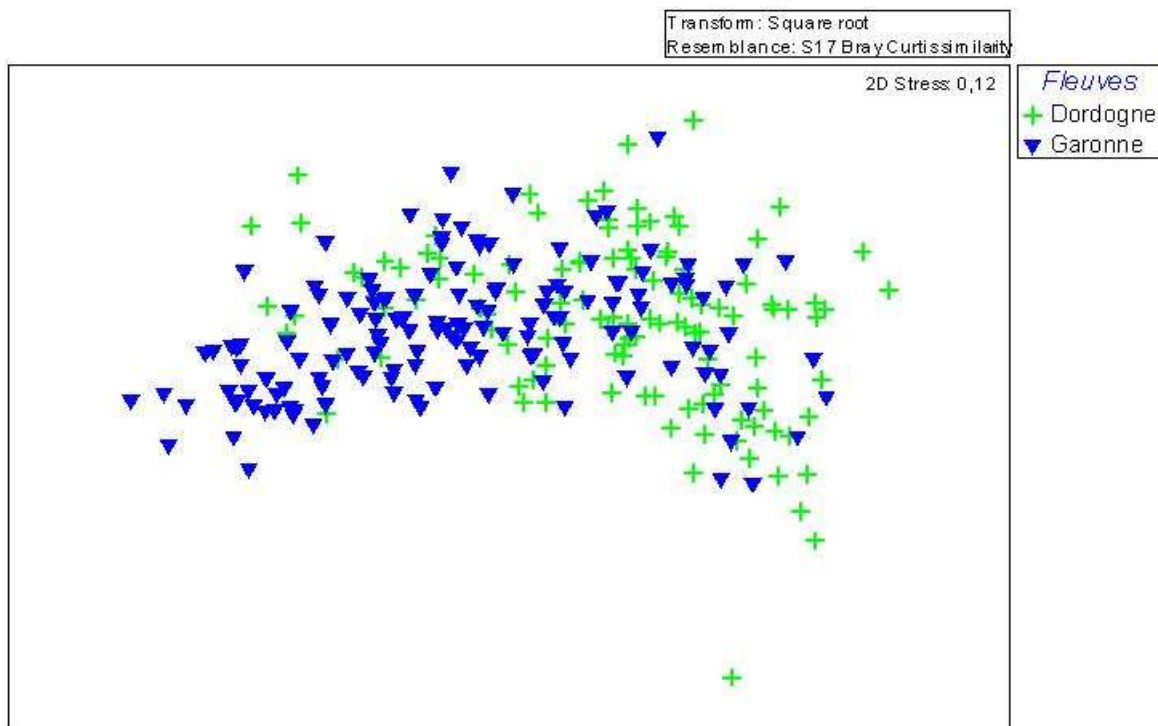


Figure 2.11 : nMDS à deux dimensions basée sur la similarité des assemblages de méiofaune intertidale entre Garonne (bleu) et Dordogne (vert) estuariennes.

Ce sont les Nématodes et les Foraminifères qui ont permis de caractériser les deux fleuves (SIMPER). Les abondances élevées des Nématodes et des Foraminifères ont contribué pour 74% à la caractérisation de la Garonne estuarienne (SIMPER). Les plus faibles abondances des Nématodes et des Foraminifères ont contribué pour 78% à caractériser la

Dordogne estuarienne (SIMPER). Les taxons qui ont contribué le moins (< 5%) à l'abondance totale de la méiofaune étaient communs aux deux fleuves : il s'agissait des Copépodes, des nauplii, des Insectes, des Oligochètes, des Tardigrades, des Cladocères, des Gastéropodes et des Rotifères (Figure 2.12).

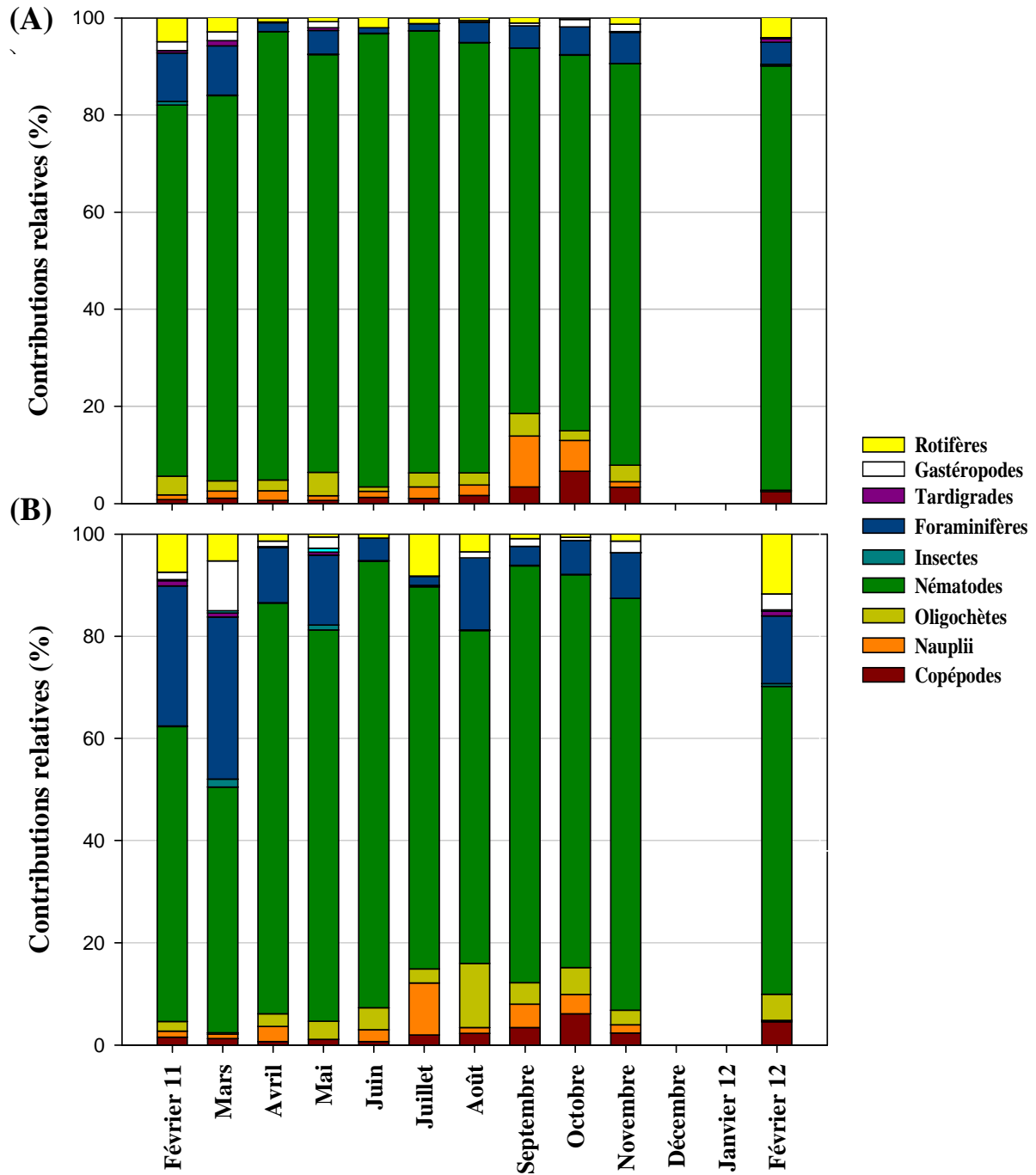


Figure 2.12 : Contributions relatives (%) des différents groupes zoologiques à l'abondance totale de la méiofaune du domaine intertidal dans la Garonne (A) et la Dordogne (B) estuariennes de février 2011 à février 2012.

Les contributions relatives maximales des Nématodes ont été observées durant le mois de juin dans les deux fleuves, avec 87% dans la Dordogne et 93% dans la Garonne. Les contributions minimales des Nématodes ont été notées en mars dans la Dordogne (48%) et en septembre dans la Garonne (75%). Concernant les contributions relatives des Foraminifères, elles ont évolué d'une valeur minimale de 1,4% en Dordogne au mois de juillet à une valeur maximale de 31% en Dordogne en mars (Figure 2.12B). A noter que les contributions maximales des Rotifères ont été relevées en parallèle dans les deux fleuves ($\approx 4\%$ dans la Garonne, $\approx 9\%$ dans la Dordogne) aux mois de février 2011 et février 2012. Pour les Copépodes, les contributions relatives maximales ($\approx 6\%$) ont été relevées en octobre.

Les analyses précédentes ont montré que la variabilité spatiale dans les deux branches de l'estuaire fluvial de la Gironde a été plus marquée que la variabilité temporelle (3.2.2.1). Une nMDS basée sur les similarités temporelles des communautés a été réalisée pour la Garonne (Figure 2.13 A) et pour la Dordogne (Figure 2.13 B). Les assemblages méiofauniques des deux systèmes ont varié de façon importante entre les mois d'avril et d'août. Malgré la variabilité élevée observée entre les mois printaniers et estivaux, les deux systèmes sont revenus à leur état initial, la position du mois de février 2012 étant relativement proche de celle de février 2011 (Figure 2.13).

A l'échelle inter-fleuves, l'analyse BioEnv n'a pas permis de mettre en relation les principales caractéristiques du sédiment (teneurs en chlorophylles *a*, *b*, *c*, phéophytines *a*, *b*, *c*, COP, NOP, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, C/N et granulométrie) avec les données de la méiofaune (BioEnv, $Rho = 0,111$, $p = 7\%$, permutations = 999).

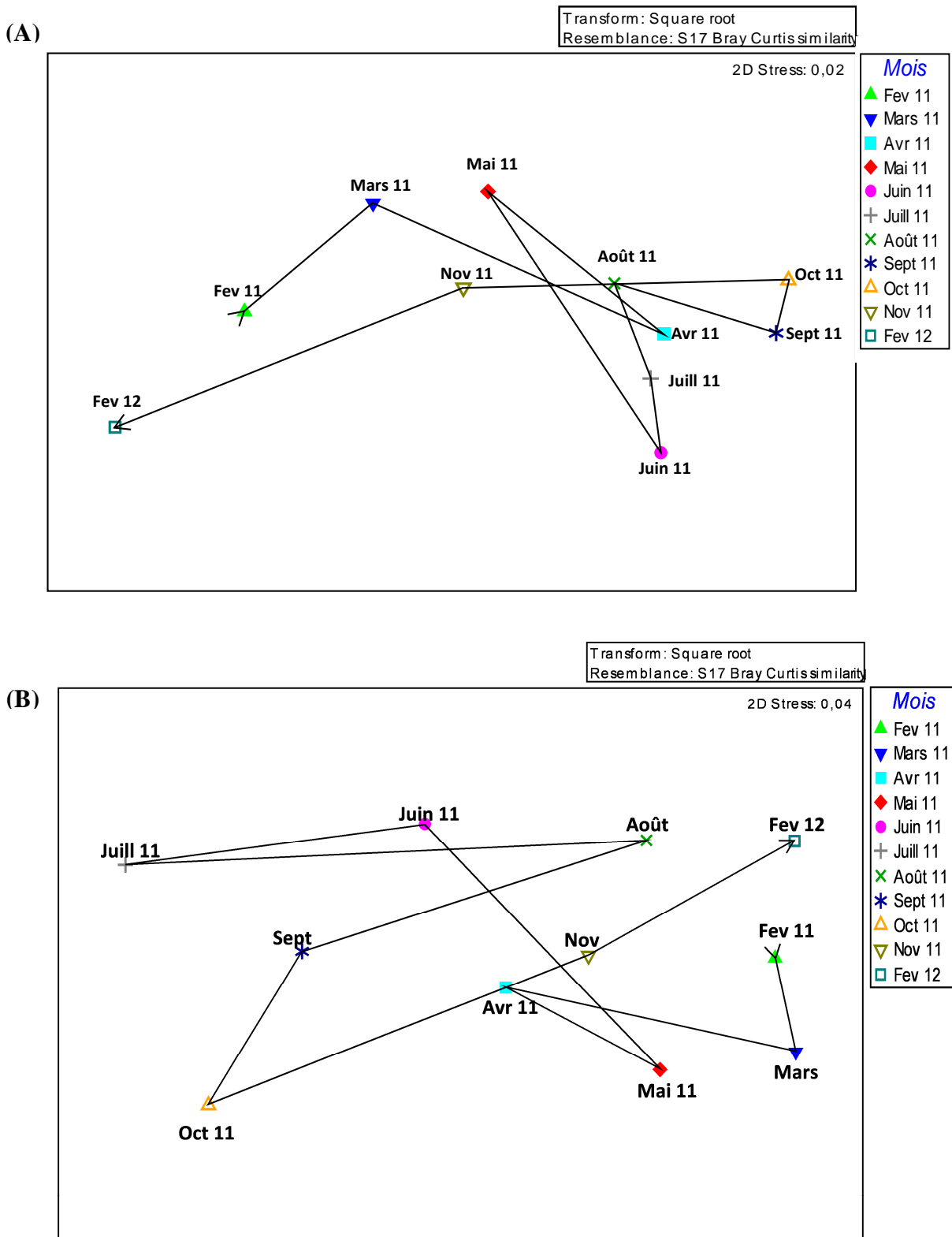


Figure 2.13 : MDS à deux dimensions représentant la variabilité temporelle (trajectoire temporelle du système) basée sur la matrice de similarité (calculée à partir du coefficient de similarité de Bray-Curtis) des abondances des différents groupes zoologiques de la méiofaune intertidale en Garonne (A) et Dordogne (B) estuariennes de février 2011 à février 2012.

3.2.2.4 Variabilité intra-fleuve des assemblages de la méiofaune intertidale

a) Variabilité en Garonne estuarienne

L'analyse de similarité (ANOSIM) effectuée sur les habitats (ici, les stations au sein de la Garonne) à partir des données faunistiques a permis de montrer une hétérogénéité des communautés entre les stations de la Garonne ($R : 0,358 ; p < 0,001$). Cette hétérogénéité des communautés a notamment été induite par les stations G1 et G3 (ANOSIM, pairwise tests, $p < 0,05$) (Tableau 2.5). En revanche, aucune variabilité temporelle des communautés n'a été mise en évidence au sein de la Garonne estuarienne (ANOSIM, pairwise tests, $p > 0,05$).

Tableau 2.5 : Résultat des comparaisons multiples (ANOSIM, pairwise tests) basées sur l'abondance des différents taxons de méiofaune intertidale des stations de la Garonne estuarienne. G1 = Ambès, G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles, G5 = Langoiran. Significativité des comparaisons multiples : *** = $p < 0,001$, * = $p < 0,05$; n.s. = non significatif.

	G1	G2	G3	G4	G5
G1					
G2	***				
G3	***	n.s.			
G4	***	*	***		
G5	***	n.s.	***	n.s.	

La station G1 s'est différenciée des 4 autres stations par les faibles abondances des différents groupes zoologiques, notamment des Nématodes, alors que les Copépodes et les nauplii contribuaient pour plus de 75% à l'hétérogénéité de G1 (SIMPER).

La station G2 s'est différenciée de la station G4 par des abondances plus élevées des Nématodes, des Copépodes et des nauplii contribuant pour 75% à cette différence (SIMPER).

La station G3 s'est différenciée des stations G4 et G5 par des abondances plus élevées des Nématodes et par des abondances plus élevées des Oligochètes en G4 et des abondances plus élevées des Copépodes (+ nauplii) en G5 (SIMPER).

b) Variabilité en Dordogne estuarienne

L'analyse de similarité (ANOSIM) effectuée sur les habitats (ici, les stations au sein de la Dordogne) à partir des données faunistiques n'a pas permis de mettre en évidence une

hétérogénéité des communautés entre les stations de la Dordogne (ANOSIM, $R : 0,076$; $p = 5,1\%$). En revanche une variabilité temporelle a été observée (ANOSIM, $R : 0,315$; $p = 0,1\%$) induite principalement par les mois de février et mars 2011 (ANOSIM, pairwise tests, $p < 5\%$).

3.2.2.5 Répartition des assemblages de méiofaune intertidale en relation avec les paramètres environnementaux

Au sein de la Garonne estuarienne, l'analyse BioEnv n'a pas permis de mettre en relation les principales caractéristiques du sédiment avec les données faunistiques de la méiofaune ($Rho = 0,191$, $p = 18\%$, permutations = 999).

En ce qui concerne les stations de la Dordogne, l'analyse Bioenv a permis de mettre en relation les principales caractéristiques du sédiment avec les abondances de la méiofaune, même si une homogénéité des communautés a été observée. Dans le cas présent, les variables issues de l'analyse expliquaient une variabilité temporelle des abondances et non une variabilité spatiale de la méiofaune au sein de la Dordogne estuarienne. Les variables explicatives étaient la teneur en phéophytine *b*, le pourcentage en silts, le $\delta^{13}C$ et le $\delta^{15}N$ (BioEnv, $Rho = 0,422$, $p = 1\%$, permutations = 999). Les densités élevées de la méiofaune intertidale en Dordogne estuarienne ont été significativement corrélées à des teneurs élevées en phéophytine *b* et un pourcentage en silts élevé (Spearman, $p < 0,05$). Les densités faibles de la méiofaune ont été significativement corrélées à des faibles contributions du microphytobenthos (diatomées) présent dans la matière organique sédimentaire (Spearman, $p < 0,05$).

3.3 Comparaison de la méiofaune entre domaines subtidal et intertidal

3.3.1 Comparaison des abondances de la méiofaune

Dans cette partie, sont pris en compte les seuls échantillonnages de juin, août et octobre 2011 en intertidal (Figure 2.14), afin de comparer avec la méiofaune subtidale (Figures 2.7 et 2.8) échantillonnée à ces mêmes périodes.

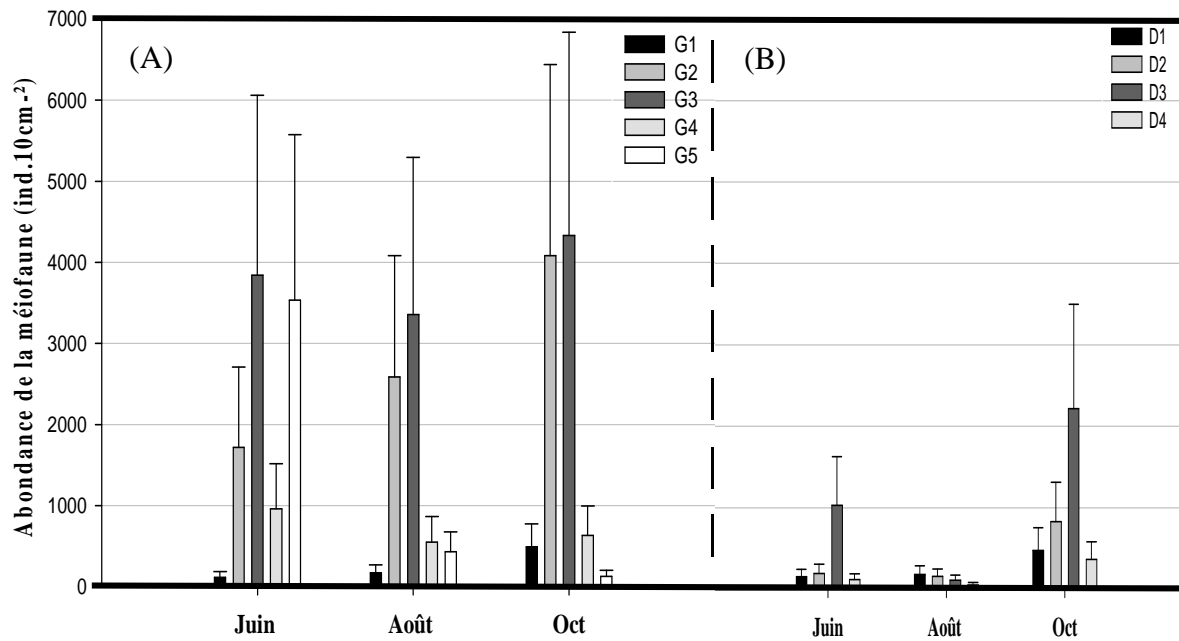


Figure 2.14 : Comparaison des abondances de la méiofaune (ind.10 cm² (+ ES)) du domaine intertidal de la Garonne (A) et de la Dordogne (B) estuariennes en juin, août et octobre 2011. G1 = Ambès, G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles, G5 = Langoiran, D1 = Ambès, D2 = Cubzac-les-ponts, D3 = Izon, D4 = Libourne.

Les abondances moyennes de la méiofaune étaient significativement plus élevées en intertidal qu'en subtidal (test de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,05$).

3.3.2 Comparaison des assemblages de la méiofaune

L'analyse de la méiofaune a permis d'identifier 8 groupes zoologiques dans le domaine subtidal de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde : Foraminifères, Nématodes, Rotifères, Tardigrades, Annélides Oligochètes, Mollusques Gastéropodes, Crustacés Copépodes (y compris les stades nauplii), Insectes. Un autre groupe, celui des Crustacés Cladocères, a été identifié en domaine intertidal.

Une nMDS à deux dimensions a été réalisée (stress : 0,13) afin de représenter la structuration des communautés entre les domaines intertidal et subtidal (Figure 2.15). Elle a permis de séparer les communautés des deux domaines. L'analyse de similarité a permis d'identifier une différence significative entre les communautés présentes au sein du domaine intertidal et celles du domaine subtidal (ANOSIM, $R = 0,553$, $p < 0,01$).

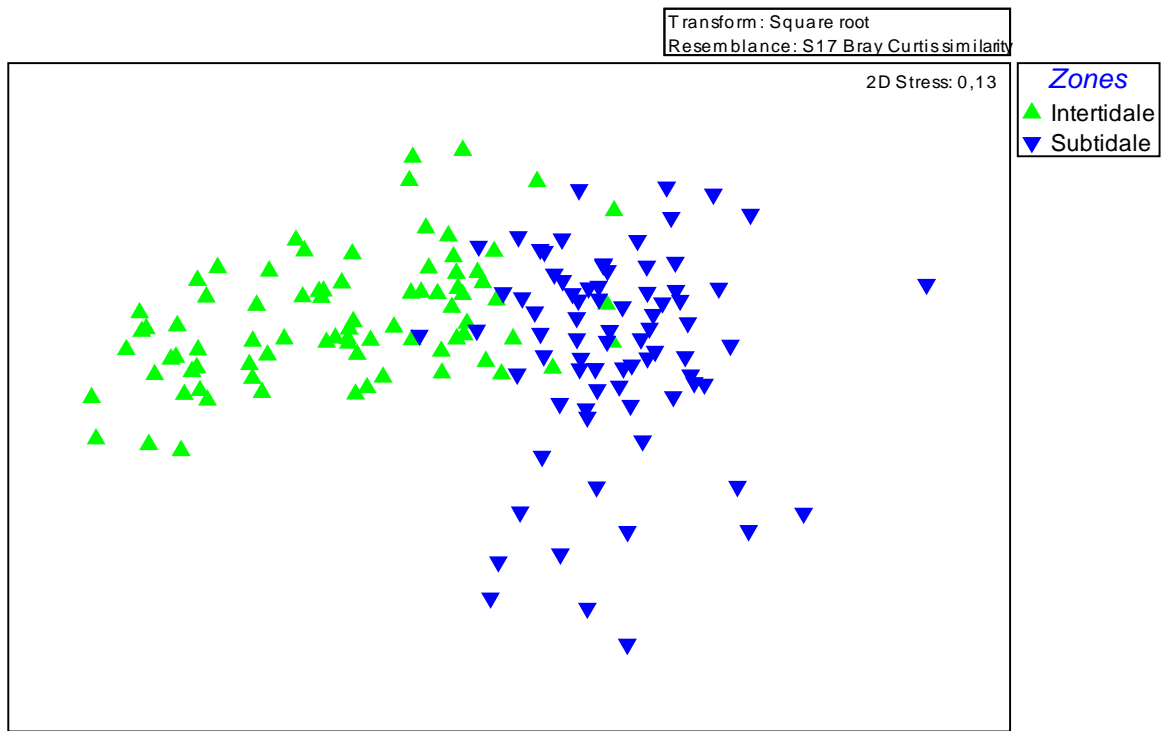


Figure 2.15 : nMDS à deux dimensions comparant les communautés de la méiofaune entre le domaine intertidal et le domaine subtidal de l'estuaire fluvial de la Gironde.

Nématodes et Foraminifères ont contribué pour 75% à caractériser le domaine intertidal et pour 85% à caractériser le domaine subtidal (SIMPER). Les taxons qui ont contribué le moins (< 5%) à l'abondance totale de la méiofaune au sein des domaines subtidal et intertidal étaient les Copépodes (+ nauplii), les Insectes, les Tardigrades, les Gastéropodes et les Rotifères (Figures 2.16 et 2.17).

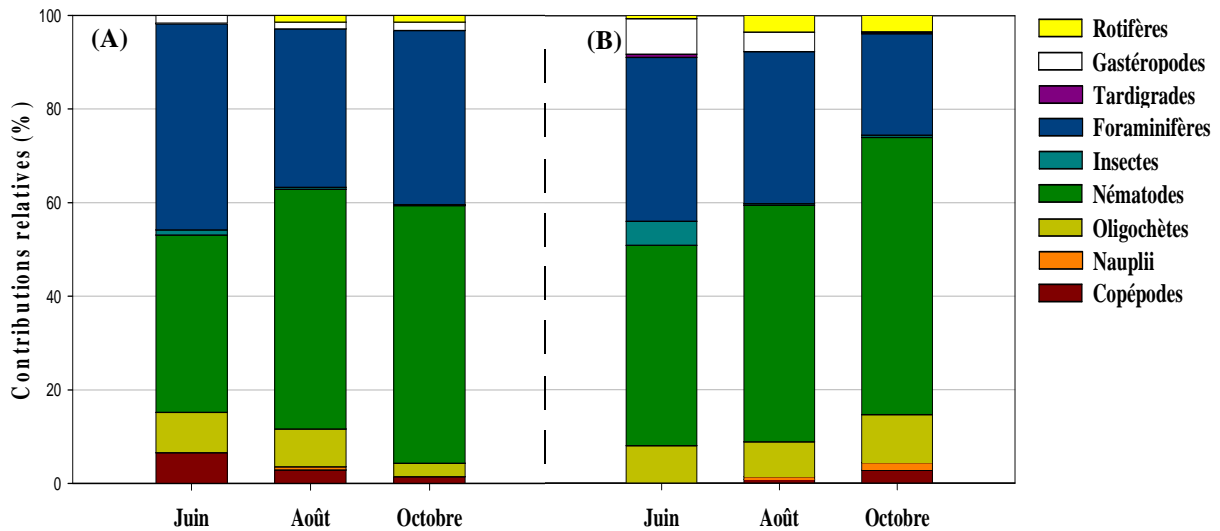


Figure 2.16 : Contributions relatives (%) des différents groupes zoologiques à l'abondance totale de la méiofaune du domaine subtidal dans la Garonne (A) et la Dordogne (B) en juin, août et octobre 2011.

Dans le domaine subtidal, Nématodes et Foraminifères étaient les deux groupes dominants. Les contributions relatives des Nématodes ont varié entre une valeur maximale de 59% en Dordogne en octobre et une valeur minimale de 37% en Garonne en juin (Figure 2.16). Concernant les contributions relatives des Foraminifères, elles ont varié entre un minimum de 21% en Dordogne en octobre et un maximum de 44% en Garonne en juin. En Dordogne, les Gastéropodes avaient une occurrence plus marquée qu'en Garonne, notamment en juin et en août.

Au sein du domaine intertidal, les Nématodes constituaient le groupe dominant. Leurs contributions relatives étaient comprises entre 65% en Dordogne en août et 93% en juin en Garonne (Figure 2.17). Les Foraminifères ne représentaient que 1 (Garonne en juin) à 14% (Dordogne en août) de l'abondance totale. Dans le domaine intertidal des deux fleuves, la contribution des Copépodes s'est accrue de juin à octobre.

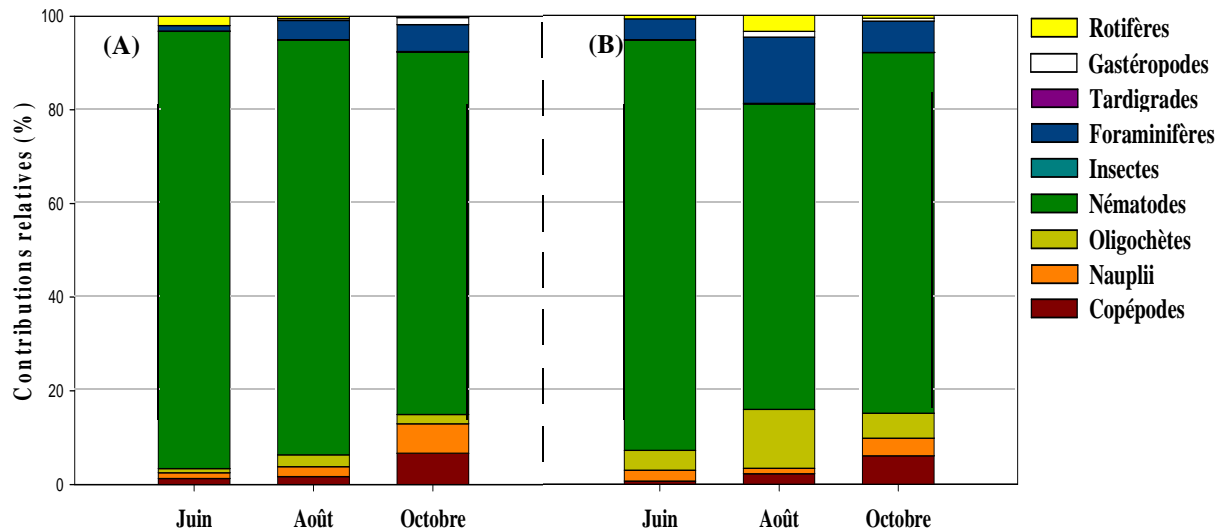


Figure 2.17 : Contributions relatives (%) des différents groupes zoologiques à l'abondance totale de la méiofaune du domaine intertidal dans la Garonne (A) et la Dordogne (B) en juin, août et octobre 2011.

La dissimilarité entre les deux domaines a été induite par les abondances plus élevées en zone intertidale des Nématodes, des Copépodes (+ nauplii) et des Oligochètes contribuant à 71% de l'hétérogénéité (SIMPER).

3.3.3 Répartition des assemblages de la méiofaune des domaines intertidal et subtidal en relation avec les paramètres environnementaux

L'hétérogénéité des communautés entre le domaine intertidal et le domaine subtidal au sein de l'estuaire fluvial de la Gironde a été expliquée par les teneurs en chlorophylle *c* et en phéophytine *b* et par le contenu en sables très fins (BioEnv, $Rho = 0,273$, $p < 0,01$). Les densités élevées de méiofaune en domaine intertidal ont été significativement corrélées avec des teneurs en phéophytine *b* plus élevées et des pourcentages plus faibles en sables très fins que dans le domaine subtidal (Spearman, $p < 0,05$).

3.4 Indice Nématodes / Copépodes

L'indice Nématodes / Copépodes a dépassé le seuil de 70, traduisant un enrichissement en matière organique, plus souvent en Garonne qu'en Dordogne. C'est notamment le cas pour les stations G2 d'avril à juin 2011, et G3 en février, de juin à août, et en novembre 2011 (Tableau 2.6). En Dordogne estuarienne, la station D1 était la plus concernée par cet indice, car elle a dépassé trois fois le seuil sur trois mois consécutifs, à savoir de mars à mai 2011.

La station la plus en amont dans la Garonne estuarienne (G5) a dépassé le seuil témoignant d'un enrichissement en matière organique deux mois sur la période d'échantillonnage, à savoir en février 2011 et février 2012.

Sur l'ensemble de l'année, le mois de juin 2011 a présenté 5 dépassements de seuil sur l'ensemble des stations (D2, D3, G2, G3 et G4).

Tableau 2.6 : Valeurs de l'indice Nématodes / Copépodes aux différentes stations intertidales en Garonne et Dordogne estuariennes de février 2011 à février 2012. G1 = Ambès, G2 = Bacalan, G3 = Bordeaux, G4 = Bègles, G5 = Langoiran, D1 = Ambès, D2 = Cubzac-les-Ponts, D3 = Izon, D4 = Libourne.

	D1	D2	D3	D4	G1	G2	G3	G4	G5
févr-11	21	13	19	73	14	29	260	51	114
mars-11	370	13	10	46	93	33	22	92	19
avr-11	223	9	53	28	41	124	47	60	13
mai-11	100	122	64	43	23	121	38	133	59
juin-11	18	94	431	12	17	101	260	103	17
juil-11	41	23	2	10	23	33	292	30	12
août-11	16	9	26	12	33	66	141	21	8
sept-11	51	5	8	6	19	3	29	4	3
oct-11	29	12	7	7	23	2	48	4	8
nov-11	30	16	13	16	25	8	195	34	12
févr-12	15	14	7	20			15	35	104

L'analyse des corrélations effectuée entre les paramètres environnementaux et les valeurs de l'indice Nématodes / Copépodes n'a pas permis de corrélérer les valeurs de l'indice avec les teneurs en COP (matrice des corrélations, $p > 0,05$). En revanche, ont été mises en évidence une corrélation négative avec la phéophytine *a* et une corrélation positive avec le microphytobenthos (diatomées) ($p < 0,05$).

4 Discussion

4.1 Structuration de la macrofaune benthique en relation avec les paramètres environnementaux

Plusieurs études ont montré que la faune benthique était regroupée sur une petite échelle spatiale (10 – 100 m) dans les sédiments vaseux (Morrissey *et al.*, 1992 ; Ysebaert *et al.*, 2002), tout comme beaucoup d'auteurs ont montré des différences très nettes (modèles de zonation) en termes d'abondance et d'assemblages entre les habitats intertidaux et subtidaux (Salgado *et al.*, 2007 ; França *et al.*, 2009). Dans le domaine subtidal de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, une absence totale de macrobenthos a été mise en évidence dans toutes des stations échantillonnées entre juin et octobre 2011. Une telle constatation n'est pas propre à la zone oligohaline de la Gironde ; en effet, dans leur comparaison des estuaires de la façade Manche-Atlantique, Ruellet *et al.* (2009) ont montré que 17% des stations échantillonnées en Seine et 23% des stations échantillonnées dans la zone oligohaline de la Loire étaient azoïques. Une station peut être azoïque pour différentes raisons, telles qu'une

mauvaise qualité des paramètres physico-chimiques ou un enrichissement trop important en matière organique (Pearson & Rosenberg, 1978). L'effet de l'oxygène et les crises hypoxiques ont un très fort impact sur les abondances et la diversité de la macrofaune (Flemer *et al.*, 1999 ; Gray *et al.*, 2002 ; Guerra-Garcia & Garcia-Gomez, 2005). Par ailleurs, des conditions hydrodynamiques extrêmes (forts courants, mascaret) peuvent engendrer l'instabilité d'une zone avec pour conséquence le non-maintien de la faune. Bien que la variabilité saisonnière soit un facteur prépondérant dans les variations d'abondances de la macrofaune (Selleslagh *et al.*, 2012) et que l'échantillonnage n'ait été réalisé qu'en trois occasions, l'absence de macrofaune benthique constatée lors du présent travail dans la zone subtidale de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde peut apparaître préoccupante en terme de santé de l'écosystème.

De manière générale, la richesse spécifique ainsi que les abondances de la macrofaune benthique au sein des stations subtidales échantillonnées dans l'estuaire de la Gironde sont faibles. Dans l'estuaire proprement dit (hors estuaire fluvial), l'abondance des peuplements benthiques subtidaux a été extrêmement faible en 2011 avec des maxima variant de 264 à 88 ind.m⁻² de l'aval (Pk 67) vers l'amont (Pk 30) ; ces valeurs restent néanmoins parmi les plus basses depuis le début de la surveillance écologique du Blayais en 2004 (Bachelet & Leconte, 2012). Les fortes températures atmosphériques de 2011, notamment entre avril et mai avec respectivement + 4,1 et + 2,6 °C par rapport à la moyenne à long terme des températures (Bachelet & Leconte, 2012), peuvent en partie expliquer ces abondances très faibles et l'absence d'organismes dans la partie subtidale de l'estuaire fluvial. Ces anomalies de température pourraient être à l'origine du développement précoce de certaines espèces engendrant leur absence et/ou leur très faible abondance durant les périodes d'échantillonnage pour le présent travail. Schückel & Kröncke (2013) ainsi que Schückel *et al.* (2013) ont observé cette modification des abondances et des communautés benthiques en lien avec une augmentation de la température.

En revanche, le sédiment de la zone intertidale n'est pas dépourvu de macrofaune (abondances moyennes annuelles : 2416 ± 572 ind.m⁻² pour la Garonne et 343 ± 60 ind.m⁻² pour la Dordogne). Seules deux espèces d'Oligochètes y sont cependant présentes, *Limnodrilus hoffmeisteri* et *Tubifex tubifex*, la première étant de loin la plus abondante. Ces deux espèces survivent aisément dans des zones fortement polluées en matière organique (Chapman & Brinkhurst, 1984 ; Brinkhurst & Gelder, 1991), où leur présence est le témoin d'une zone eutrophe, voire constitue un indicateur de dystrophie. A la différence de *T. tubifex*,

L. hoffmeisteri ne tolère pas les déficits en oxygène (Chapman & Brinkhurst, 1984). La dominance des Oligochètes en zone oligohaline n'est pas propre à la Gironde ; ils représentent 30% des abondances en Seine et 51% en Loire en zone oligohaline (Ruellet *et al.*, 2009). Les eaux oligohalines et douces de l'estuaire de l'Escaut sont très proches de celles de l'estuaire de la Gironde dans la composition des communautés, car on y a retrouvé de la même façon une diversité très faible dominée par *L. hoffmeisteri* et *T. tubifex* (Seys *et al.*, 1999). Un changement abrupt des dominances des communautés est observé en Gironde entre les eaux saumâtres d'une part et les eaux oligohalines et douces de la Gironde (Bachelet & Leconte, 2012). Cette situation a également été observée dans l'estuaire de l'Escaut (Seys *et al.*, 1999), ainsi que dans l'estuaire de la James River en Virginie (Diaz, 1980).

Nos résultats ont montré que le pourcentage en COP dans le sédiment est un facteur clé dans la répartition de la macrofaune intertidale au sein de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Ces résultats sont courants au sein des sédiments vaseux où la teneur en carbone organique est élevée. Comme souligné précédemment, *T. tubifex* ainsi que le genre *Limnodrilus* sont considérés comme des bons indicateurs de pollutions organiques car ces espèces tolèrent très bien ce genre de pollution et/ou d'enrichissement (Chapman & Brinkhurst, 1984 ; Brinkhurst & Gelder, 1991). L'analyse BioEnv a permis de montrer que la MOP réfractaire d'origine terrestre explique en partie la répartition de la macrofaune entre Garonne et Dordogne estuariennes. Cette indication suggère que la ressource nutritive n'est pas un facteur limitant étant donné que, lorsque les débits diminuent, le taux de sédimentation augmente et le COP, principalement composé de débris végétaux réfractaires, s'accumule sur et dans le sédiment. Le bouchon vaseux remontant principalement en Garonne durant les périodes d'étiage (Commarieu, 2007) et étant principalement composé de matériel réfractaire (Savoie *et al.*, 2012), il n'est donc pas étonnant de retrouver des abondances plus élevées de macrofaune en Garonne estuarienne en lien avec la quantité de matière organique.

4.2 Structuration de la méiofaune benthique en relation avec les paramètres environnementaux

La méiofaune a été très peu étudiée car elle a très longtemps été considérée comme un « cul-de-sac » énergétique (Chardy, 1993), même si ce groupe forme un réseau trophique à part entière étant donné que l'on y retrouve des organismes carnivores, omnivores et dépositivores (Kuipers *et al.*, 1981). Dans les eaux oligohalines et eaux douces estuariennes, la

méiofaune constitue une sorte de « boîte noire », tant le nombre de travaux sur ce compartiment est faible.

Le présent travail a mis en évidence une abondance de la méiofaune principalement dominée par les Nématodes et, dans une moindre mesure, par les Foraminifères et les Copépodes. La dominance des Nématodes est habituelle au sein de la méiofaune des sédiments vaseux (Vincx *et al.*, 1990 ; Soetaert & Heip, 1995 ; Moreno *et al.*, 2008), en raison de leur résistance aux pollutions et/ou à l'enrichissement en matière organique (Amjad & Gray, 1983). Dans le présent travail, le COP du sédiment n'a pas pu être corrélé de façon significative avec la structuration de la méiofaune entre les habitats (domaine intertidal et subtidal), que ce soit au niveau quantitatif ou qualitatif (BioEnv). En effet, l'hétérogénéité des communautés mise en avant par l'ANOSIM entre les deux domaines a été expliquée par les teneurs en chlorophylle *c* et phéophytine *b* et les sables très fins (BioEnv). Les densités plus élevées de la méiofaune en intertidal ont été ensuite corrélées avec les teneurs plus élevées en phéophytine *b* et une proportion moindre des sables très fins.

Traditionnellement, la distribution de la méiofaune est souvent expliquée par les sources principales de nourriture, à savoir la chlorophylle *a* et la matière organique, ainsi que par la granulométrie (Koop & Griffith, 1982 ; Escaravage *et al.*, 1989 ; Castel, 1992 ; Moreno *et al.*, 2008). Dans le cas présent, la concentration en matière organique était différente entre les deux domaines (intertidal et subtidal), mais elle ne rentrait pas en compte dans la distribution de la méiofaune entre les deux environnements, suggérant que la ressource nutritive n'est pas un facteur limitant pour la méiofaune dans les deux environnements. En revanche, la qualité de cette ressource est discutable. Les analyses isotopiques effectuées sur le sédiment en domaine intertidal ont permis d'identifier plusieurs sources, dont l'une est une source microphytobenthique caractérisée entre autres par la classe des Euglenophyceae. Or, la signature pigmentaire des Euglenophyceae est représentée par la chlorophylle *b* dont le produit de dégradation est la phéophytine *b*. Les teneurs de cette dernière étaient significativement plus importantes en domaine intertidal et la phéophytine *b* constitue donc un paramètre structurant la méiofaune entre les deux habitats. L'activité de broutage du microphytobenthos est typique de la méiofaune au sein des zones non végétalisées. Elle se structure dès lors en fonction de cette source en modifiant son activité de broutage pour optimiser cet apport (Meyer-Reil & Faubel, 1980 ; Decho, 1986 ; Montagna *et al.*, 1995). Il aurait été intéressant de suivre aussi les abondances et la diversité du compartiment bactérien

qui constitue un compartiment majeur dans la dégradation et la transformation de la matière organique utilisée par la méiofaune (Nowell *et al.*, 1989).

Les sables très fins expliquent la répartition de la méiofaune entre le domaine intertidal et le domaine subtidal et, en l'occurrence, les densités élevées de la méiofaune en domaine intertidal sont également corrélées à des teneurs faibles en sables très fins. Les densités élevées de méiofaune, notamment des Nématodes, sont très souvent associées à des pourcentages élevés en silts et en sables très fins, s'expliquant par leur morphologie ainsi que par leurs modes de déplacement leur procurant une facilité d'enfouissement (Tyler, 1977 ; Rieger & Tyler, 1979 ; Coull, 1986 ; Antajan, 1997).

A titre de comparaison, les densités moyennes annuelles de la méiofaune intertidale dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde ($1324 \pm 27 \text{ ind.}10 \text{ cm}^{-2}$ en Garonne et $446 \pm 10 \text{ ind.}10 \text{ cm}^{-2}$ en Dordogne) estuarienne sont du même ordre que celles mesurées par Santos (1995 : $1055 \text{ ind.}10 \text{ cm}^{-2}$) dans la zone mésohaline de ce même estuaire. Ces valeurs sont aussi voisines de celles données par Ngo *et al.* (2013) pour cinq estuaires du Vietnam (105 à $3678 \text{ ind.}10\text{cm}^{-2}$). Les abondances de la méiofaune subtidale dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde sont, quant à elles, équivalentes à celles de l'estuaire du Mondego au Portugal (≈ 22 à $100 \text{ ind.}10 \text{ cm}^{-2}$ pour le Mondego, ≈ 37 à $70 \text{ ind.}10 \text{ cm}^{-2}$ en Gironde) (Alves *et al.*, 2009, 2013).

4.3 Variabilité temporelle de la méiofaune dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

Au vu des résultats précédents, la variabilité temporelle dans la structuration des communautés apparaît négligeable par rapport à la variabilité spatiale. Une autre approche vise à observer, d'une part si un système est perturbé et, d'autre part si ce même système retourne à son état initial. Il s'agit d'une approche utilisée lors d'une perturbation ponctuelle de type accident pétrolier ou crise hypoxique dans le sédiment par exemple (Rosenberg *et al.*, 2002). Ces études s'intéressent au temps de « rétablissement » d'un système après une perturbation ponctuelle. La diminution des débits en période d'étiage peut être identifiée comme une perturbation [temps de résidence des masses d'eau plus long, augmentation de la température de l'eau, concentration croissante des polluants, remontée de la zone de maximum de turbidité (bouchon vaseux), diminution des teneurs en oxygène] pouvant engendrer des périodes d'hypoxie et donc, une perturbation pour les communautés benthiques

notamment dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde (Herman & Heip, 1999 ; Lanoux *et al.*, 2013).

La Figure 2.13 représente cette perturbation dans la structuration des communautés, principalement observable durant la période estivale lorsque les débits sont très faibles. On observe une structuration des groupes zoologiques totalement hétérogène d'un mois à l'autre durant cette période. Le débit est un paramètre structurant la méiofaune par son caractère dispersif ; en effet, selon l'intensité des débits, la méiofaune peut être dispersée sur 10 à 100 m de distance (Palmer *et al.*, 1996 ; Swan & Palmer, 2000). Le débit a également un rôle d'apport nutritif pour des populations relativement sédentaires. Lorsque les débits sont faibles, les temps de résidence des masses d'eau sont accrus et les apports nutritifs provenant de la colonne d'eau sont moins renouvelés. Ce facteur peut engendrer une compétition entre les groupes zoologiques de la méiofaune et également avec les maillons supérieurs tels que la macrofaune, dépendant elle-même des ressources nutritives locales. Les communautés méiobenthiques varient rapidement sur une courte échelle de temps durant cette période en parallèle de la variabilité élevée des paramètres environnementaux. En revanche, il est possible d'observer sur la Figure 2.13 une relative similarité dans la composition des communautés de la méiofaune entre les mois de février 2011 et février 2012, indiquant que le système se restructure de façon similaire d'une année à l'autre.

4.4 Utilisation d'indices biotiques

L'utilisation d'indices biotiques pour estimer la qualité écologique de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde est complexe étant donné la paucispécificité de ce système et la dominance absolue des Oligochètes dans le domaine intertidal. L'indice IOBS (Indice Oligochètes de Bioindication des Sédiments) développé pour les eaux douces (Lafont *et al.*, 2002) et basé sur les Oligochètes est le plus intéressant, mais nécessite l'identification spécifique de ceux-ci, détermination qui n'a pas pu être mise en œuvre entièrement dans cette étude. Néanmoins, la dominance de *Limnodrilus hoffmeisteri*, Tubificidae sans soies capillaires, dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde peut être le signe d'une pollution de type micropolluants (Rosso-Darmet *et al.*, 1997a, b) et donc le témoin d'une mauvaise qualité écologique de l'environnement. L'indice Nématodes / Copépodes va dans ce sens car il a dépassé le seuil de pollution en juin à 5 stations sur 9 échantillonnées, dont 3 en Garonne

estuarienne à proximité de l'agglomération de Bordeaux, indiquant également une qualité écologique médiocre de l'environnement.

Les Rotifères peuvent être de la même façon le témoin d'une qualité des eaux. Notre étude, a permis l'observation de Rotifères dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, notamment les genres *Keratella*, *Lecane* et *Brachionus*. On les rencontre principalement en eau douce, mais certaines espèces ou genres occupent les eaux saumâtres. La présence de Rotifères est intéressante dans les estuaires car ils participent activement à la dégradation de la matière organique, à l'épuration d'un système. De plus, leur activité de broutage sur le microphytobenthos, bactéries et détritiques permet aux Rotifères d'être un maillon trophique très important dans un environnement où la production primaire est quasi-nulle. Les Rotifères sont parmi les organismes les plus sensibles aux variations des conditions du milieu et sont des indicateurs de pollution des eaux (Fernando *et al.*, 1993). Leur étude est donc nécessaire pour l'élaboration des stratégies de gestion et de surveillance des systèmes aquatiques. Dans l'estuaire de l'Escaut, Azémar *et al.* (2010) ont identifié les espèces les Rotifères afin d'observer l'évolution dans le temps et dans l'espace de ce groupe zoologique, évolution à mettre en lien avec les paramètres physico-chimiques responsables de leurs dynamiques, et d'observer *in fine* si une modification des espèces de Rotifères a eu lieu en lien avec une amélioration de la partie fluviale de l'estuaire de l'Escaut. Notre étude a permis de mettre certains groupes majeurs en avant. Mais l'identification spécifique des Rotifères est complexe et nécessite une forte compétence taxonomique. Approfondir l'identification des Rotifères permettrait de détecter d'éventuelles perturbations. En effet, les Rotifères opposent aux différentes pressions qu'exerce le biotope une fluctuation sur le plan morphologique (Fernando *et al.*, 1993 ; Nzieleu Tchapgnoou, 2006) basée sur la taille de la lorica et des épines chez les espèces loriquées. Il y a donc nécessité de mettre en place d'une part l'étude de leur polymorphisme pour une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes aquatiques et d'autre part, mettre au point des stratégies adéquates de contrôle et d'observation des écosystèmes et notamment ici dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.

4.5 Limites de l'approche

L'hétérogénéité des communautés de la méiofaune et de la macrofaune entre les domaines intertidal et subtidal a été expliquée par les paramètres environnementaux. En

revanche, la différence de structuration des communautés entre la Garonne et la Dordogne estuariennes n'a pu ni être corrélée avec, ni être expliquée par, les paramètres environnementaux. De la même façon, l'hétérogénéité des communautés entre les stations de la Garonne n'a pu être expliquée par des paramètres environnementaux.

Cet état de fait indique l'influence de paramètres non mesurés sur la structuration de la méiofaune. Les hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) rentrent en compte dans les teneurs en MOS, mais certains HAP sont toxiques pour la faune benthique. Dans de nombreuses études, ces pollutions environnementales ont été principalement responsables de la structuration de la méiofaune aux dépens des ressources nutritives (Moreno *et al.*, 2008). Le rôle de l'oxygène est maintenant bien documenté comme un facteur responsable de la structuration de la méiofaune tant sur la distribution horizontale que verticale à différentes échelles (Glud, 2008 ; Braeckman *et al.*, 2011, 2013). En effet, la méiofaune est généralement présente dans des habitats oxygénés proches de la surface ou autour des terriers formés par la macrofaune (Reise, 1985). Or, dans cette étude, l'oxygène n'a pas été pris en compte. Le taux de sédimentation étant variable dans le temps et dans l'espace, une sédimentation accrue peut engendrer des zones temporairement hypoxiques, ceci engendrant une diminution importante des abondances et une modification non négligeable de la structuration des communautés étant donné qu'elles peuvent répondre rapidement à des changements environnementaux ponctuels.

Une limite importante de ces travaux est l'identification taxonomique des organismes ; en effet, si la détermination avait été effectuée jusqu'à l'espèce, notamment pour les Nématodes, Oligochètes et Rotifères, il aurait été possible d'accéder à des sensibilités plus spécifiques envers certains paramètres environnementaux comme l'ont démontré Seys *et al.* (1999) pour les Oligochètes et Moreno *et al.* (2008) et Alves *et al.* (2013) pour les Nématodes, et notamment Azémar *et al.* (2010) pour les Rotifères. Le problème est que, à l'heure actuelle, très peu de scientifiques sont spécialisés dans la détermination de ces groupes.

Chapitre 3

Caractéristiques de la colonne d'eau



1 Introduction

Les estuaires sont considérés comme des écosystèmes fluctuants et complexes (Pritchard, 1967 ; Fairbridge, 1980 ; Elliot & McLusky, 2002). Ce sont des environnements dynamiques, principalement caractérisés par une importante variabilité spatiale et temporelle des paramètres abiotiques et biotiques (McLusky, 1981). L'évolution des paramètres hydrologiques, et physico-chimiques associés, est modifiée à plusieurs échelles temporelles (tidale, saisonnière, annuelle) et également spatiales (estuaire halin vs fluvial - Figure 3.1).

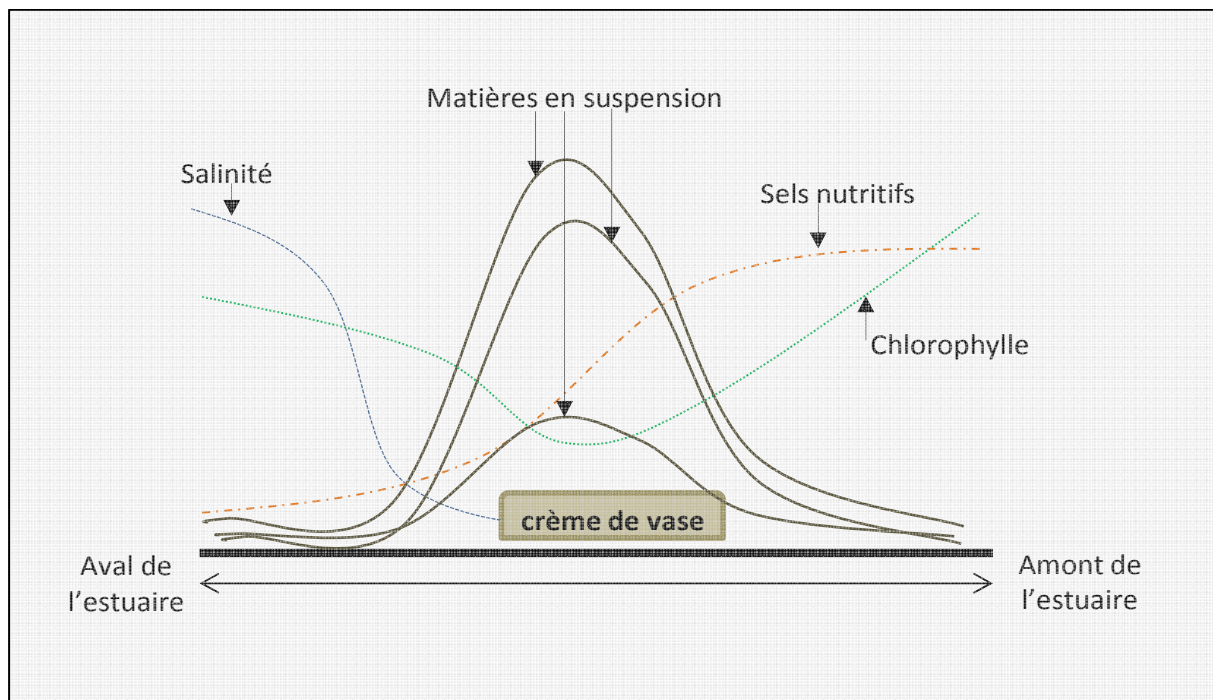


Figure 3.1 : Structuration longitudinale de plusieurs paramètres physico-chimiques dans les grands estuaires (d'après Pasquaud, 2009).

Sottolichio (1999) a répertorié les résultats concernant la sédimentologie, l'hydrodynamisme, les processus biogéochimiques qui caractérisent l'estuaire de la Gironde. La composition de la matière organique particulaire (MOP) en suspension dans la colonne d'eau a, pour sa part, été estimée principalement en zones méso- et oligohalines (Veyssy *et al.*, 1999 ; Etcheber *et al.*, 2007 ; Savoye *et al.*, 2012), au niveau de la zone de turbidité maximum (ZTM) (Etcheber *et al.*, 2007), mais aussi dans la partie polyhaline (Fontugne & Jouanneau, 1987 ; Savoye *et al.*, 2012). En revanche, peu de travaux se sont intéressés à la partie fluviale de l'estuaire.

L'essentiel des études dans cette zone a été réalisé sur l'oxygénation des eaux et sur les problèmes qui en résultent durant les périodes d'hypoxie (Commarieu, 2007 ; Etcheber *et al.*, 2011 ; Lanoux, 2013). Mais, dans cette partie fluviale de l'estuaire, la dynamique des paramètres physico-chimiques et des compartiments particuliers et biologiques restaient très peu connue jusqu'à présent.

C'est dans ce cadre, et avec pour objectif une meilleure connaissance de la dynamique des communautés biologiques de l'estuaire fluvial, que ce travail a été effectué, spécifiquement sur la colonne d'eau afin de caractériser le contexte environnemental (notamment trophique) des organismes pélagiques (notamment planctoniques) mais aussi benthiques. Un focus a notamment porté sur les acides gras (en particulier les acides gras polyinsaturés AGPI des séries $\omega 3$ et $\omega 6$) contenus dans la MOP.

Les questions spécifiques de ce chapitre sont les suivantes :

- 1 Quelle est la variabilité spatiale et temporelle des caractéristiques physiques et biochimiques de la colonne d'eau dans l'estuaire fluvial ?
- 2 Quelle est la composition et la variabilité du pool nutritif pélagique (MOP) ?
- 3 Quels sont les forçages environnementaux à l'origine des variations dans la composition de la MOP ?

2 Matériels et méthodes

2.1 Choix des masses d'eau échantillonnées et fréquence d'échantillonnage

L'échantillonnage de la colonne d'eau a été réalisé dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde (Figure 3.2). En Garonne estuarienne, 6 masses d'eau ont été échantillonnées, dont une « très amont » (G6 à Langoiran) afin d'avoir une référence « amont » [prélèvement à basse mer (BM)] ; une station en « aval » (G1 à proximité du Bec d'Ambès, limite de la zone oligohaline), échantillonnée à pleine mer (PM ; référence « aval »). Une station médiane (au niveau de la Communauté Urbaine de Bordeaux : Bacalan) a été échantillonnée à 4 moments de marée (PM = G2, mi-flot (MF) = G3, mi-jusant (MJ) = G4, BM = G5) afin de collecter des eaux de caractéristiques différentes et intermédiaires entre les eaux prélevées en amont et en aval (Figure 3.2.). En Dordogne estuarienne, 6 masses d'eau ont aussi été échantillonnées

avec une logique similaire : D1 à proximité du Bec d'Ambès, échantillonnée à PM (référence « aval »), D6 à Libourne échantillonnée à BM (référence « amont ») et une station échantillonnée à Cubzac-les-Ponts permettant d'échantillonner 4 masses d'eaux distinctes (4 moments de marée : PM = D2, MF = D3, MJ = D4, BM = D5).

Pour le traitement des données, le positionnement des masses d'eau a été recalculé pour un même moment « théorique » de marée à partir des courbes de vitesse de courant au cours d'un cycle tidal. La méthode s'appuie, d'une part, sur le modèle hydro-sédimentaire 3D de Sottolichio (1999) et, d'autre part, sur un modèle polynômial établi par Brenon & Le Hir (1999). Ce dernier permet d'ajuster les profils de vitesse et de calculer le déplacement de chaque masse d'eau, pour *in fine* déterminer son positionnement (Chaalali *et al.*, 2013a). Ce traitement permet donc d'avoir une représentation simultanée de la position des masses d'eau à un même moment (positionnement choisi = PM : Figure 3.2).

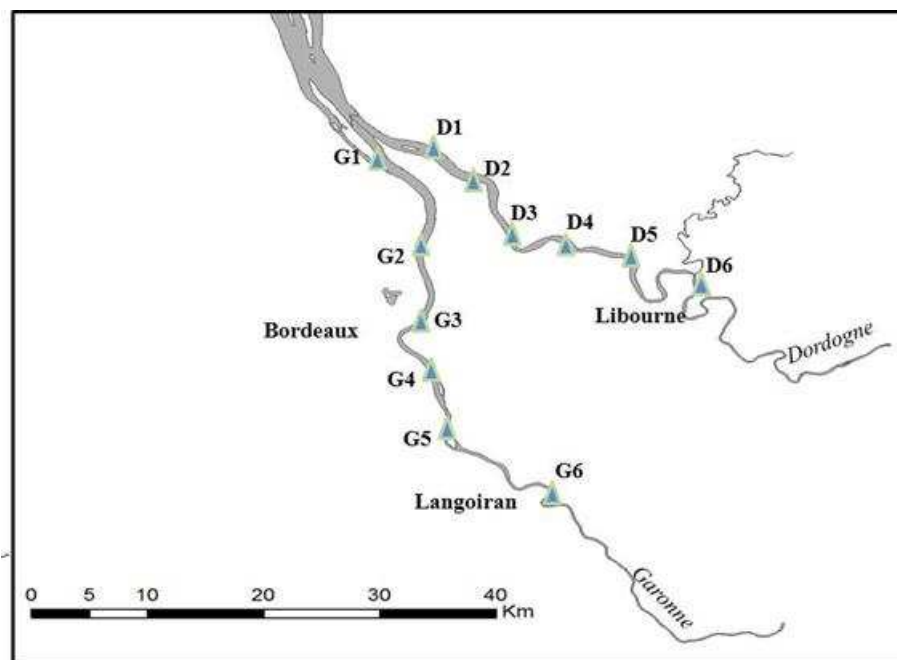


Figure 3.2 : Localisation du positionnement des 12 masses d'eau échantillonnées en 2011 dans l'estuaire fluvial de la Gironde pour un même moment de marée. Le positionnement des stations dépend de leur repositionnement à pleine mer sur l'ensemble des 2 estuaires fluviaux. G = Garonne, D = Dordogne ; G1 et D1 = Ambès ; G2, G3, G4, G5, G6 = positionnement à PM des 4 masses d'eau échantillonnées à Bacalan et Langoiran et à Cubzac-les-Ponts et Libourne pour D2, D3, D4, D5, D6.

L'échantillonnage des différentes masses d'eau a été effectué mensuellement, durant quatre jours consécutifs, entre février et novembre 2011.

Afin de caractériser la variabilité de l'environnement, de la composition de la matière en suspension (MES) et des communautés planctoniques, plusieurs paramètres ont été choisis et acquis de manière simultanée. Ci-dessous sont décrits ceux se référant à la qualité de l'environnement et de la MES.

2.2 Choix des paramètres environnementaux

Dans un estuaire, l'hydrodynamisme dépendant des cycles tidaux, lunaires et des débits, les masses d'eau échantillonnées en un point donné ont des caractéristiques fortement variables. Nous avons choisi de caractériser chaque masse d'eau échantillonnée à partir de descripteurs de « base » des zones d'interface permettant d'approcher :

- le niveau de pénétration des eaux marines (salinité),
- l'évolution d'un des paramètres fondamentaux du métabolisme des organismes (température),
- les caractéristiques d'oxygénation qui constituent une des contraintes majeures à certaines périodes de l'année (Castaing *et al.*, 2006 ; Commarieu, 2007 ; Etcheber *et al.*, 2011).

Les principales variables de l'environnement suivies ont donc été la température de l'eau et la salinité (ou conductivité) mesurées à chaque moment de prélèvement avec un thermo-salinomètre de type WTW Tetracon 325C. Les débits, témoignant des apports continentaux et/ou halins, ont été pris en compte (données du GPMB²) de même que la teneur en oxygène dissous (données du réseau MAGEST).

2.3 Indicateurs de qualité de la MES (notamment MOP)

2.3.1 Choix et échantillonnage

L'objectif était de mettre en relation qualité/quantité des particules en suspension et communautés biologiques (notamment organismes planctoniques). La variabilité des débits a de nombreuses conséquences comme, par exemple, en période d'étiage, la remontée du bouchon vaseux dans la partie fluviale de l'estuaire dont témoigne la hausse des teneurs en MES dans cette zone, ou encore l'expulsion du bouchon vaseux (BV) lors des périodes de crues importantes. Sottolichio (1999) qualifiait l'estuaire de la Gironde comme très turbide,

² Grand Port Maritime de Bordeaux

les fortes teneurs en MES limitant la pénétration de la lumière et limitant la production primaire (Irigoien & Castel, 1997 ; Nzigou, 2012). Des études antérieures ont décrit la biomasse phytoplanctonique de l'estuaire comme très faible, voire nulle, dans le BV, en comparaison d'autres estuaires européens ; un cycle saisonnier en chlorophylle *a* est néanmoins observé, mais avec de faibles amplitudes de variation et de faibles variations de la biomasse phytoplanctonique (Irigoien & Castel, 1997 ; Lemaire *et al.*, 2002 ; David *et al.*, 2005). Les organismes zooplanctoniques ont donc à leur disposition un pool de particules variable et complexe à décrire. Pour ce faire, nous avons choisi de caractériser la qualité de la MES grâce à une combinaison de marqueurs biogéochimiques : pigments et phéopigments chlorophylliens (*a*, *b*, *c*), acides gras, carbone et azote organiques particulaires, isotopes stables du carbone et de l'azote. Ces choix ont été faits en relation avec la capacité qu'offrent ces indicateurs à décrire la particularité de la variabilité du matériel sestonique dans l'estuaire.

L'échantillonnage du matériel particulaire a été réalisé avec une bouteille Niskin de 5 L. L'eau a été prélevée en sub-surface (1 m de profondeur).

Concentration en MES. Les MES incluent potentiellement de nombreuses sources de matière organique (dont des ressources nutritives potentielles pour le zooplancton) : phytoplancton, bactéries (libres ou utilisant les MES comme substrat), matière organique détritique. La prise en compte des teneurs en MES dans l'estuaire a donc un intérêt majeur en termes de ressources nutritives pour les organismes planctoniques. De plus, l'influence des fortes teneurs en MES peut être « directe », par réduction de la production primaire comme décrit précédemment, mais aussi par diminution des taux d'ingestion des copépodes par effet de « dilution » du pool nutritif (Sherk *et al.*, 1974).

Carbone et azote organiques particuliers (COP et NOP). La teneur en MOP est très faible dans l'estuaire de la Gironde : elle ne représente en moyenne que 1,5 % des MES (dans le bouchon vaseux : Veyssy *et al.*, 1999 ; Etcheber *et al.*, 2007) et peut augmenter jusqu'à 2 à 5 % hors bouchon vaseux (Savoie *et al.*, 2012). Les concentrations en COP et NOP permettent de quantifier la biomasse totale de matière organique potentiellement disponible pour les consommateurs, sans distinction d'origine. Le rapport C/N permet une approche qualitative de la MOP informant sur l'état de fraîcheur de la MOP et discriminant les différentes sources / origines de celle-ci (par exemple, matériel terrigène ou matériel planctonique : Cifuentes *et al.*, 1988 ; Richard *et al.*, 1997, Dubois *et al.*, 2012).

Isotopes stables du carbone et de l'azote. Au sein des écosystèmes côtiers, la MOP en suspension, et donc le pool nutritif sestonique potentiellement disponible pour les consommateurs primaires, résulte d'un mélange de sources d'origines diverses [planctonique (autotrophe ou hétérotrophe), végétaux supérieurs, anthropique, etc.], elles-mêmes issues de plusieurs « réservoirs » (autochtone *vs.* allochtone, terrestre *vs.* aquatique, continental *vs.* marin). Des indicateurs sont donc nécessaires afin de quantifier et déterminer l'origine et la composition des différentes sources de matière organique. Dans les parties halines des estuaires, ces dernières sont généralement bien discriminées et principalement représentées par le matériel réfractaire d'origine terrestre (Veyssy *et al.*, 1999 ; Liu *et al.*, 2006 ; Savoye *et al.*, 2012). En revanche, dans la partie fluviale, ces différentes sources n'ont jamais été précisées, alors que les apports d'origine anthropique sont susceptibles de contribuer fortement au pool de MOP (apports potentiels de la Communauté Urbaine de Bordeaux). La MOP d'origine terrestre possède des signatures propres et facilement discriminables grâce aux analyses isotopiques et élémentaires. La MOP d'origine continentale est caractérisée par un $\delta^{13}\text{C}$ de l'ordre de -31 à -24 ‰ et un C/N très faible (5 à 7 mol.mol⁻¹) (Cifuentes *et al.*, 1988 ; Dubois, 2012).

Pigments chlorophylliens. Les différentes masses d'eau (marine, saumâtre, continentale) des systèmes côtiers abritent diverses communautés phytoplanctoniques établies suivant le gradient de salinité (Kim & Travers, 1984 ; Travers & Kim, 1988), ce qui se traduit par des concentrations et des compositions pigmentaires différentes suivant les masses d'eau. Dans cette étude, afin de préciser la composition des communautés phytoplanctoniques, les analyses pigmentaires se sont focalisées sur les chlorophylles et phéopigments *a*, *b* et *c*. En effet, la chlorophylle *a* est présente chez l'ensemble des microalgues photosynthétiques (à l'exception des prochlorophycées). Les chlorophylles *c* se rencontrent, en moindre quantité, dans la plupart des classes, notamment les diatomées, chrysophytes et raphidophycées des eaux douces (Andersen & Mulkey, 1983 ; Jeffrey, 1989). En revanche, la chlorophylle *b* n'existe que chez les chlorophycées, essentiellement algues vertes d'eau douce, et chez les euglénophycées, essentiellement présentes au sein des eaux douces ou saumâtres fréquemment polluées. Or, contrairement aux résultats obtenus dans la partie haline de la Gironde (Veyssy *et al.*, 1999 ; Etcheber *et al.*, 2011 ; Savoye *et al.*, 2012), la contribution du phytoplancton continental est susceptible de contribuer de façon plus significative à la MOP de la partie fluviale de l'estuaire.

Les phéopigments sont les produits de dégradation des chlorophylles et peuvent constituer une partie importante des pigments photosynthétiques totaux présents au sein des environnements naturels et notamment des estuaires (Foussard & Etcheber, 2011 ; Figure 3.3). La dégradation des pigments peut résulter de plusieurs facteurs dont un temps de résidence accru des particules dans un environnement favorisant une dégradation naturelle. Les phéopigments constituent dès lors un bon indice de l'importance de la dégradation du matériel détritique d'origine autotrophe. Dans l'estuaire de la Gironde, l'essentiel du matériel phytoplanctonique estuarien résulte de transports allochtones de matériel depuis l'aval ou de matériel dégradé depuis l'amont (Savoie *et al.*, 2012).

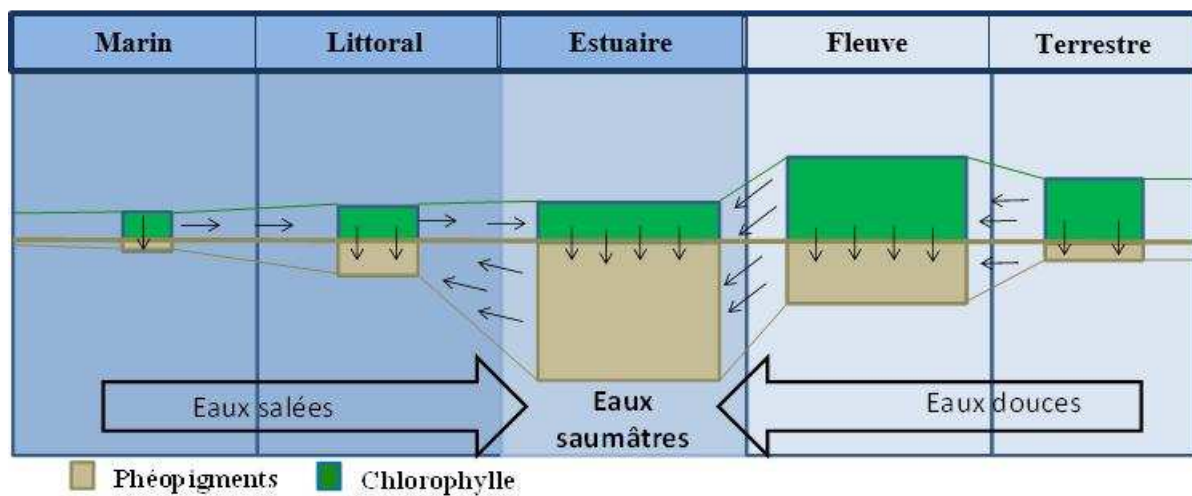


Figure 3.3 : Schéma théorique de la répartition de la chlorophylle et des phéopigments dans les environnements côtiers (d'après Foussard & Etcheber, 2011).

Signature lipidique : les acides gras. Afin d'optimiser la caractérisation de la MOP, nous avons choisi d'utiliser les biomarqueurs lipidiques. Ils présentent le double avantage d'être marqueurs de certaines sources de MOP, mais aussi de caractériser l'état (qualité) du matériel collecté. Ils peuvent en outre être précurseurs de certains composés identifiables chez les consommateurs. De plus, les métazoaires sont incapables de synthétiser *de novo* les AGPI et sont donc dépendants de ceux fournis par leur alimentation et donc en grande partie issus de ceux présents dans la colonne d'eau.

Les acides gras qui ont été considérés comme marqueurs de plantes labiles (Chlorophycées, Cryptophycées) dans cette étude sont le 18:2(n-6) et le 18:3(n-3) (Volkman *et al.*, 1989 ; Lévillé *et al.*, 1997). Les lipides qui ont été utilisés comme marqueurs de phytoplancton, notamment les diatomées, sont les AGPI à 16 atomes de carbone, le 20:5(n-3)

et le 22:6(n-3) (Bourdier & Amblard, 1989 ; Dunstan *et al.*, 1994; Dalsgaard *et al.*, 2003 ; Brett *et al.*, 2009). Parmi les bactéries, seules les eubactéries contiennent des AG ; en effet, leurs membranes cellulaires contiennent des lipides formés de ramifications isoprènes. Les eubactéries ont été caractérisées par des AG ramifiés (AGR) à 15 et 17 atomes de carbone (Perry *et al.*, 1979 ; Volkman *et al.*, 1989). La MOP détritique a été décrite par les acides gras saturés (AGS) à longue chaîne carbonée à partir de 24 atomes de carbone (Kolattukudy, 1976). Les AGPI 18:2(n-6) et 18:3(n-3) ont également été pris en compte pour décrire la MOP détritique en plus des AGS pairs à longue chaîne, car ils sont détruits rapidement lors de la dégradation des tissus et leur présence témoigne donc de matériel organique provenant de l'amont, en cours de dégradation et/ou dégradé.

2.3.2 Traitement des échantillons sur le terrain

Les échantillons ont été traités immédiatement après prélèvement. Les filtrations d'eau nécessaire à la détermination des teneurs en MES, leurs signatures isotopiques, leurs teneurs en COP et NOP, leurs caractéristiques pigmentaires (chlorophylles et phéopigments) et leurs compositions en acides gras ont été faites grâce à une pompe à vide. La pression à vide de la pompe a été réglée (< 0,2 bar) afin de ne pas endommager le matériel particulaire, notamment les micro-organismes. L'ensemble des filtrations a été effectué sur filtres GF/F de 47 ou 25 mm de diamètre (porosité $\pm 0,7 \mu\text{m}$) ayant ou non subi une préparation suivant le paramètre à caractériser. Travaillant en eau douce, aucun rinçage spécifique des filtres n'a été utile pour éliminer le sel. En fin de filtration, les tulipes et les filtres ont été rincés délicatement avec de l'eau du milieu filtrée sur 0,7 mm ; entre chaque filtration, les tulipes ont été rincées avec de l'eau MilliQ.

2.3.3 Traitements spécifiques et analyses en laboratoire

- *Matières en suspension (MES)*

Les teneurs en MES ont été mesurées à partir des filtres GF/F 47 mm, conservés depuis le retour du terrain à l'étuve à 60°C. Ces filtres avaient été préalablement calcinés durant 4 h à 450°C et pesés. Les pesées (balance Mettler Toledo XS 105, précision 0,01 mg) ont été faites après passage à l'étuve durant au moins 48 h. La détermination de la charge en particules (poids sec) a été faite par soustraction du poids des filtres avant et après filtration.

- **Carbone et azote organiques particulaires (COP et NOP)**

La détermination des teneurs en COP et NOP a été faite après filtration d'un volume d'eau variant en fonction de la turbidité du milieu (entre 20 et 500 ml), sur des filtres GF/F 25 mm préalablement calcinés durant 4 h à 450°C.

Au laboratoire, les filtres dédiés aux analyses de COP et NOP ont été décarbonatés sous vide d'air et vapeurs d'acide chlorhydrique fumant (HCl 1,2N). Les teneurs en COP et NOP ont été déterminées à l'aide d'un analyseur élémentaire CN Flash Elemental Analyser series 1112, ThermoFinnigan (Lorrain *et al.*, 2003). Les résultats sont présentés sous la forme de pourcentages de carbone et d'azote organiques particulaires dans les MES.

- **Isotopes stables du carbone et de l'azote**

L'eau du milieu a été filtrée sur des filtres GF/F de 47 mm préalablement calcinés 4 h à 450°C. Ils ont ensuite été stockés 48 h à l'étuve (50°C) puis au dessiccateur dans l'attente des analyses. Pour l'analyse, ils ont été placés dans des capsules en étain pour l'azote et en argent pour le carbone et décarbonatés selon Lorrain *et al.* (2003) avec du HCl 1,2N. Les capsules ont ensuite été analysées à l'aide d'un analyseur élémentaire (EA ; NC2500, CarboErba®) couplé à un IRMS (Isotope Ratio Mass Spectrometer, Isoprime, GV Instruments®) afin de déterminer les signatures isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. La dérive journalière de l'IRMS a été surveillée à l'aide de standards de travail (calibrés à partir de standards certifiés : glycine et caséine) et les données ont été corrigées en conséquence. La composition isotopique a été calibrée à partir des standards de travail (caséine, glycine) ainsi que par des matériaux de références (IAEA-N2).

Les rapports isotopiques ont été reportés selon la notation conventionnelle δ (‰) :

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{échantillon}} \text{ ou } \delta^{15}\text{N}_{\text{échantillon}} = (\text{R}_{\text{échantillon}} / \text{R}_{\text{référence}} - 1) * 1000$$

avec : $\text{R} = {}^{13}\text{C}/{}^{12}\text{C}$ ou $\text{R} = {}^{15}\text{N}/{}^{14}\text{N}$, où la référence pour le $\delta^{13}\text{C}$ est la Bélemnite (PDB) et le diazote N_2 atmosphérique pour le $\delta^{15}\text{N}$. Sur l'ensemble des analyses, l'incertitude en lien avec le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ était inférieure ou égale à 0,2‰.

Pigments chlorophylliens (a, b, c) : chlorophylles et phéopigments

Des filtres GF/F de 47 mm de diamètre ont été utilisés pour filtrer de 20 à 500 ml (suivant la charge en particules) d'eau du milieu. Après rinçage (eau du milieu filtrée sur 0,7 µm), les filtres ont été conservés dans de l'azote liquide jusqu'au retour au laboratoire, puis dans un congélateur à -80°C dans l'attente des analyses.

Au laboratoire, les filtres ont été décongelés au réfrigérateur (4°C), puis broyés dans 5 ml d'acétone à 90%. Afin de réaliser l'extraction des pigments, les tubes contenant les broyats ont été placés au réfrigérateur (4°C) durant 12 h. Les échantillons ont ensuite été centrifugés (3000 trs/min pendant 3 x 5 minutes). Le surnageant a été récupéré, puis analysé par spectrofluorimétrie (Neveux & Lantoine, 1993 - spectrofluorimètre Perkin Elmer® LS55).

- **Analyses lipidiques : acides gras (AG)**

L'eau du milieu a été filtrée sur des filtres GF/F de 47 mm préalablement calcinés 4 h à 450°C. Ils ont été placés dans de l'azote liquide, puis au congélateur (-80°C) dans l'attente des analyses.

Il s'agissait d'une adaptation (Desvilettes, 1994) de la méthode de Folch *et al.* (1957). L'extraction a été réalisée dans un mélange chloroforme / méthanol chauffé à 56°C durant 30 minutes. L'adjonction d'eau additionnée de 0,9% de NaCl à l'extrait a permis de séparer la phase lipidique du reste du matériel organique.

Saponification, séparation des AG et des stérols, et méthylation des AG

Afin d'analyser les compositions en AG de la MOP, il a été nécessaire de séparer au préalable les AG des stérols. Cette séparation a été faite par une hydrolyse alcaline (saponification) des lipides totaux. Les composés insaponifiables contiennent les stérols (ainsi que les hydrocarbures et les pigments) ; ils ont été récupérés par des lavages répétitifs à l'hexane suivis de centrifugation. En revanche, les AG sont présents au sein de la phase saponifiable sous forme de sels sodiques. Dès lors, ils ont dû subir une méthylation par de l'acide sulfurique méthanolique afin de pouvoir être analysés en chromatographie en phase gazeuse (CPG). Les esters méthyliques d'acides gras (EMAG) qui ont été obtenus, ont pu être par la suite injectés en CPG (Agilent 6850).

Séparation et identification des esters méthyliques d'AG (EMAG) par CPG

Les EMAG ont été séparés avec un chromatographe Agilent 6850 dans les conditions opératoires et appareillages suivants :

- Colonne capillaire : Supelco OMEGAWAX, L = 30 m, Ø = 0,32 mm, phase stationnaire polaire FFAB CB, épaisseur du film = 0,25 µm
- Injecteur : mode SPLIT (1:10)
- Détecteur à ionisation de flamme (DIF)
- Gaz vecteur : Hélium
- Conditions de température : injecteur = 300°C, détecteur = 260°C
- Programmation de température : 140°C à 3°C/min
- Intégration des pics par le chromatogramme Mosaic Chrompack.

L'identification des AG a été effectuée grâce à un mélange standard d'AG connus. Les AG ont été quantifiés à l'aide d'un étalon interne incorporé en quantité fixe dans l'échantillon avant la conversion en EMAG (afin d'estimer les pertes éventuelles ayant pu survenir pendant la saponification et/ou la méthylation). Celui-ci devait être absent des échantillons et se comporter de la même façon que les AG analysés. L'acide tridécanoïque (13:0) a été choisi comme étalon interne car il a répondu à l'ensemble des critères.

2.4 Analyses des données

2.4.1 Caractérisation des signatures élémentaires et isotopiques

2.4.1.1 Le modèle de mélange

Afin de quantifier la contribution relative de chaque source à la MOP, le modèle issu du package SIAR (Stable Isotope Analysis in R ; R 2.15.2) a été utilisé (Parnell *et al.*, 2010). Il est basé sur un système de quatre équations à n inconnues, n étant le nombre de sources de matière organique sédimentaire prises en compte. Ce système est basé sur des équations de bilan de masse établies à partir des rapports isotopiques et/ou élémentaires :

$$\begin{aligned} \delta^{13}\text{C}_{\text{mélange}} &= x_1 * \delta^{13}\text{C}_{\text{source1}} + x_2 * \delta^{13}\text{C}_{\text{source2}} + \dots + x_n * \delta^{13}\text{C}_{\text{source n}} \\ \delta^{15}\text{N}_{\text{mélange}} &= x_1 * \delta^{15}\text{N}_{\text{source1}} + x_2 * \delta^{15}\text{N}_{\text{source2}} + \dots + x_n * \delta^{15}\text{N}_{\text{source n}} \\ \text{C/N}_{\text{mélange}} &= x_1 * \text{C/N}_{\text{source1}} + x_2 * \text{C/N}_{\text{source2}} + \dots + x_n * \text{C/N}_{\text{source n}} \\ X_1 + X_2 + \dots + X_n &= 1 \end{aligned}$$

où x_1, x_2, \dots, x_n représentent les contributions relatives de chaque source à la matière organique sédimentaire. Elles sont estimées par le modèle $x_1 + x_2 + \dots + x_n = 1$.

2.4.1.2 Détermination des sources potentielles de matière organique

Les sources considérées sont celles décrites dans la littérature en lien avec l'estuaire de la Gironde (Veyssy *et al.*, 1999 ; Etcheber *et al.*, 2007 ; Savoye *et al.*, 2012), c'est-à-dire la matière organique terrestre réfractaire (composant le bouchon vaseux), la matière organique labile (issue du sol et de la litière terrestre), le phytoplancton continental, la matière organique d'origine anthropique, ainsi que deux taxons microphytobenthiques (diatomées et Euglenophyceae) (cf. Chapitre 1).

Bouchon vaseux

Afin de déterminer la signature isotopique et élémentaire de la MOP caractérisant le BV, seules les observations dont les teneurs en MES étaient supérieures à 500 mg.l^{-1} ont été prises en compte. Le bouchon vaseux caractérise une accumulation de particules de toutes sortes, inorganiques et organiques. On définit traditionnellement la MOP du bouchon vaseux principalement par le matériel terrestre réfractaire d'origine terrestre (Fontugne & Jouanneau, 1987 ; Veyssy *et al.*, 1999 ; Savoye *et al.*, 2012).

Phytoplancton et MOP terrestre

La MOP du BV « *sensu stricto* » impacte l'ensemble des particules de l'estuaire de la Gironde. Afin de déterminer les signatures du matériel autre qu'issu du BV, il a été nécessaire de corriger les données de cette influence. Pour les signatures du phytoplancton et de la MOP terrestre labile, les données correspondant à des rapports COP/MES $\geq 1,77\%$ et NOP/MES $\geq 0,22\%$ ont été considérées car potentiellement non impactées par le BV, ce dernier possédant des valeurs plus faibles en COP et NOP/MES. Ces valeurs considérées comme « non influencées par le BV » sont les valeurs les plus élevées susceptibles d'être observées au sein du BV car correspondant au matériel le plus labile. Afin de quantifier ce matériel, les concentrations en COP et NOP ont été calculées à partir des teneurs en COP et NOP mesurées et celles du BV :

$$[\text{COP}]_{\text{bv}} = \% \text{ COP}_{\text{bv}} * [\text{MES}] \text{ avec } \% \text{ COP} = 0,0147$$

$$[\text{NOP}]_{\text{bv}} = \% \text{ NOP}_{\text{bv}} * [\text{MES}] \text{ avec } \% \text{ NOP} = 0,002$$

$$\text{D'où : } [\text{COP}]_{\text{autre}} = [\text{COP}]_{\text{mesuré}} - [\text{COP}]_{\text{bv}} \text{ et } [\text{NOP}]_{\text{autre}} = [\text{NOP}]_{\text{mesuré}} - [\text{NOP}]_{\text{bv}}$$

Dans le cas où des teneurs en COP et NOP ont été obtenues, représentatives du BV, les rapports isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ont été recalculés afin de supprimer *in fine* l'effet BV.

$$\text{Ainsi : } \delta^{13}\text{C}_{\text{autre}} = \{ [\text{COP}]_{\text{mesuré}} * (\delta^{13}\text{C})_{\text{mesuré}} - [\text{COP}]_{\text{bv}} * \delta^{13}\text{C}_{\text{bv}} \} / [\text{COP}]_{\text{autre}}$$

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{autre}} = \{ [\text{NOP}]_{\text{mesuré}} * (\delta^{15}\text{N})_{\text{mesuré}} - [\text{NOP}]_{\text{bv}} * \delta^{15}\text{N}_{\text{bv}} \} / [\text{NOP}]_{\text{autre}}$$

Pour le phytoplancton, les signatures isotopiques et élémentaires ont été estimées grâce aux données pour lesquelles (1) la salinité était nulle, afin d'estimer le phytoplancton d'origine continentale sans influence du BV et (2) le rapport $[\text{COP}]_{\text{autre}} / \text{Chl } a \leq 150 \text{ g.g}^{-1}$, traduisant un matériel frais et donc labile tel que du phytoplancton. Savoye *et al.* (2003) ont montré que ces valeurs de COP / Chl *a* indiquent qu'au sein de la MOP considérée, il y a une dominance du phytoplancton. Ces valeurs de signature du phytoplancton d'eau douce sont en accord avec celles de Goñi *et al.* (2005).

Les signatures de la MOP labile d'origine terrestre ont été déterminées à partir des données associées à des débits supérieurs à $800 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$ (Savoye *et al.*, 2012) en faisant l'hypothèse qu'il s'agissait de matériel apporté par les crues. Les signatures ont également été associées à des rapports $[\text{COP}]_{\text{autre}} / \text{Chl } a > 200 \text{ g.g}^{-1}$ afin de différencier de l'influence du phytoplancton continental.

MOP anthropique

La MOP d'origine anthropique a été considérée étant donné la proximité d'une partie de notre zone d'échantillonnage avec la Communauté Urbaine de Bordeaux. L'échantillonnage de deux stations d'épuration a été réalisé (Lanoux, 2013) : « Clos de Hilde » en amont de Bordeaux, et « Louis Fargues » en aval de Bordeaux ; une signature unique a été caractérisée. La pondération des rapports isotopiques et élémentaires par les débits de COP (quantité de COP sortant durant 1 seconde des deux stations d'épuration) pour le $\delta^{13}\text{C}$ et par ceux de NOP pour le $\delta^{15}\text{N}$ et le C/N de chaque station a été faite afin d'obtenir une seule valeur de ces paramètres pour chacune des dates de prélèvement selon :

$$\delta^{13}\text{C} = x \delta^{13}\text{C}_{\text{LF}} + y \delta^{13}\text{C}_{\text{CH}}$$

$$x = \text{QCOP}_{\text{LF}} / \text{QCOP}_{\text{total}}$$

$$y = \text{QCOP}_{\text{CH}} / \text{QCOP}_{\text{total}}$$

$$\text{avec } \text{QCOP}_{\text{total}} = \text{QCOP}_{\text{LF}} + \text{QCOP}_{\text{CH}}$$

Les calculs sont identiques pour le $\delta^{15}\text{N}$ et le C/N. Les débits (Q) correspondent à une quantité de COP par unité de temps (g.s^{-1}) en sortie des deux stations d'épuration au sein de la Garonne estuarienne.

2.4.2 Indicateurs complémentaires : rapports COP/Chl *a* (g/g) et COP/NOP (mol/mol)

La chlorophylle *a* permet de décrire la biomasse des organismes photo-autotrophes. Le rapport entre COP et Chl *a* constitue un indicateur de la part relative des photo-autotrophes au sein du pool de COP. Les valeurs sont très variables d'un environnement à un autre. Une MOP présentant un rapport COP/Chl *a* < 200 g.g⁻¹ (valeur seuil dans la suite du manuscrit) est considérée comme dominée par la présence d'un matériel d'origine majoritairement autotrophe (en particulier phytoplancton) ; pour un rapport COP/Chl *a* > 200 g.g⁻¹, la MOP est dominée par du matériel détritique et/ou par les hétérotrophes (Cifuentes *et al.*, 1988). Dans la partie amont (Pk 30) de l'estuaire halin de la Gironde, les valeurs de ce rapport peuvent être supérieures à 10000 g.g⁻¹ (Savoye *et al.*, 2012).

Le rapport des concentrations COP/NOP permet de préciser différentes sources de MOP, car le pourcentage de COP et NOP n'est pas le même dans chaque type de MOP : le matériel terrigène a une valeur différente du matériel planctonique (respectivement, C/N ≥ 12 mol.mol⁻¹ et ≤ 10 mol.mol⁻¹). Dans cette étude, le rapport de Redfield (6,6 mol.mol⁻¹, Redfield *et al.*, 1963) étant celui correspondant au phytoplancton, a été utilisé afin de discriminer le matériel hétérotrophe (< 6,6 mol.mol⁻¹) du matériel autotrophe (> 6,6 mol.mol⁻¹).

2.5 Traitement numérique des données

L'objectif majeur de ce travail est d'utiliser l'ensemble des données recueillies pour déterminer les principaux patrons d'homogénéité/hétérogénéité de l'environnement pélagique au sein de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde : structurations spatiale et/ou temporelle inter- et intra-fleuves. Les analyses multivariées ont été réalisées à l'aide des logiciels R (version 2.15.2), STATISTICA ® (version 7.0) et PRIMER® (version 6.0.).

2.5.1 Structuration physico-chimique de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

2.5.1.1 Variabilité spatiale intra- et inter-fleuves

Dans un premier temps, les similitudes/différences entre les moyennes annuelles de chacun des paramètres environnementaux³ des deux fleuves (toutes masses d'eau confondues pour chaque fleuve) ont été recherchées par des ANOVA à 1 facteur et, le cas échéant, par une ANOVA non-paramétrique de type Kruskal-Wallis (choix réalisé après vérification de la normalité des données en relation avec les résultats du test d'homogénéité des variances de Levene).

Dans un deuxième temps, des analyses multivariées, à savoir une analyse en composantes principales (ACP) ainsi qu'une classification ascendante hiérarchique (CAH) basée sur la matrice de similarité calculée à partir de la distance euclidienne, ont été réalisées sur les données moyennes annuelles par station des différents paramètres environnementaux afin de : (1) observer la variabilité spatiale intra- et/ou inter-fleuves de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde et (2) distinguer les paramètres environnementaux responsables de ces variabilités. Le seuil de corrélation qui a été retenu entre les variables environnementales et les composantes de l'ACP est de 60%. Au préalable une analyse drafstman a été utilisée afin de placer en variables supplémentaires les variables corrélées (Clarke & Gorley, 2006).

2.5.1.2 Variabilité spatio-temporelle

Les analyses ont consisté à tester la variabilité intra- et inter-fleuves dans le temps, des différents paramètres environnementaux. Pour cela, des analyses de variances à un ou plusieurs facteurs (ANOVA) paramétriques ou non paramétriques (ANOVA de Kruskal-Wallis) ont été réalisées sur les moyennes mensuelles de chaque fleuve (choix fait après vérification de la normalité des données en relation avec les résultats du test d'homogénéité des variances de Levene). Des tests post-hoc HSD de Tukey (paramétriques) ou une comparaison multiple (Wilcoxon-Mann-Whitney ; non-paramétriques) ont été réalisés (STATISTICA ® v.7.0) afin de mettre en évidence le ou les mois pour lesquelles les fleuves et les stations ont été différents

³ Rappel : température, conductivité, chlorophylle a, b, c, phéopigments a, b, c, $\delta^{15}N$, $\delta^{13}C$, rapport C/N, rapport COP/Chl a et % NOP, COP, oxygène, débits, et signatures élémentaires et isotopiques de la MOP.

Par la suite, une ACP standardisée a été réalisée à partir des données environnementales sous la forme des moyennes mensuelles pour chacun des fleuves afin de déterminer : (1) si les deux fleuves évoluaient de façon concomitante, et (2) comment les paramètres environnementaux structuraient la partie fluviale de l'estuaire dans le temps. Le seuil de corrélation qui a été retenu entre les variables environnementales et les composantes de l'ACP est de 60%.

Une troisième ACP a également été réalisée uniquement sur les données moyennes mensuelles par fleuve des acides gras afin de déterminer la variabilité spatiale et temporelle des acides gras dans la partie fluviale de l'estuaire (NB : cette ACP a été réalisée à part car uniquement trois mois des analyses ont pu être exploités).

2.5.2 Variabilité spatio-temporelle des signatures isotopiques et élémentaires de la composition de la MOP

Une CAH a été réalisée à l'aide d'une matrice de similarité basée sur la distance euclidienne. Elle a été faite uniquement à partir des signatures isotopiques et élémentaires de la MOP afin de grouper les observations par similarité entre leurs signatures isotopiques et élémentaires. L'objectif majeur était de mettre en évidence des éventuelles zonations et/ou variations temporelles de la composition de la MO indiquant la présence de plusieurs sources de MO à la MOP. La CAH a été associée à un test SIMPROF pour vérifier la signification des groupes obtenus.

2.5.2.1 Forçages environnementaux sur la composition de la MOP

L'objectif dans cette partie a été, dans un premier temps, de déterminer via une nMDS et des tests SIMPROF si la composition de la MOP a varié dans le temps et/ou dans l'espace. Les analyses ont été réalisées sur les valeurs des différentes contributions de chacune des sources composant la MOP de chaque station.

Dans un second temps, une analyse canonique de redondance (ARD) a été réalisée sur la composition des sources de MOP [MOP terrestre réfractaire, microphytobenthos (diatomées), MOP terrestre labile et MOP anthropique] et les potentiels paramètres forçants⁴, afin de mettre en évidence les liens entre les forçages environnementaux et les contributions

⁴ MES, température, COP, NOP, débits, pluviométrie (données Météo France), chlorophylle *a*, phéophytine *a*.

relatives des différentes sources de la MOP. La validité (significativité de la représentation issue de l'ARD) a été testée à partir du test de permutation de Monte-Carlo.

3 Résultats

3.1 Contexte hydro-climatique

3.1.1 Débits

Les débits ont été significativement plus élevés (ANOVA à 1 facteur, $p < 0,001$) en Garonne qu'en Dordogne (moyennes annuelles respectives : $304 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ et $277 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$; Figure 3.4). Dans les deux cas, ils ont présenté en 2011 une évolution saisonnière classique : valeurs élevées en période hiverno-printanière (valeur moyenne maximale de $681 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en mars et de $412 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en janvier, respectivement pour la Garonne et la Dordogne), puis diminution jusqu'en fin de période estivale ($103 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ pour la Garonne en octobre et $117 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ pour la Dordogne en août). Les débits annuels moyens ont été inférieurs aux débits moyens de la dernière décennie en Garonne et similaires en Dordogne ($484 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ et $282 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ durant la dernière décennie, respectivement pour la Garonne et la Dordogne).

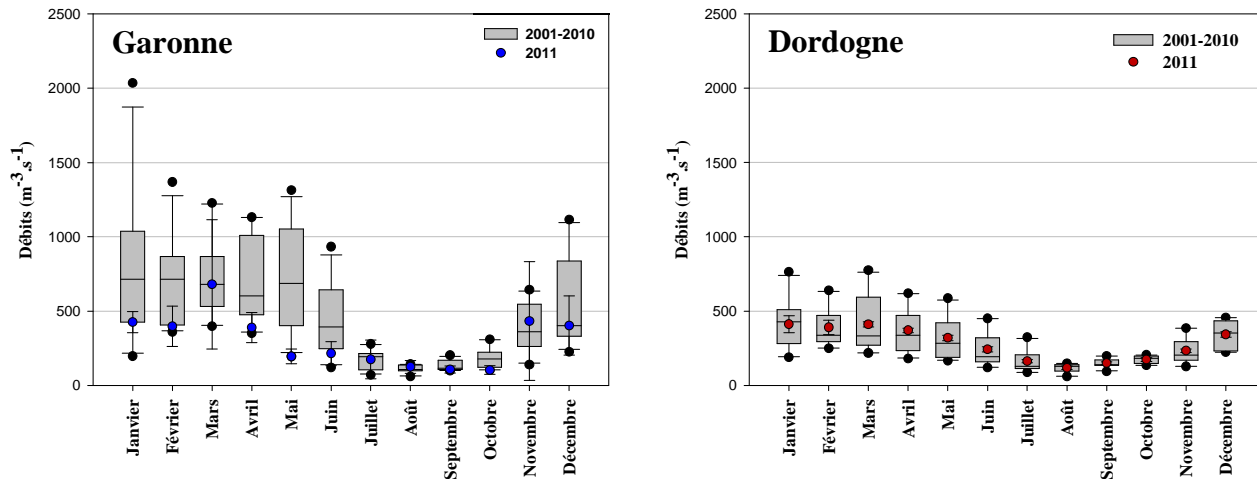


Figure 3.4 : Variation des débits mensuels moyens (\pm écart-type) en Garonne et en Dordogne estuariennes durant la dernière décennie (box plot gris) et durant l'année d'échantillonnage (2011).

3.1.2 Température de l'eau

La température de l'eau mesurée durant l'année 2011 était très proche dans la partie estuarienne des deux fleuves (ANOVA à 1 facteur « fleuve », $p = 0,45$). Un cycle saisonnier traditionnel a été observé avec des températures moyennes minimales en hiver de l'ordre de 5,9 °C et de 5,3 °C en janvier, respectivement pour la Garonne et la Dordogne (Figure 3.5). La période estivale (de juin à septembre) a regroupé l'ensemble des températures les plus hautes avec des températures moyennes mensuelles maximales de l'ordre de 23,5 °C en août et de 23,6 °C en juillet, respectivement en Garonne et en Dordogne estuariennes. Il a également été intéressant d'observer l'alternance des températures de l'eau durant l'année entre la Garonne et la Dordogne. En effet, les températures ont été plus élevées en Garonne en début d'année, alors qu'à partir du mois de mai, les températures ont été plus élevées en Dordogne. De plus, les températures mensuelles moyennes de l'air ont été inférieures aux températures moyennes mensuelles de l'eau entre mai et septembre et ce, en Garonne et Dordogne estuariennes.

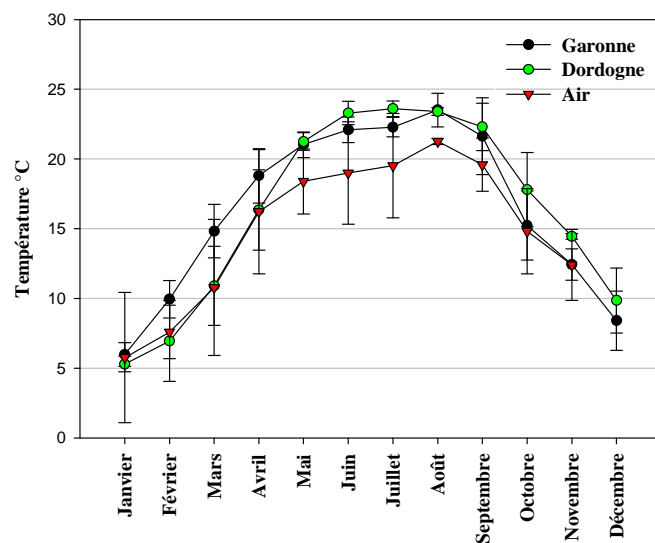


Figure 3.5 : Variations des températures mensuelles moyennes de l'eau (moyennes des températures relevées au sein de chaque fleuve \pm écart-type) en Garonne (cercles noirs) et en Dordogne (cercles verts) estuariennes et des températures mensuelles moyennes de l'air (relevées à la station Météo France de Mérignac) (triangles rouges) durant l'année 2011.

3.2 Structuration physico-chimique de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

3.2.1 Variabilité spatiale intra- et inter-fleuves

Les deux premières composantes de l'ACP expliquent 59% de l'inertie totale (Figure 3.6). La première composante explique 32% de l'inertie totale et la deuxième 27%.

La première composante de l'ACP (Figure 3.6) et la CAH (Figure 3.7) permettent de différencier les deux masses d'eau amont, G6 (Langoiran) dans la Garonne et D6 (Libourne) dans la Dordogne, des autres masses d'eau. Celles-ci sont caractérisées (> 60%) par des rapports COP/MES et COP/Chl *a* élevés et par des conductivités et des teneurs en Chl *a* et en MES plus faibles que les masses d'eau aval.

La seconde composante de l'ACP est également une composante spatiale permettant de distinguer les masses d'eau de la Garonne (sauf G6) et celles de la Dordogne (Figure 3.6 B). Cette observation est également visible sur la CAH (Figure 3.7) où il est possible de différencier un groupe composé des stations de la Garonne (G1, G2, G3, G4, G5) d'un autre groupe composé des stations de la Dordogne (D1, D2, D3, D4, D5). Les masses d'eau de la Garonne sont caractérisées (> 60%) par des températures, un $\delta^{15}\text{N}$, un rapport C/N et des teneurs en phéopigments plus faibles que les masses d'eau de la Dordogne, qui sont elles-mêmes caractérisées par des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ plus faibles.

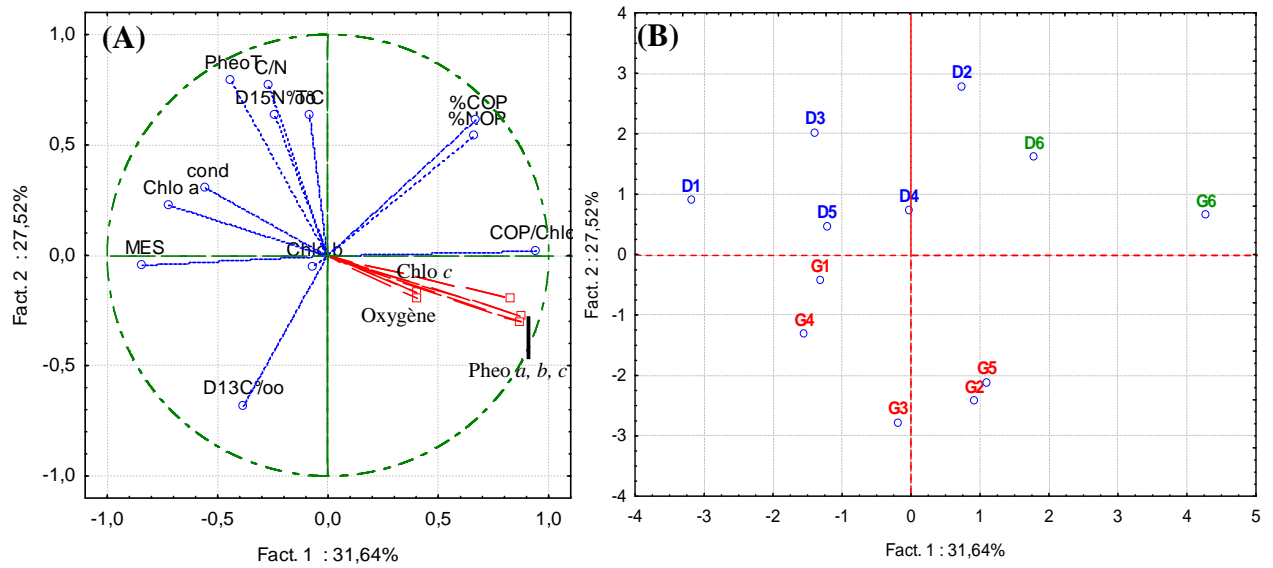


Figure 3.6 : Analyse en composantes principales normée (ACP) des stations de l'estuaire fluvial à partir des différents paramètres environnementaux. (A) Représentation des variables i) actives (en bleu) : T°C (température), cond (conductivité), Chlo a et Chlo b (teneurs en chlorophylles a et b), PheoT (teneur en phéopigments totaux), D15N‰ ($\delta^{15}\text{N}$), D13C‰ ($\delta^{13}\text{C}$), C/N, COP/Chlo a et %NOP et %COP (pourcentages de carbone et d'azote au sein des MES) ; ii) supplémentaires (en rouge) : oxygène, Chlo c (teneur en chlorophylle c), Pheo a, b, c (teneurs en phéophytines a, b et c). (B) Représentation des observations : masses d'eau de la Garonne (G) et de la Dordogne (D) estuariennes ; les couleurs représentent les trois groupes identifiés par la CAH (Figure 3.7).

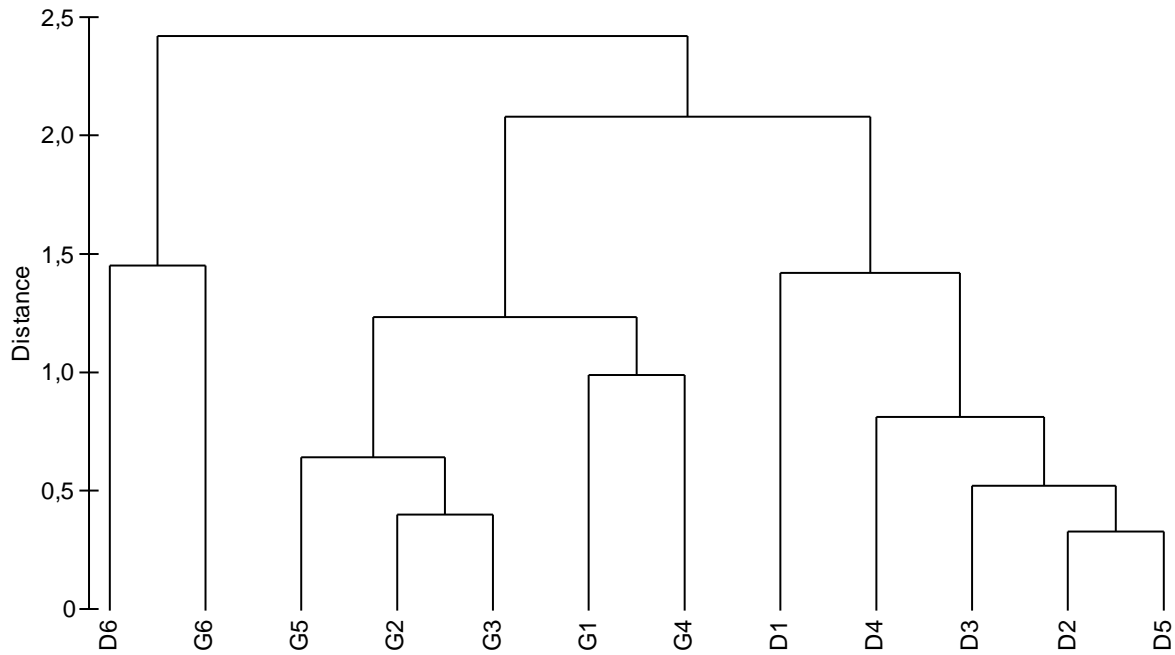


Figure 3.7 : Analyse de groupement (CAH) des 12 stations de la Garonne et de la Dordogne estuariennes basée sur les coordonnées des différentes observations. La matrice de similarité a été calculée avec la distance euclidienne.

3.2.2 Variabilité spatio-temporelle à partir des paramètres environnementaux

Une ACP normée permet d'observer si les deux fleuves estuariens évoluent de façon concomitante dans le temps et d'identifier quels sont les paramètres structurant ces variations (Figure 3.8). En plus des variables supplémentaires identifiées grâce à l'analyse drafstman (chlorophylles *a* et *c* et phéophytines *a*, *b* et *c*), la température a été mise aussi en variable supplémentaire afin de ne pas forcer la variabilité temporelle.

La variance expliquée par les 2 premières composantes de l'ACP normée est de 61%. La CP1 représente 33% de la variance du nuage de points et est corrélée (seuil de corrélation = 60%) positivement avec le rapport COP/MES et les débits et négativement avec les MES et les phéopigments. La CP2 synthétise 28 % de la variance, et est négativement corrélée avec la conductivité et le rapport C/N.

La projection des observations (Figure 3.8 B) permet, grâce à la première composante, de discriminer une variabilité temporelle : la période hiver – printemps (février, mars, avril, mai, et à l'exception du mois de novembre) est positivement représentée sur la CP1 et est caractérisée par des débits et un rapport COP/MES élevés ainsi que par des teneurs en MES et

en phéopigments faibles. A l'inverse, une période été – automne (juin, juillet, août, octobre et novembre) est caractérisée par des teneurs en phéopigments et en MES élevées. Cette variabilité saisonnière est correctement représentée par l'ACP (corrélation forte de la température à l'axe 1).

La deuxième composante de l'ACP permet dans une moindre mesure de discriminer une variabilité spatiale. En effet, les masses d'eau de la Garonne sont différentes de celles de la Dordogne, notamment pour les mois de mai, juillet, septembre, octobre et novembre. Les masses d'eau de la Dordogne estuarienne sont caractérisées durant cette période par des teneurs en chlorophylle *b*, une conductivité, un $\delta^{15}\text{N}$ et un rapport C/N plus élevés que les stations de la Garonne estuarienne (Figure 3.8).

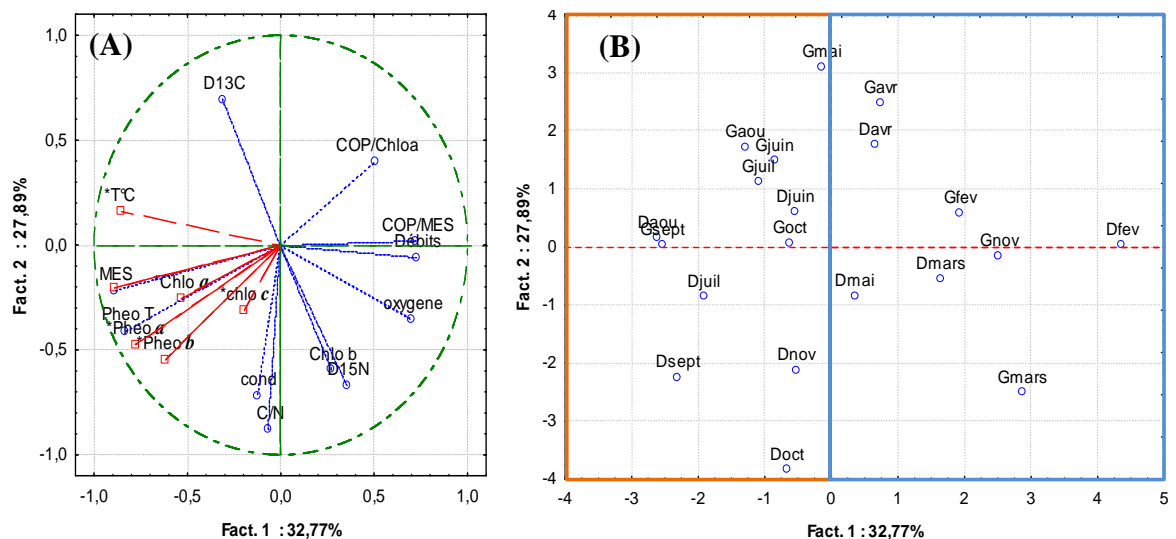


Figure 3.8 : ACP normée réalisée par fleuve et par mois sur la moyenne des différentes masses d'eau de février à novembre 2011 en Garonne (G) et Dordogne (D) estuariennes, à partir des paramètres environnementaux : projection des variables (A) et projection des observations sous la forme fleuve x mois (B). En A : variables actives (en bleu) : chlorophylle *b* (Chlo *b*), phéopigments totaux (PheoT), C/N, COP/Chl *a*, COP/MES, oxygène, conductivité (cond), débits, $\delta^{15}\text{N}$ (D15N), $\delta^{13}\text{C}$ (D13C) ; variables supplémentaires (en rouge) : température (T°C), chlorophylles *a* et *c* (Chlo *a*, chlo *c*), phéopigments *a*, *b* et *c* (Pheo *a*, Pheo *b*, Pheo *c*), MES. En B : encadré en bleu = période hiver - printemps ; encadré en orange = période été - automne.

3.3 Paramètres descripteurs de la matière particulaire en suspension

3.3.1 Concentrations en MES

Les concentrations en MES ont été variables durant l'année 2011 (ANOVA 1 facteur « mois » ; $p < 0,05$), avec des valeurs mensuelles moyennes comprises entre $0,28 \text{ g.l}^{-1}$ (février) et $4,55 \text{ g.l}^{-1}$ (septembre) pour la Garonne et entre $0,3 \text{ g.l}^{-1}$ (février) et $3,62 \text{ g.l}^{-1}$ (août) pour la Dordogne (Figure 3.9). Les teneurs moyennes annuelles en MES étaient proches dans les deux fleuves durant l'année 2011 (ANOVA 1 facteur « fleuve » ; $p = 0,215$).

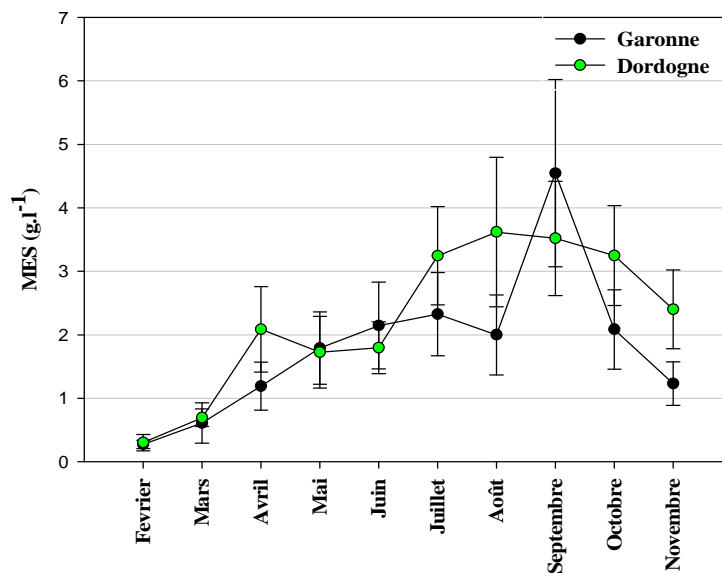


Figure 3.9 : Variation des concentrations moyennes (\pm ET) des matières en suspension par mois et par fleuve, en Garonne (cercles noirs) et en Dordogne (cercles verts) estuariennes durant l'année 2011.

Les concentrations en MES ont augmenté en période estivale, présentant une évolution très graduelle dans la Dordogne et une évolution marquée par un pic important durant le mois de septembre dans la Garonne (Figure 3.9). Cette augmentation notable des MES dans la Dordogne à partir de juin n'était pas significativement différente des concentrations en MES dans la Garonne pour les mêmes mois (ANOVA à deux facteurs « fleuves * mois » ; $p = 0,275$ et test post-hoc HSD de Tukey). Cette évolution observée à partir des données issues de l'échantillonnage aux différents sites en Garonne a été également retrouvée à partir des enregistrements haute fréquence des systèmes MAGEST (Figure 3.10). Néanmoins, il a

également été retrouvé un pic de turbidité en octobre qui n'a pas été visible au niveau de la concentration en MES.

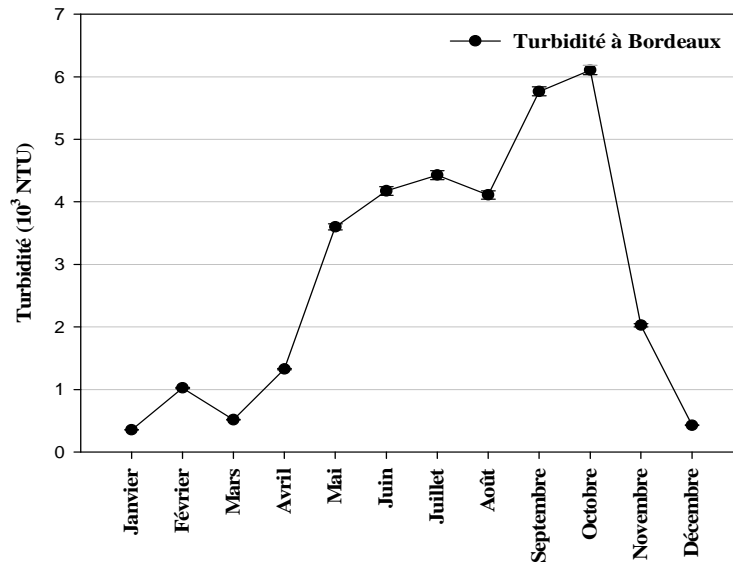


Figure 3.10 : Evolution de la turbidité à Bordeaux (Garonne) durant l'année 2011 (données du Réseau MAGEST).

3.3.2 Rapports isotopiques et élémentaires de la MOP en suspension

Les rapports isotopiques et élémentaires en carbone et en azote ont évolué de façon semblable en Garonne et Dordogne estuariennes : le $\delta^{13}\text{C}$ a varié entre -28,2 et -24,4‰ (valeur moyenne annuelle : $-25,7 \pm 0,6\text{‰}$) et le $\delta^{15}\text{N}$ entre 0,8 et 8,2‰ (valeur moyenne annuelle : $4,6 \pm 1,5\text{‰}$). Le rapport élémentaire (C/N) a varié entre 6,6 et 12,5 mol/mol avec une valeur moyenne annuelle de $9,1 \pm 1,1$ mol/mol.

Principalement, les $\delta^{13}\text{C}$ faibles (de l'ordre de -25,5‰) ont été associés à des $\delta^{15}\text{N}$ très variables (de 1 à 6‰) (Figure 3.12.A) et à des C/N moyens variant de 7,5 à 10 mol/mol (Figure 3.12.B). Les C/N les plus faibles (≤ 8 mol/mol) ont été associés à des $\delta^{13}\text{C}$ élevés ($> -25,5\text{‰}$) et inversement (Figure 3.12.B). En outre, les $\delta^{15}\text{N}$ les plus faibles ($< 4\text{‰}$) ont été associés aux C/N les plus faibles (< 8 mol/mol).

La variabilité spatio-temporelle des signatures isotopiques et élémentaires de la MOP en Garonne et en Dordogne estuariennes a été caractérisée grâce à une classification

ascendante hiérarchique (CAH). Un test SIMPROF a permis de différencier trois groupes (Figure 3.11) :

- un groupe décrit majoritairement des observations issues de la Dordogne (14 observations sur 20) se démarquant principalement par des $\delta^{13}\text{C}$ faibles ($> -26,5\text{‰}$) et des C/N moyens (entre 8,5 et 11 mol/mol) (Figure 3.12.B) ;

- un deuxième groupe plus homogène regroupant des observations de la Dordogne et de la Garonne, mais avec néanmoins une variabilité spatiale nette des C/N et $\delta^{15}\text{N}$ (Figure 3.12.C), les $\delta^{15}\text{N}$ les plus faibles ($< 4 \text{‰}$) étant associés aux C/N les plus faibles ($< 8,5\text{mol/mol}$) ;

- un troisième groupe constitué uniquement de trois observations, caractérisé par les valeurs de C/N les plus élevées ($> 11\text{mol/mol}$) (Figures 3.12.B et C).

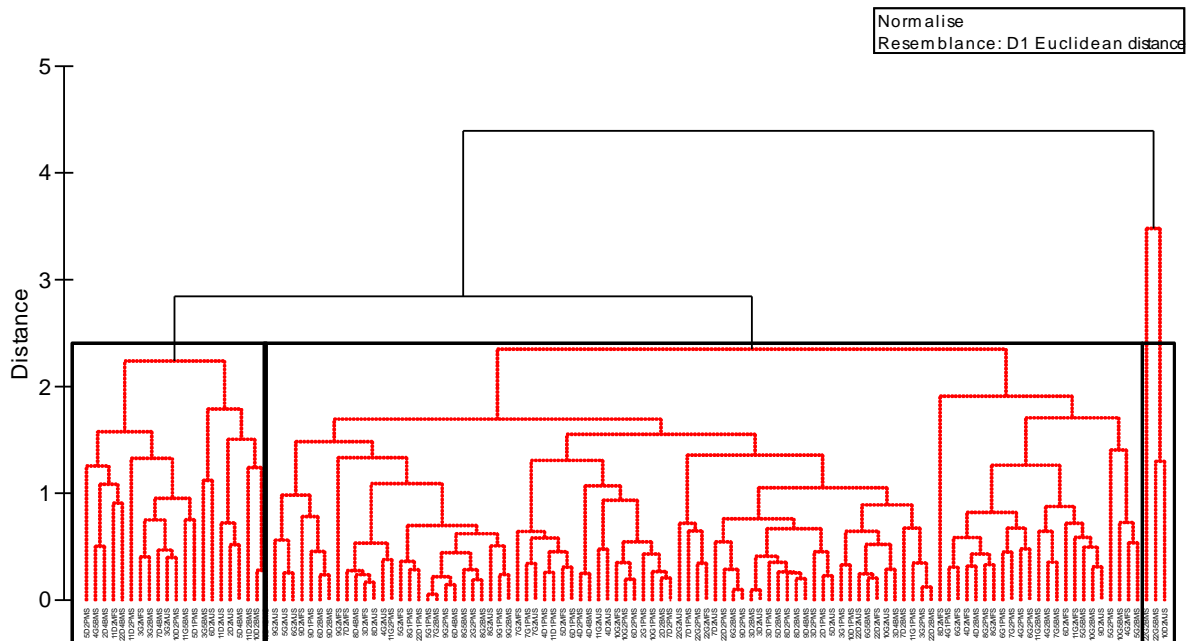


Figure 3.11 : Classification ascendante hiérarchique et test Simprof (rectangles noirs ; $p < 0,05$) réalisés à partir des signatures isotopiques et élémentaires de la MOP en Garonne et Dordogne estuariennes.

La mise en relation des signatures élémentaires et isotopiques de l'ensemble des échantillons a permis de mettre en avant la contribution de plusieurs sources de matière organique à la MOP dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde (Figure 3.12).

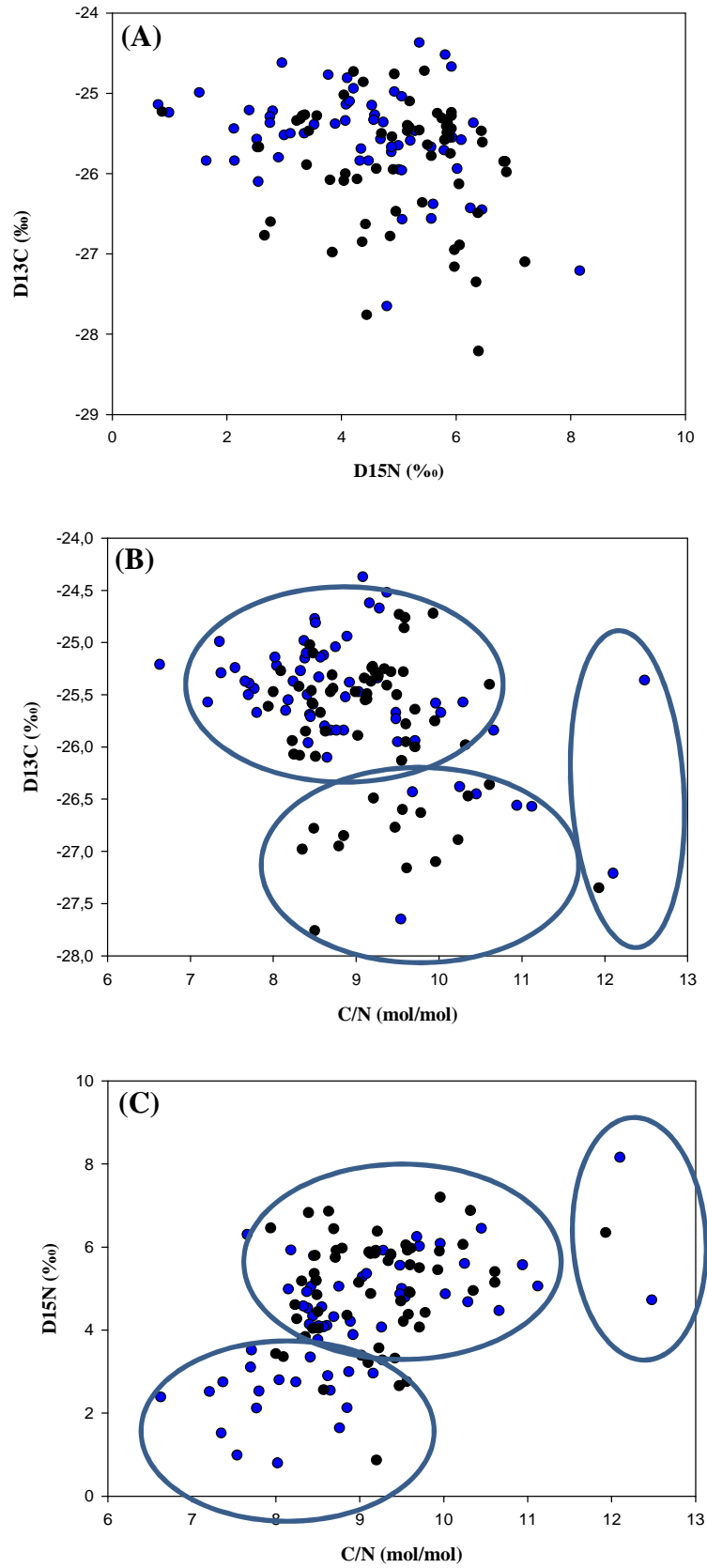


Figure 3.12 : Mise en relation des signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) et élémentaires (C/N) de la MOP en Garonne (bleu) et Dordogne (noir) estuariennes : (A) $\delta^{13}\text{C}$ (‰) en fonction de $\delta^{15}\text{N}$ (‰) ; (B)

$\delta^{13}\text{C}$ (‰) en fonction du C/N (mol/mol) ; (C) $\delta^{15}\text{N}$ (‰) en fonction du C/N (mol/mol). Les cercles noirs représentent les groupes identifiés par la CAH (Figure 3.11).

3.3.3 Azote et carbone organiques particulaires et rapport C/N

Le pourcentage annuel moyen en carbone et en azote organiques particulaires était du même ordre de grandeur, et a varié de la même façon dans les deux estuaires fluviaux durant l'année 2011 (test U-Mann-Withney ; $p = 0,967$ pour le COP et $p = 0,799$ pour le NOP) (Figures 3.13.A et B). Les rapports C/N ont été « constants » au cours du temps, fluctuant principalement entre 8 et 10 mol.mol⁻¹ sur l'ensemble de l'année avec néanmoins un pic important en mars pour la Garonne (10,2 ± 0,7 mol.mol⁻¹) et en octobre pour la Dordogne (11,3 ± 2,3 mol.mol⁻¹) (Figure 3.13.C). Les fortes valeurs en COP et NOP ont été observées plutôt en début d'année dans la Dordogne et en fin d'année dans la Garonne. Outre ces périodes (entre les mois de mai à septembre), les valeurs moyennes en COP ont été similaires dans les deux fleuves et comprises entre 1,4 et 1,6% (Figure 3.13.A). Pour la même période, les valeurs de NOP ont été, elles aussi, similaires dans les deux fleuves et comprises entre 0,16 et 0,2 % (Figure 3.13.B). A l'exception des mois de mars et d'avril, l'ensemble des rapports COP/NOP ont été supérieurs dans la Dordogne, avec une légère augmentation à partir du mois de juin (Figure 3.13.C). Sur l'ensemble de l'année, le rapport C/N a été supérieur au rapport de Redfield (6,6 mol.mol⁻¹) dans les deux fleuves.

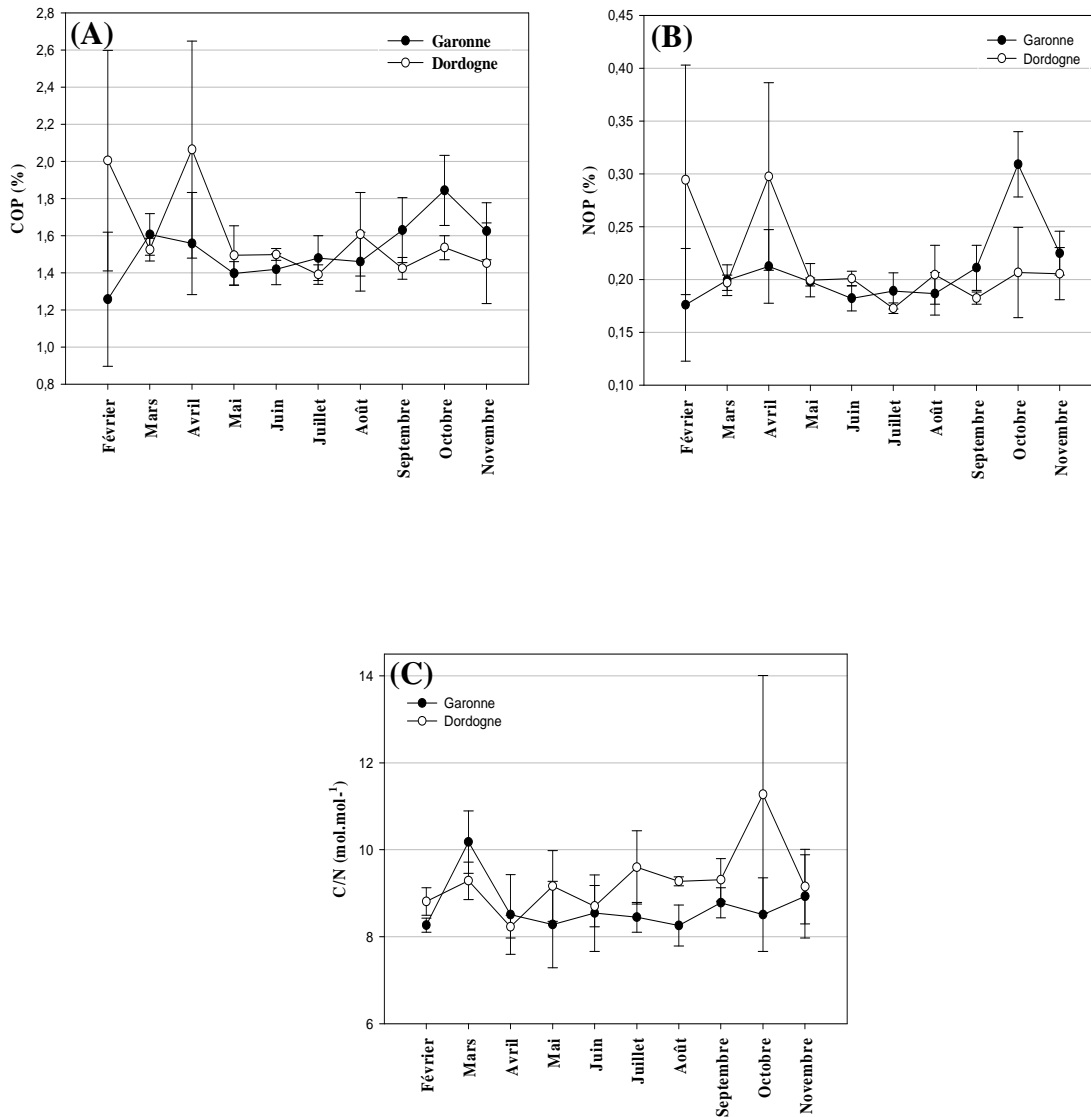


Figure 3.13 : Evolution du pourcentage mensuel moyen (\pm ET) en carbone (A) et en azote (B) organiques particuliers contenus dans les MES, et du rapport C/N moyen (\pm ET) (C) dans la Garonne (noir) et la Dordogne (blanc) estuariennes durant l'année 2011.

3.3.4 Pigments chlorophylliens

Aucune variabilité inter-fleuves n'a été relevée pour la chl *a* en 2011 (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$). Les valeurs moyennes mensuelles de chl *a* étaient comprises entre 1,87 (novembre) et 5,01 $\mu\text{g.l}^{-1}$ (mars) dans la Garonne estuarienne et entre 1,77 (février) et 5,94 $\mu\text{g.l}^{-1}$ (juillet) dans la Dordogne estuarienne (Figure 3.14). Aucune variabilité saisonnière n'a été observée pour la chl *a* dans la Garonne (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$). En revanche, une variabilité

saisonnière a été observée dans la Dordogne (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$), mais la comparaison multiple n'a pas permis d'identifier une saison et/ou un mois en particulier).

Les deux fleuves ont présenté des concentrations faibles en phéophytine *a* de février à juin. Les concentrations ont fortement augmenté à partir de mai, pour devenir significativement plus élevées dans la Dordogne à partir de juin (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) (Figure 3.14). Les teneurs en phéophytine *a* ont été comprises entre 4,6 (février) et 17,7 $\mu\text{g.l}^{-1}$ (juillet) dans la Garonne estuarienne et entre 3,31 (février) et 25,2 $\mu\text{g.l}^{-1}$ (septembre) dans la Dordogne estuarienne.

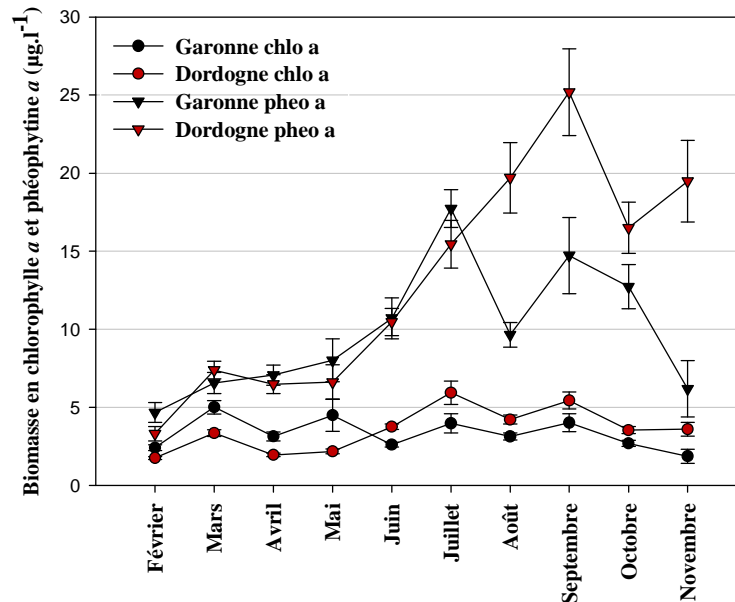


Figure 3.14 : Evolution de la biomasse moyenne (\pm ET) en chl *a* (cercles) et de la phéophytine *a* (triangles) dans la Garonne (noir) et la Dordogne (rouge) estuariennes durant l'année 2011.

Il est intéressant de noter que les teneurs en chlorophylle *a* ont toujours été inférieures à celles de la phéophytine *a*, notamment à partir de la période estivale où les ratios étaient bien plus marqués qu'en hiver. Le rapport moyen phéophytine *a* / chlorophylle *a* de février à juin était de $1,7 \pm 0,6$ (Garonne) et $2,0 \pm 0,2$ (Dordogne), passant à $2,8 \pm 0,2$ (Garonne) et $4,0 \pm 1,0$ (Dordogne) de juillet à novembre.

Le rapport COP/Chl *a* (Figure 3.15) était supérieur à 200 sur l'ensemble de l'année échantillonnée. Une augmentation graduelle s'est produite de mars à octobre (Figure 3.15),

accentuée notamment par un pic très élevée en avril dans la Dordogne et en juillet et octobre dans la Garonne.

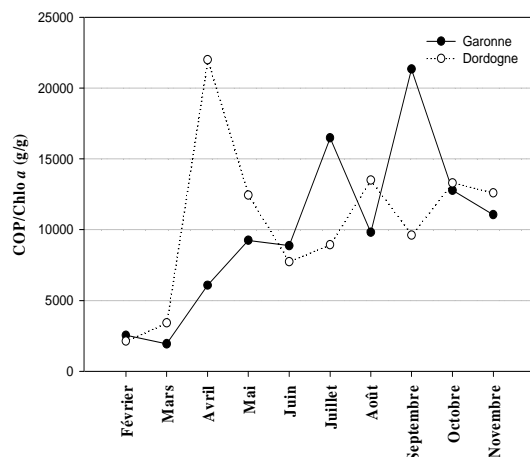


Figure 3.15 : Evolution du rapport COP/Chl *a* au sein de la Garonne (noir) et de la Dordogne (blanc) estuariennes durant l'année 2011.

3.3.5 Acides gras

Le pourcentage en matière organique étant très faible au sein de la MOP en suspension, et malgré les quantités d'eau filtrée sur le terrain, seulement trois mois ont pu être exploités (avril, mai, juin 2011).

3.3.5.1 Composition des acides gras de la MOP

Les acides gras poly-insaturés (**AGPI** : essentiels pour la physiologie membranaire des organismes, notamment $\omega 3$ et $\omega 6$) ont augmenté au cours des trois mois : ils ont représenté $17 \pm 9\%$ (avril), $32 \pm 15\%$ (mai) et $54 \pm 10\%$ (juin) des acides gras totaux dans la Garonne et $25 \pm 3\%$ (avril), $39 \pm 7\%$ (mai) et 42% (juin ; uniquement D1 pour ce mois) dans la Dordogne. Les AGPI étaient principalement constitués des $18:2(n-6)$, $18:3(n-3)$, $20:3(n-3)$, $20:5(n-3)$ et $22:2(n-6)$. L'analyse a permis également de mettre en évidence la très faible contribution des AGPI à 16 atomes de carbone (marqueurs des diatomées) à la MOP.

Les acides gras saturés (**AGS** : marqueurs d'un matériel réfractaire) représentaient $52 \pm 2\%$ (avril), $57 \pm 5\%$ (mai) et $37 \pm 9\%$ (juin) des acides gras totaux dans la Garonne et $50 \pm 5\%$ (avril), $48 \pm 7\%$ (mai) et 4% (en juin, uniquement D1) dans la Dordogne.

Les acides gras mono-insaturés (AGMI : principalement bactéries caractérisées avec le rapport 18:1(n-7) et 18:1(n-9)) étaient minoritaires dans la partie fluviale. Les principaux AGMI représentés étaient les 18:1(n-9), 20:1(n-9) et 16:1(n-7).

Parmi les marqueurs spécifiques, les iso et ante iso C15:0, C17:0 et C16:0 (AGR : acides gras ramifiés marqueurs du compartiment bactérien) ont été trouvés en quantité relativement « faible » (entre $17 \pm 8\%$ en avril et $1 \pm 0,2\%$ en juin).

3.3.5.2 Variabilité spatio-temporelle des acides gras

Une ACP a été faite à partir des compositions en acides gras des lipides totaux extraits des différentes observations sous la forme fleuves x mois (Figure 3.16). Les deux premières composantes permettent d'expliquer 65% de la variabilité totale, principalement représentée par la variabilité temporelle dans la composition des acides gras. La première composante, représentant 44 % de la variabilité, permet de distinguer le mois de juin (AGPI de la série (n-6)) du mois de mai (AGPI de la série (n-3)). La deuxième composante explique 22 % de la variabilité, et permet de distinguer le mois d'avril des deux autres mois. Le mois d'avril est caractérisé par une faible proportion en AGPI et par une proportion élevée en AGR. L'ACP permet également d'observer que la variabilité spatiale dans la composition en acides gras est très faible par rapport à la variabilité temporelle.

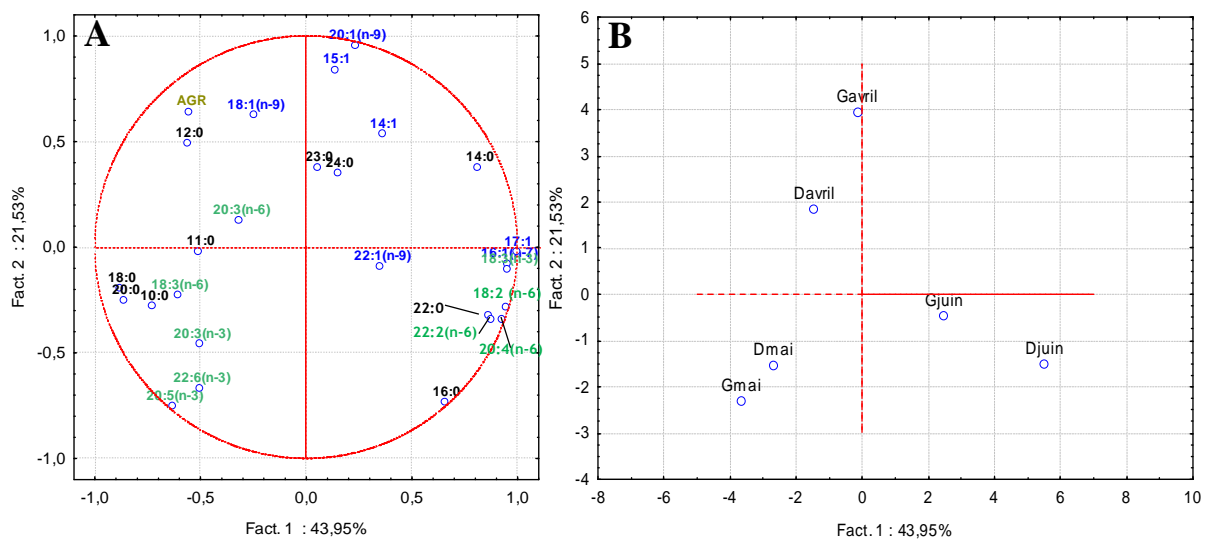


Figure 3.16 : Analyse en composantes principales réalisée à partir des compositions en acides gras retrouvés dans la MOP (pourcentages du poids des acides gras totaux) des lipides totaux extraits des différents échantillons. G = Garonne ; D = Dordogne ; AGR = acides gras ramifiés. Acides gras mono-

insaturés (bleu), acides gras poly-insaturés (verts), acides gras saturés (noirs), acides gras ramifiés (marron). A : représentation des variables à savoir les signatures des différents acides gras et, B : représentation des observations sous la forme « fleuves * mois » à partir des signatures lipidiques.

4 Discussion

4.1 Structuration de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde à partir des paramètres environnementaux

Au sein d'une zone de transition telle que les estuaires, certains paramètres sont moteurs (tels que débits, température,...) dans les modifications, dans l'évolution de certains paramètres biotiques et/ou abiotiques (Teneurs en chlorophylles, MES, ...). Dans cette partie de l'estuaire soumise à l'influence de la marée dynamique, notre étude a permis de mettre en avant tout d'abord une hétérogénéité spatiale dominée davantage par une variabilité inter-fleuves que par une variabilité intra fleuve (Figure 3.6).

L'ACP (Figure 3.6) a permis de mettre en avant certains paramètres descripteurs (température, $\delta^{15}\text{N}$, rapport C/N, teneur en phéopigments) comme responsables de l'hétérogénéité entre les deux estuaires fluviaux de la Gironde. De façon significative, les teneurs plus faibles en phéopigments au sein de la Garonne ont été responsables de l'hétérogénéité entre les deux estuaires fluviaux. Comme décrit précédemment, les débits ont un rôle majeur dans la structuration et la variabilité d'un environnement, pour le temps de résidence des particules et, surtout, par la quantité d'apport transportée dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. La quantité d'apport a donc potentiellement été plus importante dans la Garonne et pourtant les teneurs en phéopigments ont été significativement plus faibles dans la Garonne estuarienne. Plusieurs explications peuvent être à l'origine de cela. La première est que des débits plus importants ne signifient pas forcément des apports plus grands si les eaux provenant de la Garonne sont moins riches. Une seconde hypothèse serait que, étant donné que les débits de la Dordogne sont plus faibles, la sédimentation y est plus importante, engendrant un piégeage, des lieux de stockage à moyen et long termes des débris végétaux plus importants dans la Dordogne estuarienne (Fuentes *et al.*, 2012). En période de

crue, le matériel piégé est remis en suspension avec une dégradation plus ou moins marquée selon son temps de résidence dans le sédiment. Ce matériel piégé, puis libéré, s'ajoute à la MOP en suspension (Fuentes *et al.*, 2012). L'état de dégradation et la quantité des débris végétaux dépendent du temps de résidence de ceux-ci au sein du sédiment car la cinétique de dégradation des végétaux n'est pas la même dans le sédiment que dans la colonne d'eau (Figure 3.17). La disponibilité en oxygène est essentielle dans la cinétique de dégradation de la matière organique ; c'est pourquoi la cinétique est réduite au sein du sédiment et notamment dans la crème de vase qui est anoxique. De la même façon, Etcheber *et al.* (2007, 2011) ont mis en évidence les problèmes d'oxygénation au sein de la Garonne estuarienne ; ce phénomène a pu inhiber partiellement la dégradation de la matière organique dans cette partie de l'estuaire.

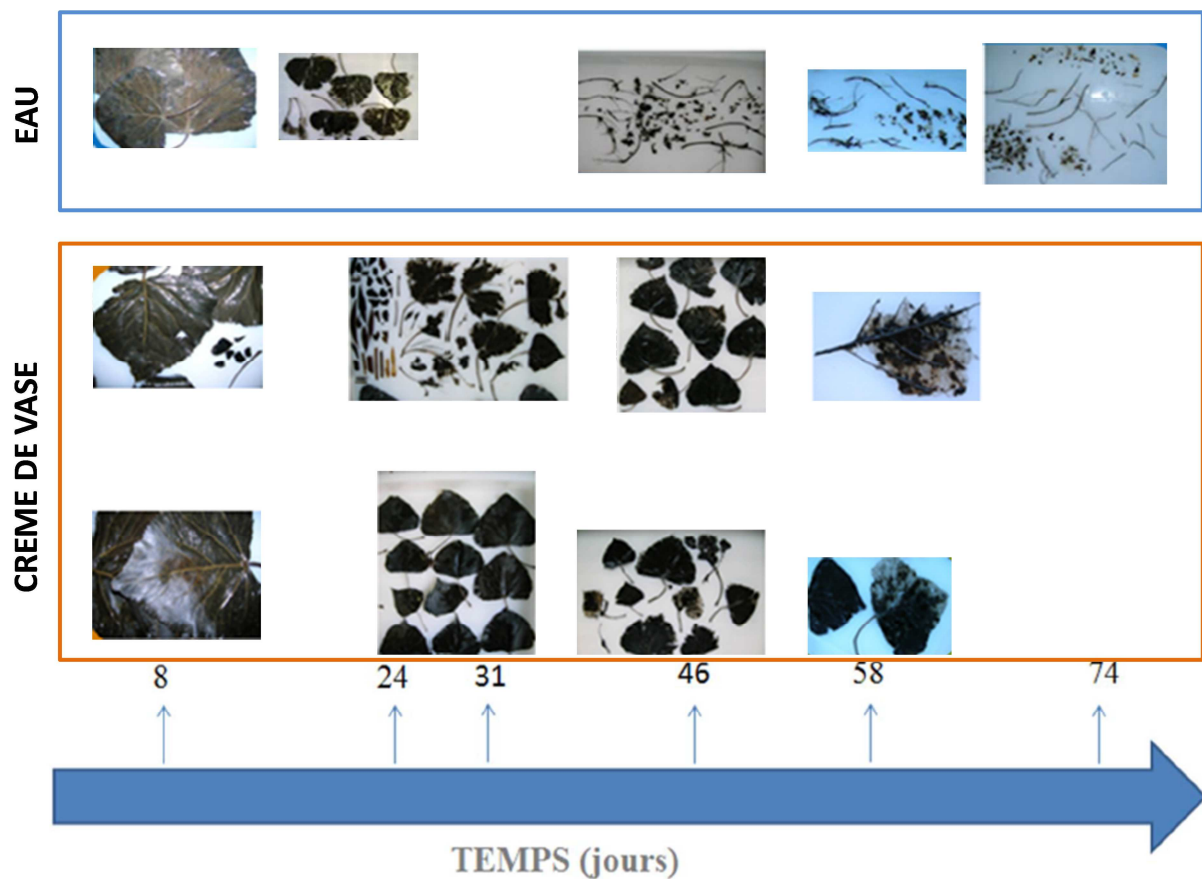


Figure 3.17 : Différences de cinétique de dégradabilité des débris de végétaux dans le sédiment et dans la colonne d'eau (repris de Fuentes *et al.*, 2012). Crédits photos : Ana Fuentes.

Fuentes *et al.* (2012) ont également mis en avant un critère qualitatif lors de leurs expérimentations qui pourrait expliquer cette hétérogénéité entre les deux estuaires fluviaux induite par les teneurs plus élevées en phéopigments, $\delta^{15}\text{N}$ et C/N en Dordogne estuarienne. Les ripisylves de la Garonne et de la Dordogne estuariennes sont différentes, impliquant donc des débris végétaux de nature différente. La cinétique de dégradation n'est pas la même selon les espèces considérées (caractère réfractaire/labile). Par exemple, Fuentes *et al.* (2012) ont mis en évidence parmi d'autres, l'espèce *Acer negundo* comme étant propre à la ripisylve d'une partie de la Dordogne. Or, cette espèce est connue pour accélérer la minéralisation de la litière du fait de son caractère très labile favorisant la décomposition de ses feuilles (« priming effect » ; Medrzycki, 2006) et donc la formation de phéopigments. Il aurait été intéressant de suivre plus précisément les communautés bactériennes dans la Garonne et la Dordogne estuariennes, car la biomasse des bactéries hétérotrophes intervient de façon significative dans le processus de dégradation de la matière organique (Goosen *et al.*, 1999).

Du fait de leur position à l'interface continent-océan, les paramètres physico-chimiques des estuaires évoluent selon différentes échelles de temps. Les débits sont en partie responsables des variations des paramètres physico-chimiques et ce, sur une échelle de temps plus courte (tidale, saisonnière) (Knox, 1986). Ce paramètre a permis de différencier la période hiver-printemps du reste de l'année (Figure 3.8). Comme décrit précédemment, les débits sont significativement plus élevés en Garonne estuarienne durant la majeure partie de l'année. Les apports provenant du bassin versant sont nettement plus élevés pour la Garonne estuarienne. Veyssy (1998) a estimé à 2 120 000 t/an les apports solides de la Garonne et à 146 000 t/an ceux de la Dordogne. Castaing (1981) a établi de très bonnes corrélations entre les débits liquides et solides dans les deux fleuves ; il n'est donc pas illogique de retrouver cette hétérogénéité entre les deux estuaires fluviaux.

Dans cette étude, la stratégie d'échantillonnage a permis d'observer une variabilité saisonnière commune à la Garonne et à la Dordogne estuariennes (Figure 3.8). Cette variabilité est classiquement observée dans les estuaires : une période hiver-printemps caractérisée par des débits élevés (période des crues). A l'inverse de la période été-automne, les teneurs en MES sont faibles pendant les crues, car les débits élevés repoussent le bouchon vaseux en dehors de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde (Allen, 1972 ; Sottolichio, 1999). Le rapport COP/MES caractérise la période hiver-printemps, alors que les phéopigments caractérisent la période été-automne. Les crues engendrent un lessivage

important des sols du bassin versant de l'estuaire de la Gironde : le rapport COP/MES est donc plus fort durant cette période car il y a davantage de matériel frais provenant de l'amont au sein de la partie fluviale de l'estuaire. De la même façon, les stations les plus en amont dans les deux estuaires fluviaux se distinguent des autres stations à partir de ces mêmes paramètres (Figure 3.6), alors qu'une homogénéité intra-fleuve est notable en Garonne et en Dordogne estuariennes à partir des paramètres environnementaux. Il n'est pas étonnant non plus de retrouver cette homogénéité intra-fleuve ; en effet, les différents pigments chlorophylliens et phéopigments ont été corrélés entre eux. Ils sont pourtant, comme dans beaucoup d'études, facteurs d'hétérogénéité d'un environnement à un autre. La production primaire autochtone étant quasi inexistante dans l'estuaire de la Gironde, la diversité ainsi que la quantité du phytoplancton sont dépendantes des apports amont. C'est cette absence de diversité et de quantité qui engendre la co-corrélation entre les chlorophylles et les phéopigments.

4.2 La MOP de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

L'origine des particules en suspension dans un estuaire est variée. Elle peut être allochtone (marine, continentale), autochtone, issue d'une remise en suspension. Leurs contributions ainsi que leurs qualités dépendent de leur origine (Etcheber *et al.*, 2007 ; Savoye *et al.*, 2012). Dans les estuaires macrotidaux comme l'estuaire de la Gironde, la majorité des particules provient, comme énoncé précédemment, des bassins versants amont lors des périodes de crues (Abril *et al.*, 2002).

4.2.1 Signatures des différentes sources de matière organique

La partie 3.3.2 a permis de mettre en avant plusieurs sources de matière organique à la MOP de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Notre étude se situe en aval des travaux de Veyssy *et al.* (1999) et en amont de ceux de Savoye *et al.* (2012). Dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, la présence de phytoplancton marin et/ou estuarien est peu probable car les salinités sont nulles sauf en cas d'étiage important (Etcheber *et al.*, 2011). Le phytoplancton marin et/ou estuarien devrait également traverser le bouchon vaseux avant de pénétrer dans les deux estuaires fluviaux ; or, le temps de résidence d'une particule au sein du bouchon vaseux est compris entre un et deux ans (Jouanneau & Latouche, 1981),

suffisamment donc pour être dégradée et ne pas être prise en compte comme source potentielle dans notre étude.

L'une des sources principales de matière organique au sein de la plupart des estuaires macrotidaux est le bouchon vaseux. En Gironde, celui-ci se situe aux alentours du pK 65 et remonte en amont à proximité de Bordeaux durant la période estivale (en étiage $< 200\text{m}^{-3}.\text{s}^{-1}$) lorsque les débits sont minimaux. Une des caractéristiques du bouchon vaseux est son aire de répartition lorsque les débits sont minimaux. En effet, en période de crues lorsque les débits sont maximaux, il équivaut à 25 km de long au niveau du pK 65, mais passe à 70 km de long près de Bordeaux, lorsque les débits sont minimaux (Sottolichio & Castaing, 1999). Lors d'études précédentes, la MOP issue du bouchon vaseux a été décrite comme composée de COP très réfractaire possédant un rapport COP/MES d'environ 1,5%. Le temps de résidence des particules au sein de cette zone de maximum de turbidité favorise la dégradation de la fraction organique (labile) de ce matériel (Abril *et al.*, 1999 ; Veyssy *et al.*, 1999 ; Etcheber *et al.*, 2007 ; Middelburg & Herman, 2007).

Savoie *et al.* (2012) ont décrit de façon précise les caractéristiques élémentaires et isotopiques du bouchon vaseux qui est omniprésent au sein de l'estuaire, rendant cette source de MOP comme source potentielle de MOP au sein de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.

La composition de la MOP de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde est dépendante des apports provenant de l'amont. Le matériel terrestre issu de l'érosion du bassin versant ainsi que de l'apport des litières lors des crues est dès lors une source potentielle qui a été considérée dans notre étude.

Notre zone d'échantillonnage se situant à proximité de la Communauté Urbaine de Bordeaux, il est indispensable de prendre cette information comme source potentielle de MOP dans cette partie de l'estuaire, et ce, à travers les rejets des stations d'épuration.

Les sources potentielles (signatures isotopiques et élémentaires) qui ont été gardées afin de caractériser la MOP dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde ont été la MOP réfractaire d'origine terrestre, la MOP labile d'origine terrestre, le phytoplancton continental et la MOP d'origine anthropique (Tableau 3.1). De la même façon, les signatures du microphytobenthos (Diatomées et Euglenophycées) ont été prises en compte comme sources potentielles contribuant à la MOP en suspension (*cf.* chapitre 1).

Tableau 3.1 : Signatures isotopiques et élémentaires des différentes sources potentielles de la composition de la matière organique particulaire dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.

Sources	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	\pm	$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$	\pm	C/N mol.mol ⁻¹	\pm
MOP terr. réfractaire	-25,21	0,22	5,59	0,54	8,72	0,57
MOP terr. labile	-28,38	0,43	4,43	2,01	14,1	1,0
Phytoplancton	-34,50	0,84	6,51	0,96	6,6	1,0
MOP anthropique	-25,20	0,45	-0,16	0,96	5,76	0,39
Microphytobenthos (Diatomées)	-26,55	0,23	3,35	0,17	14,05	1,09
Microphytobenthos (Euglenophyceae)	-19,52	0,34	3,87	0,62	13,03	0,33

Notre étude a permis pour la première fois d'introduire le microphytobenthos comme source potentielle de MO à la MOP de l'estuaire, alors qu'il avait été considéré comme négligeable jusqu'à présent, l'estuaire étant extrêmement turbide et les platiers intertidaux ne représentant qu'une surface équivalente à 8% de la surface totale de l'estuaire de la Gironde (Savoie *et al.*, 2012). De la même façon que Veyssy *et al.* (1999), Etcheber *et al.* (2007) ont estimé comme négligeable la part de la MOP d'origine anthropique. Ces études ont porté sur la composition du bouchon vaseux. Mais le fait est, que durant les périodes d'étiage, le bouchon vaseux remontant vers l'amont est directement en contact avec les rejets urbains. La non prise en compte de cette source de matière organique a permis de décrire l'estuaire de la Gironde comme un estuaire « pur » (Abril *et al.*, 2002).

La présence de ces différentes sources potentielles de matière organique contribuant à la MO de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde a été confirmée par les analyses en acides gras. Pourtant, il est très difficile d'analyser les acides gras d'un environnement très turbide et très pauvre en MO (en témoignent les seuls 3 mois de données exploitables sur les 11 mois échantillonnés). Outre le fait que le COP ne représente qu'environ 1,5% des MES, les acides gras se dégradent très rapidement.

Le compartiment bactérien n'a pas été pris en compte dans le présent travail. Ce compartiment peut également être une source très importante de matière organique. Bourgouin & Tremblay (2010) ont estimé à environ 20% la contribution des bactéries à la

quantité de COP dans l'estuaire du St-Laurent. Il aurait été intéressant de les prendre en compte, d'autant plus que les analyses des acides gras effectuées sur la MOP ont révélé la présence de bactéries avec les iso et ante iso 15:0 et 17:0 et certains AGMI. La formation de lipides particuliers polaires contenant des acides gras mono-insaturés en (n-7) et des acides gras ramifiés traduit le développement des bactéries hétérotrophes. La formation de lipides polaires contenant des acides gras polyinsaturés traduit le développement de protozoaires bactériophages (Quemeneur, 1992). L'influence des bactéries est bien documentée à l'heure actuelle pour impacter la MO, notamment le rapport C/N (Middelburg & Herman, 2007). Par exemple, pendant la dégradation des plantes supérieures (qui possèdent un C/N élevé (≥ 12)), le rapport C/N diminue du fait de la colonisation par les communautés bactériennes qui possèdent un rapport C/N faible (≈ 4).

4.2.2 Variations des rapports isotopiques et élémentaires de la MOP

Les organismes planctoniques comme les copépodes sont connus pour choisir le type de nourriture, un choix basé notamment sur la taille et la qualité nutritive des particules (Tackx *et al.*, 1989 ; Adrian & Schneider-Olt, 1999 ; Gonçalves *et al.*, 2012).

Les comparaisons des signatures isotopiques et élémentaires des sources potentielles de MOP aux signatures des différentes observations en Garonne et en Dordogne estuariennes (Figure 3.18) ont montré la contribution relative de chacune des sources à la MOP de la partie fluviale de la Gironde.

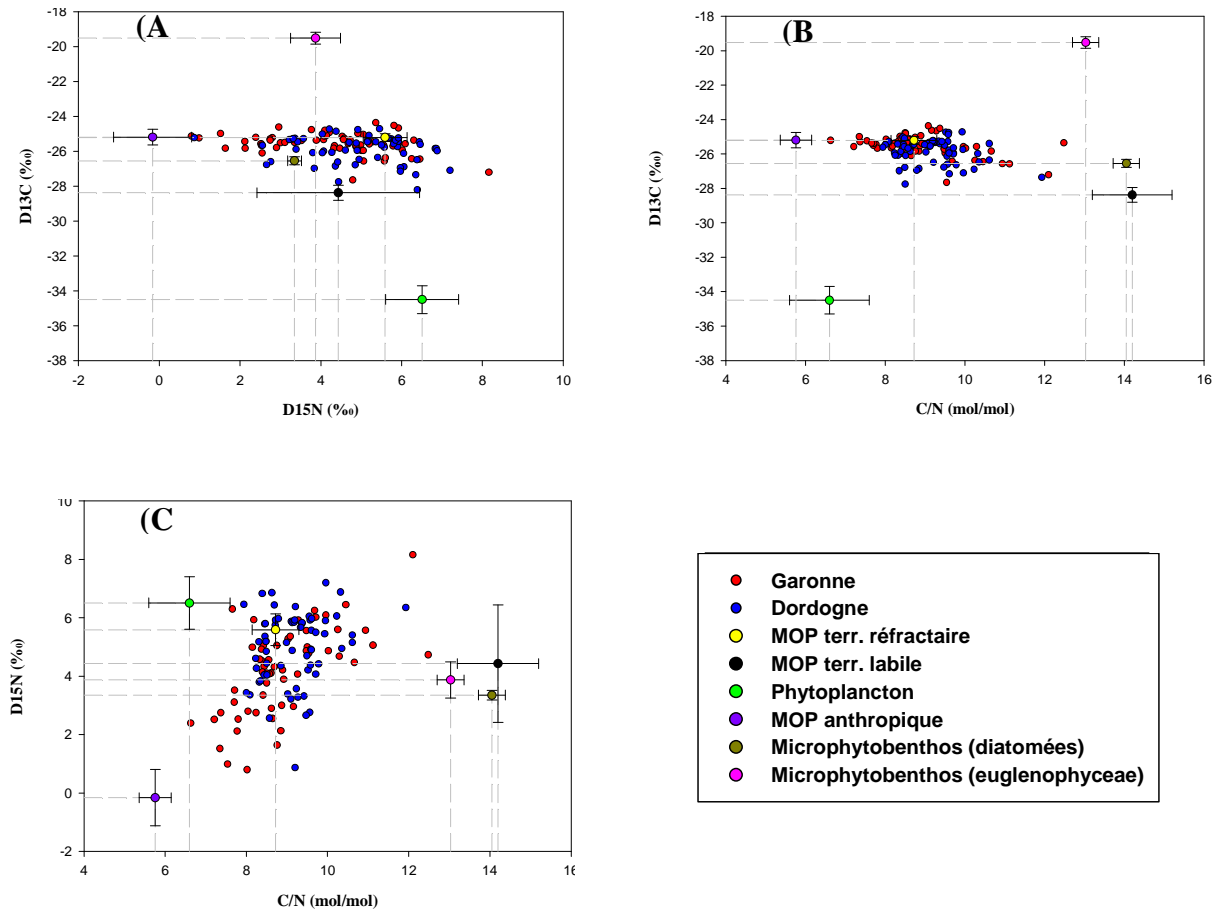


Figure 3.18 : Signatures isotopiques et élémentaires de la MOP en Garonne (points rouges) et en Dordogne estuariennes (points bleus) par rapport aux sources potentielles de la matière organique sédimentaire. MOP = matière organique particulaire.

Ces différents graphiques (Figure 3.18) mettent en évidence la proximité entre la majeure partie des observations et la source MOP réfractaire d'origine terrestre correspondant au bouchon vaseux. En revanche, les signatures du phytoplancton d'eau douce et du microphytobenthos (Euglenophyceae) sont très éloignées de celles des observations en Garonne et en Dordogne estuariennes, laissant apparaître et confirmant (notamment pour le phytoplancton) la très faible contribution de ces deux sources à la MOP de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. La très faible contribution des AGPI à 16 atomes de carbone confirme les résultats des analyses isotopiques, à savoir que la production primaire autochtone et allochtone est négligeable dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.

La MOP anthropique a influé la composition de la MOP car il est possible de voir des observations, notamment celles avec un C/N et un $\delta^{15}\text{N}$ faibles, qui tendent vers cette source (Figures 3.18 A, B et C), notamment pour une partie des stations de la Garonne.

4.2.3 Composition de la MOP

Le phytoplancton et le microphytobenthos (Euglenophyceae) n'ont pas été pris en compte dans cette partie ; comme décrit précédemment, leurs signatures ont été trop éloignées de celles des observations, indiquant des contributions très faibles de ces deux sources.

La MOP réfractaire d'origine terrestre qui est issue du bouchon vaseux a dominé la MOP (> 50%) de la Garonne et de la Dordogne estuariennes (Figure 3.19). Cette constatation est similaire dans l'estuaire moyen et marin de la Gironde, quelque soit le moment de marée (Veyssy *et al.*, 1999 ; Savoye *et al.*, 2012). Cette contribution dominante a été confirmée par la présence importante des acides gras saturés (AGS) témoignant de la présence de matériel dégradé. La seconde source contribuant le plus à la composition de la MOP dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde a été la MOP d'origine anthropique avec respectivement, 26% en Garonne et 19% en Dordogne estuariennes. La contribution de la matière organique d'origine anthropique représente entre 5 et 10% dans l'estuaire de la Seine (Garnier *et al.*, 2001), mais cette information est issue de prélèvements au sein de la ZMT. Dans une moindre mesure, la MOP labile d'origine terrestre a contribué entre 11 et 18%, respectivement pour la Garonne et la Dordogne estuariennes, à la composition de la MOP. En dernier lieu, le microphytobenthos présent au sein des deux estuaires fluviaux a également participé (< 10%) à la composition de la MOP de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Certes, la contribution du microphytobenthos est faible, mais il est intéressant de voir que ce compartiment par remise en suspension a un rôle non négligeable dans les apports de MO à la MOP de la partie fluviale de la Gironde.

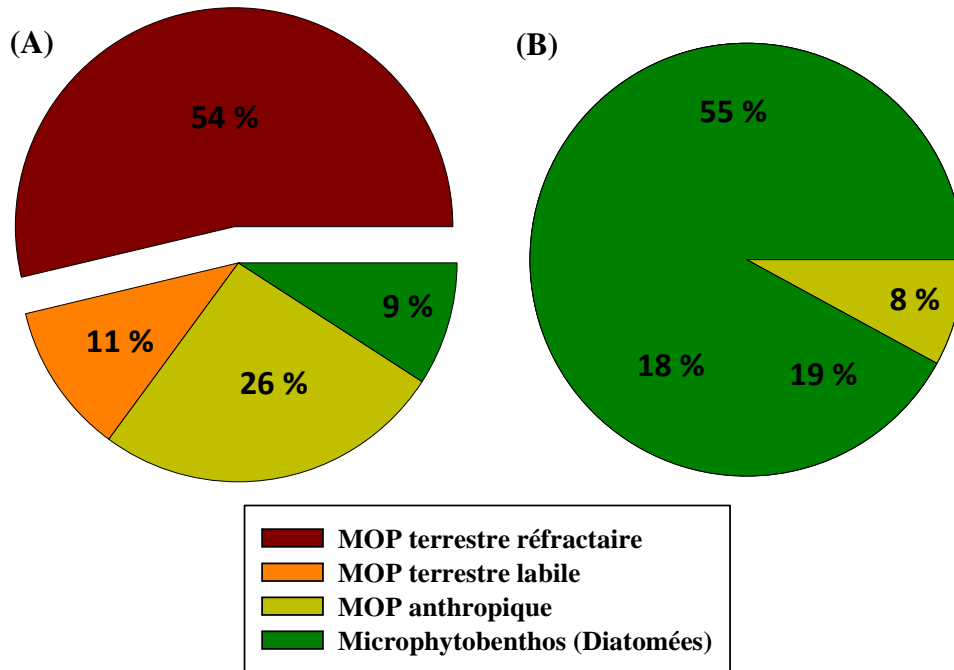


Figure 3.19 : Contributions relatives moyennes des quatre sources potentielles de matière organique à la MOP dans la Garonne (A) et la Dordogne (B) estuariennes.

La MOP terrestre réfractaire provenant du bouchon vaseux a majoritairement (excepté dans la Dordogne en automne) contribué sur l'ensemble de l'année à la composition de la matière organique en suspension au sein de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde (Figure 3.20). La contribution de la MOP terrestre réfractaire a varié entre 45 et 58 % dans la Garonne estuarienne, respectivement au printemps et en automne (Figure 3.20 A). En revanche, dans la Dordogne estuarienne, la dynamique a été différente puisque la MOP réfractaire a varié entre 29% en automne et 72% en hiver (Figure 3.20 B).

La contribution de la MOP labile d'origine terrestre dans la Garonne estuarienne a varié entre des valeurs faibles d'environ 5% en été à des valeurs élevées en hiver aux alentours de 31%. Dans la Dordogne estuarienne, la contribution de la MOP labile a varié entre 9 et 39 % avec des valeurs faibles en hiver et des valeurs élevées en automne.

La contribution de la MOP d'origine anthropique est plus fluctuante en Garonne qu'en Dordogne estuarienne où il a été possible d'observer une augmentation régulière de la contribution de celle-ci de l'hiver jusqu'à l'automne, évoluant de 9 à 23% dans la composition de la MOP. Dans la Garonne estuarienne, durant la période hiverno-printanière, la contribution de la MOP anthropique a augmenté jusqu'à une valeur maximale de 38%, puis a

diminué en période estivale jusqu'à la période hivernale pour atteindre une valeur minimale de 13%.

La contribution du microphytobenthos à la composition de la MOP n'a pas permis de mettre en avant une grande variabilité saisonnière : entre 7 et 10% en Garonne et entre 5 et 10% en Dordogne estuarienne.

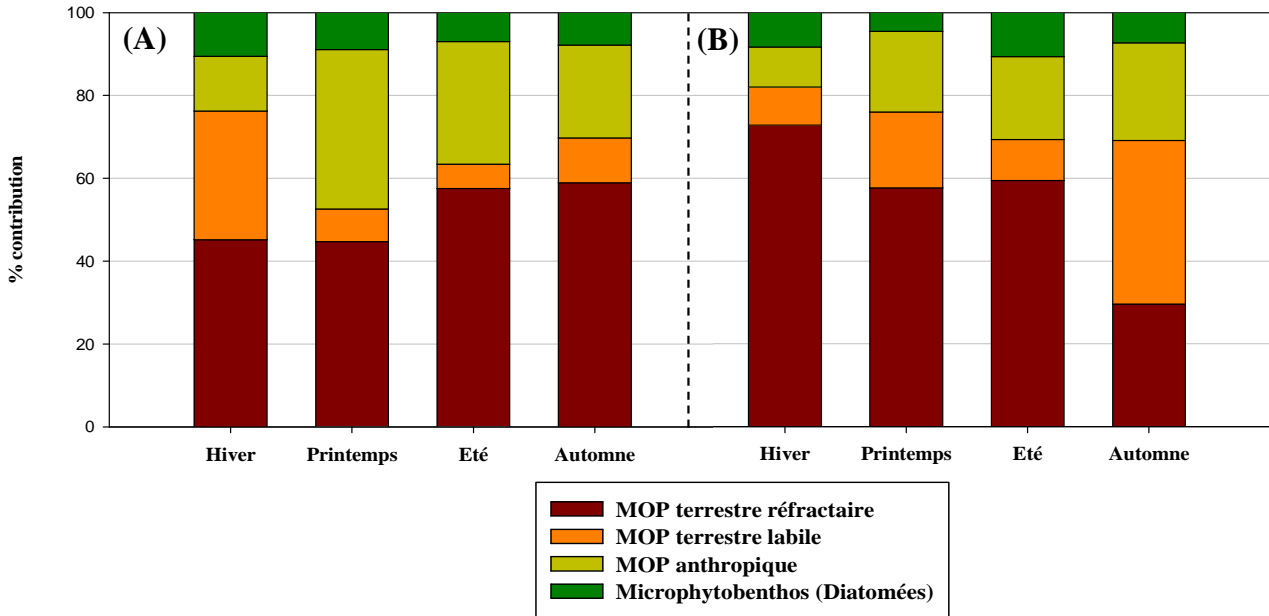


Figure 3.20 : Evolution saisonnière des contributions relatives moyennes des quatre sources potentielles de matière organique à la MOP en Garonne (A) et en Dordogne (B) estuariennes.

4.3 Variabilités et forçages environnementaux sur la composition de la matière organique

Une nMDS (non présentée) (avec tests SIMPROF) a été réalisée afin d'identifier des groupes qui auraient pu montrer une variabilité spatiale et/ou temporelle des observations à partir de leurs contributions. Cependant, mis à part l'hiver et le printemps dans la Garonne, aucune variation saisonnière et spatiale n'a été significative entre les deux fleuves, ni entre les stations de chacun des deux estuaires fluviaux.

Même si la composition de la MOP a très peu varié dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, il n'en existe pas moins des paramètres dits « forçants » susceptibles de modifier la contribution des différentes sources. Plusieurs processus peuvent être à l'origine

des variations spatiales et/ou temporelles de la composition de la MOP, notamment au sein de l'estuaire de la Gironde où les contraintes physico-chimiques sont très importantes.

Une analyse de redondance (Figure 3.21) permet d'apprécier comment les conditions environnementales ont influencé la composition du COP dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Deux types de variables « forçantes » ont été choisis : des variables climatiques et des variables concernant l'hydrodynamisme, ces variables n'étant toutefois pas indépendantes. Par exemple, le climat peut contrôler la production primaire à travers la température, et le climat peut également contrôler l'hydrodynamisme à travers les régimes de précipitations (Chaalali, 2013).

Les paramètres qui ont été utilisés pour l'analyse ont expliqué de façon significative les contributions des différentes sources en COP (permutations de Monte-Carlo, $F_{ratio} = 2,690$, $p = 0,003$). Seuls les deux premiers axes de l'ARD étaient significatifs ($p < 0,001$, test de permutation) ; ils expliquaient 18% de la variabilité totale des contributions des sources (CP1 = 11% ; CP2 = 7%). Parmi les paramètres choisis, les débits, la température, les teneurs en MES et les teneurs en phéopigments ont expliqué de façon significative les contributions des différentes sources de COP à la MOP de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Les teneurs en phéopigments et en MES ont été positivement corrélées avec l'axe 1 alors que les débits ont été corrélés négativement avec l'axe 1, tout comme la température avec l'axe 2 (Figure 3.21 B). La comparaison des projections des différentes sources de MO (Figure 3.21 A) et des paramètres « forçants » (Figure 3.21 B) montre que :

- la contribution de la matière organique réfractaire d'origine terrestre a été forcée par les teneurs élevées en MES ainsi que par celles des phéopigments, durant les périodes de faibles débits et de fortes températures ;
- la contribution de la matière organique labile d'origine terrestre a été plus importante durant la période automne-hiver lorsque les débits étaient forts et la charge en MES plus faible ;
- la contribution du carbone organique d'origine anthropique a été indépendante des débits et maximale lors des périodes de fortes températures ;
- la pluviométrie, les teneurs en pigments et la conductivité n'ont pas influencé la composition de la matière organique ;
- la contribution du microphytobenthos a été importante lorsque les débits ont été élevés, favorisant la remise en suspension et/ou l'érosion du sédiment.

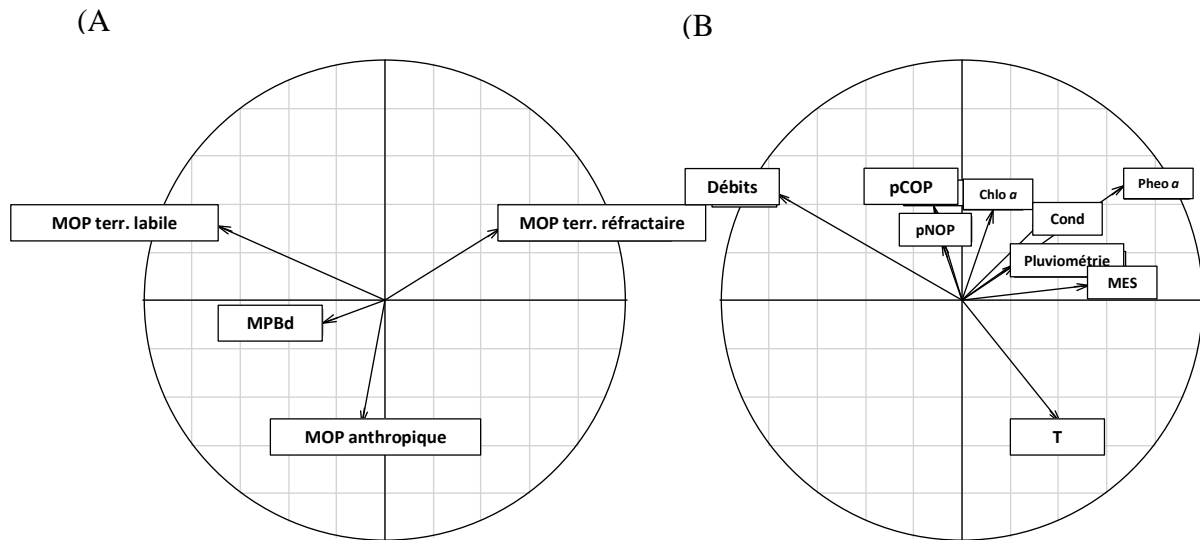


Figure 3.21 : Résultats de l'analyse de redondance effectuée sur la composition des sources de MOP (A) en fonction des paramètres de la colonne d'eau (B) dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Chlo *a* = chlorophylle *a*, Cond = conductivité, MES = matières en suspension, MPBd = microphytobenthos (diatomées), Pheo *a* = phéophytine *a*, T = température.

Une telle influence de l'hydrodynamisme à travers les débits sur la composition de la matière organique est classiquement observée dans les principaux estuaires macrotidaux (Sato *et al.*, 2006 ; Goñi *et al.*, 2009).

4.4 Implication de la composition du COP pour les communautés biologiques

La plupart des communautés planctoniques ainsi que benthiques sont dépendantes de leur environnement. Les organismes sont dépendants de la composition de la MO, qui peut être plus ou moins biodisponible. La partie fluviale de l'estuaire de la Gironde est dépourvue de phytoplancton allochtone (estuaire marin, apports amonts) et autochtone du fait de l'importante charge en MES, et pourtant, il s'agit d'un pool nutritif de très bonne qualité pour les organismes. Or, dans le cas présent, la MO de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde ne paraît pas très biodisponible pour les consommateurs primaires, qui sont sélectifs pour la plupart. Cette faculté de choisir leur permet une alternative en terme de nutrition, comme le nanophytoplancton ou des micro-organismes agglutinés sur des particules détritiques afin de subvenir à leurs besoins en carbone (Gasparini & Castel, 1999 ; Tackx *et al.*, 2003).

Chapitre 4

Communautés zooplanctoniques



1 Introduction

Les estuaires sont considérés comme des environnements côtiers très complexes car très fluctuants lorsque l'on étudie la variabilité spatiale et temporelle des paramètres hydrologiques ainsi que biologiques. Cette complexité environnementale n'est pas sans conséquence sur les cortèges biologiques. La variabilité observée dans la distribution du zooplancton est majoritairement due à une combinaison de plusieurs facteurs à la fois physiques (température, salinité, oxygène dissous, débits) et biologiques (qualité et quantité de nourriture disponible) (Roff *et al.*, 1988; Sautour & Castel, 1995; Beyst *et al.*, 2001; Licandro *et al.*, 2001; David *et al.*, 2006; Devreker *et al.*, 2009; Mialet *et al.*, 2010; Chaalali *et al.*, 2013a). Dans les estuaires, l'adjectif « paucispécifique » est couramment utilisé lorsque la richesse spécifique des communautés planctoniques est décrite. En effet, peu d'espèces sont capables de se développer et/ou de s'adapter dans ces écosystèmes (Whitfield & Elliott, 2011), tout du moins en dehors de leur partie polyhaline qui est caractérisée par une communauté zooplanctonique proche de ce qui est habituellement trouvé en zone littoral (Sautour & Castel, 1995). Dans les principaux estuaires nord-européens, la communauté zooplanctonique est majoritairement constituée de quelques espèces de copépodes (Sautour & Castel, 1995 ; Mouny *et al.*, 2000 ; David, 2006) ainsi que de mysidacés (traditionnellement décrit comme suprabenthique, les forts courants de la Gironde permettent de considérer ce groupe comme planctonique) (Mees *et al.*, 1993 ; Mouny & Dauvin, 2002 ; David, 2006).

Ces espèces font partie intégrante de la communauté des eaux saumâtres estuariennes et forment un maillon clé des réseaux trophiques estuariens. Le réseau trophique de l'estuaire de la Gironde est décrit comme ayant un fonctionnement de type détritique car la biomasse phytoplanctonique issue de la production primaire autochtone et allochtone y est faible (Lemaire *et al.*, 2002). Le zooplancton occupe donc une place essentielle dans le transfert de la matière organique auto- et hétérotrophe vers les maillons trophiques supérieurs. Lobry (2004) ainsi que David (2006) placent les copépodes, notamment au sein de l'estuaire de la Gironde, au cœur des transferts entre la base du réseau trophique et les communautés ichtyologiques.

Les estuaires ne sont pas uniquement naturellement complexes, ils sont depuis plusieurs années, altérés par les activités humaines (tourisme, pêche, trafic maritime et industries) (Allen *et al.*, 1980; David *et al.*, 2005; Beaugrand & Kirby, 2009) et également

impactés par les changements climatiques (David, 2006 ; Girardin *et al.*, 2008 ; Chaalali *et al.*, 2013a).

Les conséquences de ces modifications des écosystèmes (augmentation de la température, acidification des eaux, variation des teneurs en oxygène dissous, etc.) sont maintenant bien documentées pour engendrer un effet sur les organismes et systèmes biologiques (Parmesan *et al.*, 1999 ; Walther *et al.*, 2002). Les variabilités saisonnières et/ou annuelles et spatiales du plancton estuarien évoluent d'un estuaire à un autre en réponse aux modifications climatiques telles que l'augmentation de température où la pénétration des eaux marines (« marinisation ») (Mouny & Dauvin, 2002 ; Tackx *et al.*, 2004 ; David *et al.*, 2006 ; Chaalali *et al.*, 2013b, c). Les estuaires subissent aussi des changements importants de leurs communautés zooplanctoniques en relation avec l'apparition et l'établissement d'espèces invasives : *Acartia tonsa* en Gironde par exemple (Beaugrand *et al.*, 2003 ; David *et al.*, 2007a ; Chaalali *et al.*, 2013c). Au niveau spécifique, les changements sont entre autres phénologiques, visibles à travers un décalage temporel de la période de reproduction ou de migration des organismes (Magnuson *et al.*, 1979 ; David *et al.*, 2007b), mais ces changements peuvent être visibles à travers la modification de la distribution géographique des espèces au sein d'un estuaire en lien avec l'évolution de l'emprise spatiale de leur préférence écologique (Hutchinson, 1978). En milieu estuarien, les préférences des espèces sont principalement à relier avec la salinité (Sautour & Castel, 1995 ; Vilas *et al.*, 2009). L'espèce de copépode calanoïde *Eurytemora affinis* (native et dominante dans l'estuaire de la Gironde) possède son préférence dans la partie oligo-mésohaline des estuaires (Gyllenberg & Lundqvist, 1978 ; Castel, 1995 ; Sautour & Castel, 1995 ; David *et al.*, 2005). Depuis quelques années, cette espèce est également observée dans les sections oligohalines ainsi que dans les parties fluviales des estuaires (Lee, 1999, 2000 ; Lee *et al.*, 2003, 2011 ; David *et al.*, 2005 ; Mialet *et al.*, 2011 ; Chaalali *et al.*, 2013b). Cela suggère que des paramètres environnementaux différents de la salinité contrôlent le développement d'*E. affinis* en amont en relation avec sa très forte capacité d'adaptation vis-à-vis, par exemple, de la température, de l'oxygène, de la salinité et du pool nutritif (Tackx *et al.*, 2003 ; David *et al.*, 2005 ; Mialet *et al.*, 2010 ; Chaalali *et al.*, 2013a, b).

La partie fluviale de l'estuaire de la Gironde est très peu connue en terme de richesse spécifique du compartiment zooplanctonique. Pourtant cette zone forme un corridor obligatoire pour l'ensemble des espèces de poissons migrateurs ; de plus, cette zone est sous

l'influence directe de la Communauté Urbaine de Bordeaux et présente en étiage des périodes d'hypoxies sévères pouvant perturber les communautés biologiques en présence (Etcheber *et al.*, 2007). Trois objectifs majeurs ont donc été traités.

Le premier objectif de ce chapitre avait pour but d'identifier les communautés zooplanctoniques présentes dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde et de décrire la variabilité spatio-temporelle des espèces majeures en lien avec les paramètres environnementaux.

Le deuxième objectif concernait l'étude de la variabilité spatio-temporelle de l'espèce de copépode dominante (*Eurytemora affinis*) dans la partie oligohaline et fluviale de l'estuaire de la Gironde en relation avec les paramètres environnementaux. Il s'est aussi agi de caractériser la niche écologique de cette espèce et ses capacités d'adaptation aux modifications de l'environnement.

Le troisième objectif consistait à déterminer les paramètres physiques et/ou biologiques moteurs de la productivité d'*E. affinis* dans la partie oligohaline et fluviale de l'estuaire. La productivité d'une espèce est un bon indicateur pour estimer le statut physiologique d'une espèce dans un environnement donné, permettant ainsi de mieux comprendre la dynamique de l'espèce ainsi que les paramètres moteurs de son développement et/ou de sa distribution (Runge & Roff, 2000; Hirst & Bunker, 2003; Kimmerer *et al.*, 2014). Cette section amont de l'estuaire présente des conditions en termes de température, de saturation en oxygène et de disponibilité en nourriture qui sont susceptibles de limiter la production et la productivité des espèces planctoniques présentes.

2 Matériels et méthodes

Afin d'éviter les redondances, cette section ne reprend pas l'échantillonnage, les analyses ainsi que le traitement des données des parties 3.2 et 3.3 qui sont néanmoins détaillées pour les articles dans leurs parties respectives.

2.1 Stations d'échantillonnage, paramètres abiotiques et matériel particulière

Voir Chapitre 3.

2.2 Le zooplancton

Le mésozooplancton a été prélevé en subsurface (à 1 m de profondeur) à l'aide d'un filet de type WP2 de vide de maille 63 μm associé à une motopompe, et d'un second filet de vide de maille 500 μm . Les échantillons ont été fixés au formaldéhyde tamponné (solution à 4%). Au laboratoire, les organismes ont été identifiés au niveau spécifique et comptés dans une cuve de Dolfuss sous une loupe binoculaire (Leica MZ6) et/ou au microscope (Zeiss Axiovert, grossissement x200 à x400). Pour le groupe taxonomique le plus important, ici les copépodes, l'identification a été réalisée sur 200 individus (Frontier, 1972).

2.3 Traitement des données

L'étude des organismes planctoniques avait pour objectif de répondre aux questions suivantes : (1) existe-t-il une variabilité inter- et intra-fleuves des abondances zooplanctoniques ? (2) peut-on expliquer la variabilité spatio-temporelle des organismes zooplanctoniques à partir des paramètres environnementaux ?

Afin de répondre à la question (1), l'homogénéité des variances a d'abord été vérifiée (test de Levene). Dans le cas où l'hypothèse d'homogénéité des variances n'était pas respectée, un test non-paramétrique pour plusieurs échantillons indépendants de type ANOVA de Kruskal-Wallis a été réalisé sur les données d'abondances mensuelles moyennes, suivi, le cas échéant, d'un test non-paramétrique de comparaison multiple de type Mann-Whitney. Le test U de Mann-Whitney a été utilisé lors de la comparaison des abondances moyennes annuelles entre la Garonne et la Dordogne estuariennes. Les données d'abondances ont été normalisées en utilisant la transformation $\log(x+1)$.

Pour répondre à la question (2), les données biologiques ont été transformées (racine carrée) et les données environnementales ont été normées. Des corrélations entre les matrices biologiques et environnementales ont été effectuées, basées sur le coefficient de Spearman.

L'ensemble des analyses a été réalisé à l'aide du logiciel STATISTICA[®] v 7.0.

3 Résultats

3.1 Inventaire des espèces présentes dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

La partie fluviale de l'estuaire de la Gironde est paucispécifique. Les communautés sont proches entre la Garonne et la Dordogne estuariennes, avec plusieurs espèces communes dont l'espèce dominante de copépode à plus de 99%, le calanoïde *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880), qui a été présent sur l'ensemble de la période échantillonnée. La partie fluviale de la Gironde a été caractérisée également par deux espèces de mysidacés : *Neomysis integer* (Leach, 1814) à partir du mois de mai et *Mesopodopsis slabberi* (Van Beneden, 1861) à partir du mois de juin. Dans une moindre mesure, l'amphipode *Gammarus zaddachi* (Sexton, 1912) a été observé dans les deux fleuves sur l'ensemble de la période échantillonnée. Deux espèces de décapodes nageurs ont également été échantillonnées : *Palaemon longirostris* (H. Milne Edwards, 1837) et *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758). Des rotifères ont également été observés dans cette zone de l'estuaire, l'un appartenant à la sous-classe des Bdelloidea et le second au genre *Lecane*, mais ils ont disparu à partir du mois de mai.

Certaines espèces ont été spécifiques à la Dordogne estuarienne, comme l'amphipode *Gammarus insensibilis* (Stock, 1966) qui a été présent en mai et juin. Une espèce de méduse, *Blackfordia virginica* (Mayer, 1910), a également été observée dans la partie fluviale de l'estuaire en Dordogne, sur les stations les plus en aval en juillet et août, et occasionnellement à trois reprises en Garonne estuarienne.

3.1.1 Variabilité temporelle des amphipodes et mysidacés dominants

L'abondance moyenne annuelle de l'amphipode *Gammarus zaddachi* a été de $2,2 \pm 0,3 \text{ ind.m}^{-3}$, fluctuant entre $0,3 \pm 0,1 \text{ ind.m}^{-3}$ en octobre et $5,2 \pm 0,7 \text{ ind.m}^{-3}$ en avril en Garonne estuarienne (Figure 4.1). En Dordogne estuarienne, l'abondance moyenne annuelle a été de $2,8 \pm 0,4 \text{ ind.m}^{-3}$, variant entre $0,3 \pm 0,1 \text{ ind.m}^{-3}$ en octobre et $7,0 \pm 3,5 \text{ ind.m}^{-3}$ en juin. Il n'existe aucune différence significative entre les abondances moyennes annuelles de *G. zaddachi* entre les deux estuaires fluviaux (test U de Mann-Whitney ; $p = 0,49$). L'évolution

saisonnaire moyenne de *G. zaddachi* a été caractérisée par deux pics hiverno-printaniers et des abondances minimales durant les périodes estivale et automnale dans les deux fleuves.

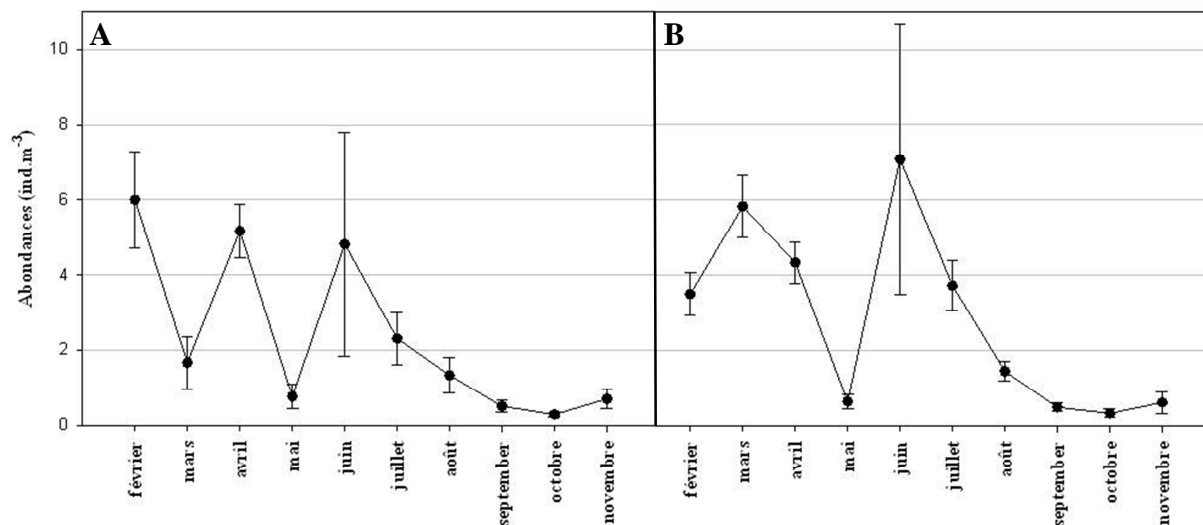


Figure 4.1 : Abondances mensuelles moyennes (\pm ES) de l'amphipode *Gammarus zaddachi* en Garonne (A) et en Dordogne (B) estuariennes entre février et novembre 2011.

La densité moyenne annuelle du mysidacé *Neomysis integer* a été en Garonne estuarienne de $1,6 \pm 0,3$ ind.m⁻³, fluctuant entre 0 ind.m⁻³ de février à avril et $4,3 \pm 2,2$ ind.m⁻³ en novembre (Figure 4.2). En Dordogne estuarienne, l'abondance moyenne annuelle a été de $2,8 \pm 0,4$ ind.m⁻³, fluctuant entre 0 ind.m⁻³ de février à avril et $7,5 \pm 2,2$ ind.m⁻³ en août. Les abondances moyennes annuelles de *N. integer* n'étaient pas significativement différentes entre les deux estuaires fluviaux (test U de Mann-Whitney ; $p = 0,92$). L'évolution saisonnière moyenne de *N. integer* est caractérisée par une augmentation des abondances de mai à juillet-août. L'évolution saisonnière a divergé entre Garonne et Dordogne estuariennes à partir de septembre, avec une abondance croissante dans la Garonne et une chute des effectifs dans la Dordogne.

L'abondance moyenne annuelle du mysidacé *Mesopodopsis slabberri* a été de $2,7 \pm 0,4$ ind.m⁻³ dans la Garonne estuarienne, fluctuant entre 0 ind.m⁻³ de février à mai et $9,2 \pm 1,6$ ind.m⁻³ en août (Figure 4.3). En Dordogne estuarienne, l'abondance moyenne annuelle a été de $2,6 \pm 0,4$ ind.m⁻³, avec des densités nulles de février à mai et maximale en août ($11,6 \pm 2,6$ ind.m⁻³). Aucune différence significative des abondances moyennes annuelles de *M. slabberri* n'a été décelée entre les deux estuaires fluviaux (test U de Mann-Whitney ; $p = 0,23$).

L'évolution saisonnière moyenne de *M. slabberi* a été caractérisée dans les deux estuaires fluviaux par une présence de juin à octobre et un pic d'abondance en juillet-août.

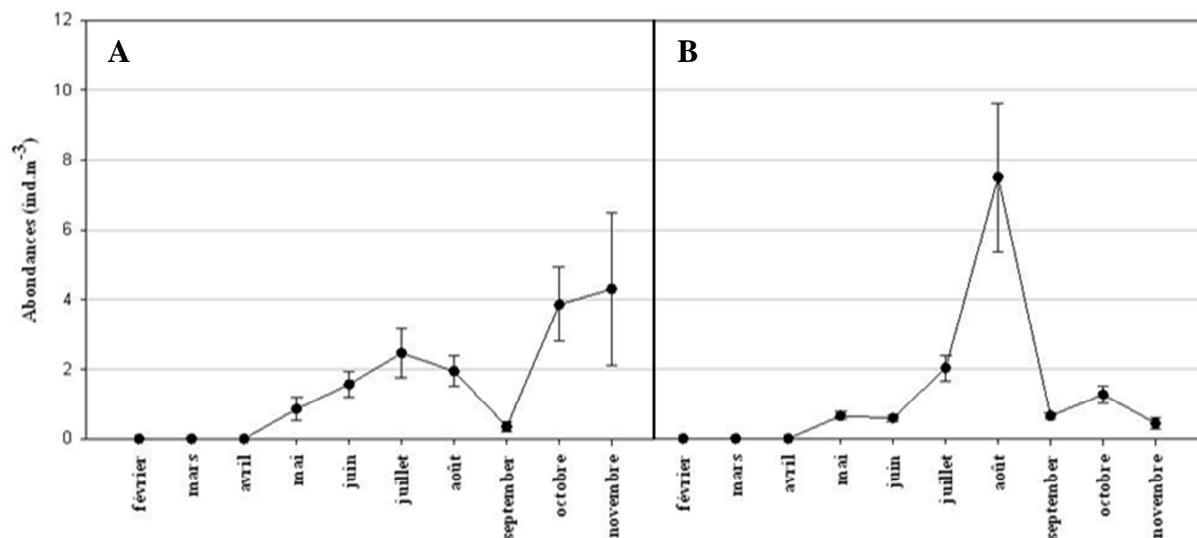


Figure 4.2 : Abondances mensuelles moyennes (\pm ES) du mysidacé *Neomysis integer* en Garonne (A) et en Dordogne (B) estuariennes entre février et novembre 2011).

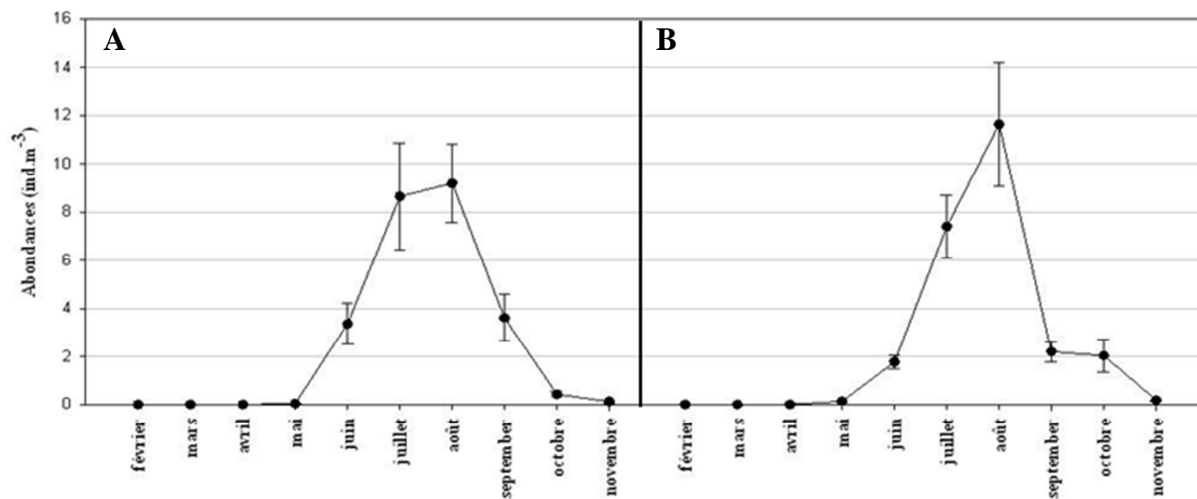


Figure 4.3 : Abondances mensuelles moyennes (\pm ES) du mysidacé *Mesopodopsis slabberi* en Garonne (A) et en Dordogne (B) estuariennes entre février et novembre 2011.

3.1.2 Variabilité spatiale des amphipodes et mysidacés dominants

Les abondances moyennes annuelles de *Gammarus zaddachi* ont été significativement plus élevées à la station G4 avec une moyenne annuelle de $4,4 \pm 1,0$ ind.m⁻³ (ANOVA de Kruskal-Wallis, $p = 0,045$) (Figure 4.4). Les densités les plus faibles ont été retrouvées en G6

avec en moyenne $0,6 \pm 0,3 \text{ ind.m}^{-3}$. En revanche, aucune masse d'eau de la Dordogne estuarienne ne possède des densités significativement différentes des autres ($p = 0,53$).

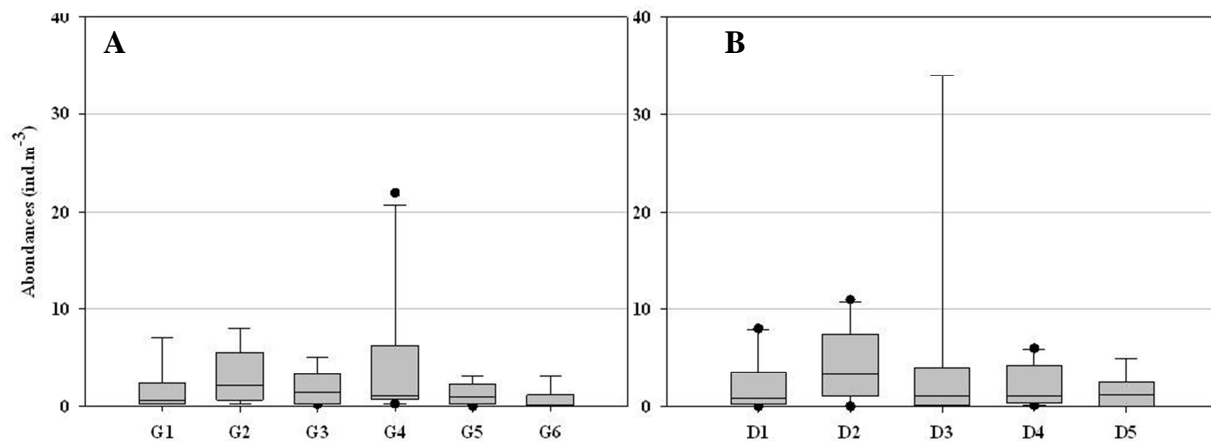


Figure 4.4 : Abondances annuelles moyennes (\pm ES) de l'amphipode *Gammarus zaddachi* aux différentes stations de la Garonne (A) et de la Dordogne (B) estuariennes entre février et novembre 2011.

Les densités de *Neomysis integer* ont été homogènes entre les masses d'eaux au sein des deux estuaires fluviaux (respectivement, $p = 0,66$ et $p = 0,87$) (Figure 4.5). Les maximas ont été observés en G1 et D5 avec des densités moyennes respectives de $3,1 \pm 1,0 \text{ ind.m}^{-3}$ et $3,0 \pm 1,3 \text{ ind.m}^{-3}$. Les densités minimales étaient de $0,7 \pm 0,3 \text{ ind.m}^{-3}$ en G5 et $0,4 \pm 0,3 \text{ ind.m}^{-3}$ en D6.

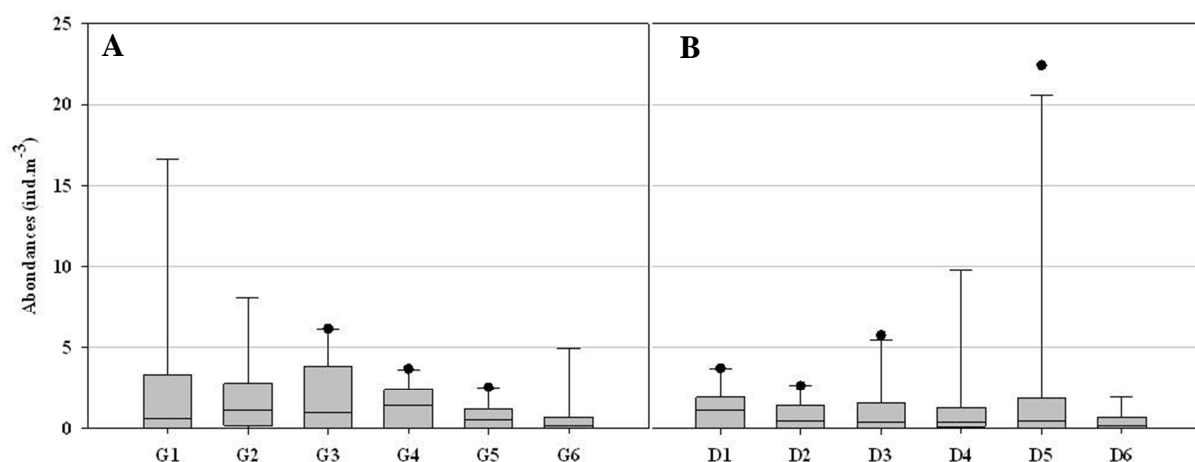


Figure 4.5 : Abondances annuelles moyennes (\pm ES) du mysidacé *Neomysis integer* aux différentes stations de la Garonne (A) et de la Dordogne (B) estuariennes entre février et novembre 2011.

Les densités de *Mesopodopsis slabberi* ont été également homogènes entre les stations au sein de la Garonne et de la Dordogne estuariennes (respectivement, $p = 0,77$ et $p = 0,94$) (Figure 4.6). Les densités minimales ont été retrouvées aux deux masses d'eaux les plus en amont, à savoir G6 et D6, avec des densités moyennes respectives de $0,5 \pm 0,4 \text{ ind.m}^{-3}$ et $0,8 \pm 0,3 \text{ ind.m}^{-3}$. Les densités maximales ont été observées en G1 avec $4,7 \pm 1,0 \text{ ind.m}^{-3}$ et en D5 avec $4,7 \pm 1,3 \text{ ind.m}^{-3}$.

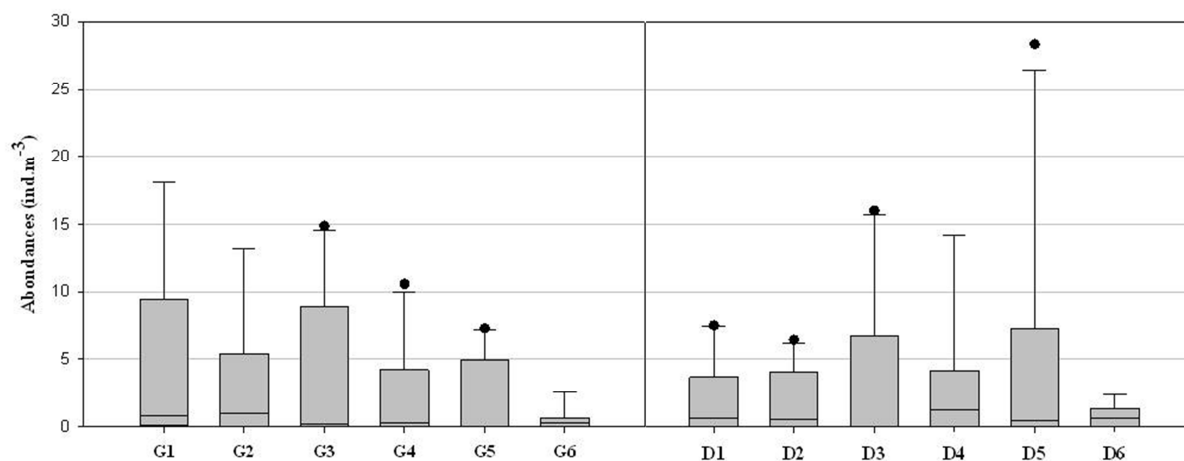


Figure 4.6 : Abondances annuelles moyennes (\pm ES) du mysidacé *Mesopodopsis slabberi* aux différentes stations de la Garonne (A) et de la Dordogne (B) estuariennes entre février et novembre 2011.

3.1.3 Variabilité du mésozooplancton en lien avec les paramètres environnementaux

Plusieurs facteurs ont influencé la dynamique des trois espèces *Gammarus zaddachi*, *Neomysis integer* et *Mesopodopsis slabberi* de façon significative (corrélations de Spearman, $p < 0,05$). Les teneurs élevées en phéophytine *a*, *b* et *c* ont été positivement corrélées avec les abondances des deux mysidacés, alors que cette corrélation était négative avec les densités de *G. zaddachi*. La température et les MES étaient positivement corrélées avec les densités des deux mysidacés et inversement pour *G. zaddachi*. En revanche, les corrélations de Spearman ont montré une corrélation négative entre chacun des deux mysidacés et les débits, et inversement avec *G. zaddachi*. En termes de réseaux trophiques, seules les densités de *G. zaddachi* ont été négativement corrélées avec les abondances d'*Eurytemora affinis*.

3.2 Dynamique annuelle du copépode calanoïde *Eurytemora affinis* dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

Cette partie a fait l'objet d'un article scientifique qui sera soumis dans la revue *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.

Annual dynamics of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* in the tidal freshwater section of the Gironde estuary (SW France)

François Dindinaud^{1*}, Aurélie Chaalali², Valérie David¹, Xavier Chevillot³,
Nicolas Savoye¹, Guy Bachelet¹, Benoit Sautour¹

¹Université de Bordeaux, CNRS, UMR 5805 EPOC, Station Marine d'Arcachon, 2 Rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France

²Université de Caen Basse Normandie, CNRS, UMR 7208 BOREA, Esplanade de la Paix, 14032 Caen Cedex 5, France

³IRSTEA, Groupement de Bordeaux, Unité Ecosystèmes Aquatiques et Changements Globaux, 50 Avenue de Verdun, 33612 Cestas Cedex, France

*To whom correspondence should be addressed. E-mail: b.sautour@epoc.u-bordeaux1.fr

CNRS UMR 5805, Station Marine d'Arcachon, 2 Rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France

Phone number: + 33 556223908. Fax number:+ 33 556838651

Abstract

The Gironde estuary (SW France) is the largest macrotidal estuary in Europe. Its oligo- and mesohaline zones have been highly monitored but the oligohaline/freshwater section is still poorly studied, especially at a biological/ecological point of view. The present study assessed the intra-annual environmental variability of this area in order to provide a better knowledge of the population dynamics of the dominant copepod species *Eurytemora affinis* (mainly distributed downstream) in the whole estuary. An environmental envelope model was previously established by Chaalali et al. (2013) to describe the ecological niche of this calanoid copepod in the haline estuarine section. In a first attempt, this model was tested with data obtained in the oligohaline/freshwater section of the estuary. The results showed that in this area of very low salinity, the raw species abundances were higher than those estimated by the envelope model. This suggests that, as expected, salinity does not determine species realized niche in this area and confirms the strong and powerful osmoregulatory potential of *E. affinis* making this species highly adaptable to very low salinities or freshwater. Even if our results did not question the previous envelope based on salinity and temperature, they suggested that other parameters were of importance. Phaeopigment concentration was shown as a parameter to consider in addition to temperature in order to explain the distribution and the annual dynamics of *E. affinis*. A new environmental envelope of the species was therefore proposed as a function of phaeopigments and temperature. This new model provided estimations that were coherent with raw data of the whole estuary, without taking salinity into account. Our results demonstrate that it is necessary to consider the whole estuary to well understand the distribution of *E. affinis* and its adaptation to estuarine conditions.

Keywords: environmental envelope, ecological niche, *Eurytemora affinis*, Gironde estuary, temperature, phaeopigments

1 Introduction

Evidence of climate change and global warming effects has become undeniable during recent years (IPCC, 2013). Two resulting processes are usually described in estuaries: an increased intrusion of marine waters and a surface water warming (David et al., 2007; Chaalali et al., 2013b) leading to a modification of the estuaries hydrological properties. Moreover, associated changes affect all biological compartments altering the biodiversity of both marine and estuarine ecosystems (Halpern et al., 2008; Day et al., 2012; Chaalali et al., 2013a). Estuarine ecosystems, which are at the interface between continental and marine realms, are being altered by many human-induced factors (e.g. tourism, fishing, industries, traffic) in addition to the natural strong fluctuations of hydrological parameters (Allen et al., 1980; David et al., 2005; Beaugrand and Kirby, 2010). As a consequence, only a few estuarine species are able to develop in these environments (Whitfield and Elliott, 2011). At the basis of the trophic web, zooplankton (mainly copepods) is known to efficiently transfer both autotroph and heterotroph organic carbon toward higher trophic levels. The variability observed in the distribution of copepods is classically mainly due to a combination of both physical (e.g. temperature, salinity, dissolved oxygen concentration, river flow) and biotic (e.g. food availability) parameters (Roff et al., 1988; Sautour and Castel, 1995; Beyst et al., 2001; Licandro et al., 2001; David et al., 2006b; Devreker et al., 2009; Mialet et al., 2010; Chaalali et al., 2013a).

Recently, a long-term (30 years) increase of salinity has been described in the Gironde estuary as a response to a general reduction of freshwater inputs (David et al., 2005). The term “marinisation” appeared as a salinity rise reference associated with an upstream movement of brackish waters linked to the maximum turbidity zone (MTZ) (Sottolichio and Castaing, 1999; David et al., 2005). These environmental modifications induce changes in the classical spatial distribution of some native dominant copepod species such as *Eurytemora affinis* (Chaalali et al., 2013a). Previous studies have documented the ecological preferendum of some native species in Northern European estuaries (Hutchinson, 1978). This preferendum is mainly linked to salinity (Sautour and Castel, 1995; Vilas et al., 2009). *E. affinis* has its salinity preferendum in the oligo-mesohaline section (Gyllenberg and Lundqvist, 1978; Castel, 1995; Sautour and Castel, 1995; David et al., 2005). Since a few years this species has been also observed in the oligohaline/freshwater section of several estuaries (Lee, 1999, 2000; Lee et al., 2003, 2011; David et al., 2005; Mialet et al., 2011; Chaalali et al., 2013b). These

environments are highly different from downstream conditions and are of importance in the reproduction processes of *E. affinis* (Castel, 1995; Devreker et al., 2009). This implies that other environmental parameters might drive *E. affinis* development in addition to salinity in this estuarine section (Sautour and Castel, 1995). The simultaneous increase of both particulate organic matter content upstream and water temperature, as well as the subsequent low water oxygenation (Etcheber et al., 2011), reinforce the changes in the environmental conditions encountered by *E. affinis* in the oligohaline/freshwater section of the estuary and thus might limit *E. affinis* development.

As a result, the concept of a specific and constant ecological niche for a given species is more complicated than expected due to rapid environmental changes and species adaptation processes. These processes can be genetic as it was observed in the St Lawrence estuary or in Western Europe estuaries (Lee, 1999, 2000; Winkler et al., 2011).

Long-term environmental changes are actually known to potentially affect the distribution of planktonic species. *E. affinis* is very well adapted to the estuarine continuum and its migration upstream might be due to both marine intrusion and active migration (Chaalali et al., 2013b), facilitated by its strong osmoregulatory capacities (Johnson et al., 2014). Appeltans et al. (2003) reported a shift in *E. affinis* distribution in the Scheldt estuary, where the species moved from brackish to freshwater environment in relation to an increase of oxygen concentration in the fluvial zone. In the Gironde estuary, the species was found at a salinity optimum of 0 (Sautour and Castel, 1995), i.e. lower than historical records.

The aim of this paper was to investigate the spatio-temporal distribution of *E. affinis* in the oligohaline/freshwater section of the Gironde estuary in relation to environmental forcings. We first tested if this distribution was related to the same forcing parameters as those observed downstream using the environmental envelope model proposed by Chaalali et al. (2013b). A characterization of *E. affinis* distribution in relation to local environmental factors allowed then to establish which parameters might be considered in the oligohaline/freshwater section of the Gironde estuary and to propose a new environmental envelope model of *E. affinis* in order to characterize the ability of this species to adapt to new environmental conditions.

2 Materials and methods

2.1 Study area and biological model

The Gironde estuary (45°40'N-44°41'N, 0°23'W-1°11'W), located in SW France, is considered as the largest European estuary, with an area of about 625 km² at high tide (Lobry et al., 2003). It is a macrotidal (tidal range between 1.7 and 5.1 m) estuary with a maximum depth of 10 m in its downstream part. The estuary is formed by the junction of the Garonne and Dordogne rivers (Fig. 4.7) which contribute to 65% and 35%, respectively, of the total freshwater inputs. Both rivers drain a 71000 km² catchment area (Jouanneau and Latouche, 1981) with a mean flow ranging from 250 m³.s⁻¹ (in August–September) to 1500 m³.s⁻¹ (in January–February). The upstream limit of the salinity intrusion is located between 40 and 75 km from the inlet depending on the river flow. Because of its macrotidal property, estuarine waters are considered as well mixed except in the downstream section where the system is considered as a stratified system (Allen et al., 1980). One of the main characteristics of the Gironde estuary is its high turbidity with a mean concentration of suspended matter higher than 500 mg.l⁻¹. Because of this high turbidity, the Gironde estuary is characterized by a low primary production (Heip et al., 1995).

The Garonne and Dordogne freshwater sections influenced by tide form the Gironde fluvial-estuarine system. The tidal influence ends at about 180 km upstream from the estuary mouth (Sottolichio and Castaing, 1999). The fluvial-estuarine system of the Gironde is characterized by hypoxic events during the lowest water level periods and in the presence of the MTZ, especially when water temperatures are high, i.e. in August-September (Commarieu, 2007; Etcheber et al., 2007, 2011). The hypoxic events are observed in the Dordogne river (60-70% of oxygen saturation rate) but are strongly higher within the Garonne river close to the city of Bordeaux (from less than 30% to 60% of oxygen saturation rate; Commarieu, 2007).

The Gironde estuary is often described as a heterotrophic system due to the light-limitation of autochthonous primary production (Irigoien and Castel, 1997). Zooplankton is considered to play a key role within the Gironde food web and *in fine* in the carbon cycle (David et al., 2006b; Lobry et al., 2008). Because of their short life cycle and generation time, these organisms have also been described as good bio-indicators because they exhibit rapid response to environmental changes (Beaugrand, 2005; Chaalali et al., 2013a). No data are

available concerning the zooplankton community diversity and structure in the fluvial-estuarine system of the Gironde estuary. However, it has been shown that the calanoid copepod *Eurytemora affinis*, which is the dominant zooplankton species in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (David et al., 2005), recently moved upstream in relation to an increase in both water temperature and salinity (Chaalali et al., 2013b). These authors observed with a long period data set (1978 – 2009) analysis that the annual abundances of *E. affinis* increased in the upstream sections where this species was found three decades earlier and inversely in the downstream sections. Results from Chaalali et al. (2013b) suggested a gaussian interaction between *E. affinis* and temperature with an optimum around 15°C and a linear relationship with salinity (optimum 0).

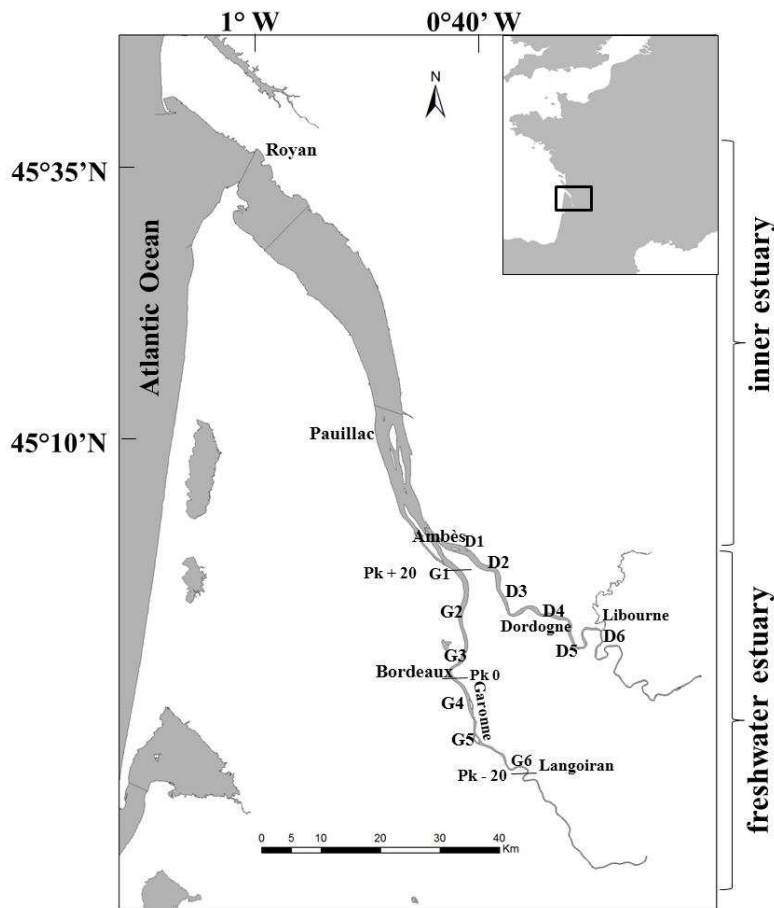


Figure 4.7 : Map of the Gironde estuary and location of the sampling stations (G1-G6 and D1-D6) in the oligohaline/freshwater section. Pk: kilometric point from Bordeaux city (Pk 0); Pk-20 and Pk+20 indicate the points located 20 km upstream and downstream, respectively, of Bordeaux city.

2.2 Sampling and field treatments

Sampling was performed in the oligohaline/freshwater estuarine section of the Gironde estuary, i.e. between the junction point of the Garonne and Dordogne rivers (Ambès) and the upstream limit of tidal influence in both rivers (Fig. 4.7). Six water bodies were sampled in the Garonne river: a station at the upstream limit (G6 at Langoiran, sampled at low tide, thus considered as the continental reference), a station at the downstream limit of the fluvial estuarine section (G1 at Ambès, sampled at high tide at the limit between oligohaline and fresh waters), and a median station at Bacalan, sampled at four tidal moments (high tide = G2, ebb tide = G3, low tide = G5, flood tide = G4) in order to sample four distinct intermediate water bodies (Fig. 4.7). The same sampling strategy was used in the Dordogne river: station D6 located at Libourne (continental reference), station D1 at Ambès (oligohaline limit), and a median station at Cubzac-les-Ponts, sampled at high tide (D2), ebb (D3), low tide (D4) and flood (D5) (Fig. 4.7).

In both rivers, the position of each water body sampled at stations G2, G6, D2, and D6 was calculated for a theoretical tide in order to investigate the spatial distribution of plankton at high tide. The determination was done using the curves of current speed during a tidal cycle. The methodology was based on the hydro-sedimentary model SIAM 3D (Brenon and Le Hir, 1999) and on a polynomial model allowing to adjust the speed profiles and to calculate the theoretical displacement of each water body (Chaalali et al., 2013b).

Samples were collected monthly from February 2011 to November 2011 for environmental parameters and zooplankton. At each station, temperature, salinity and conductivity were measured using a WTW Tetracon 325 probe. At the same time, sub-surface water (1 m depth) was collected using a 5-L Niskin bottle and poured in a pre-cleaned container for laboratory determination of suspended particulate matter (SPM), particulate organic carbon and nitrogen (POC and PON) concentrations, isotopic composition of SPM, chlorophyll and phaeopigment concentrations. Data on oxygen concentrations and river flows were obtained from the MAGEST survey and the Grand Port Maritime de Bordeaux (Etcheber et al., 2011).

For further analyses, water samples were immediately filtered on (1) pre-combusted (4 h at 450°C) and pre-weighed Whatman 47 mm GF/F filters for SPM concentrations, (2) pre-combusted Whatman 25 mm GF/F filters for POC and PON concentrations, (3) pre-combusted Whatman 47 mm GF/F filters for the determination of isotopic composition of SPM, or (4) Whatman 47 mm GF/F filters for chlorophyll and phaeopigment concentrations.

Zooplankton was sampled at the same periodicity at downstream and upstream stations (G1, G6, D1, and D6), using a standard 63- μm net at 1 m depth. At the other stations, it was sampled at 1 m depth with a motor-pump connected to a standard 63- μm net. According to the turbidity, the volume of water filtered through the nets ranged from 1 m^3 to 22 m^3 (Oceanics mechanical flowmeter).

2.3 Laboratory conservation and analyses

Filters dedicated to SPM concentrations were dried 48 h at 50°C and stored at 60°C until analyses. The concentrations were determined by weight difference.

Filters for POC and PON concentrations were dried at 50°C and stored at 60°C until analyses. They were decarbonated with 1.2N HCl, dried again and analyzed using a ThermoFinnigan CN Flash Elemental Analyser series 1112 (Lorrain et al., 2003).

Filters for the isotopic compositions of SPM were dried 48 h at 50°C and stored in a desiccator. Before analyses, filters were scrubbed and put into tin cups for the determination of N isotopic composition ($\delta^{15}\text{N}$) and in silver cups for the determination of C isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$). Analyses were conducted with a CarloErba NC2500 elemental analyzer coupled with an isotope ratio mass spectrometer (IRMS; Isoprime, GV Instruments). A mixing model was used with the SIAR (Stable Isotope Analysis in R) package to determine the signatures of the different sources contributing to the total SPM (Parnell et al., 2010).

For chlorophyll and phaeopigment concentrations, filters were stored in liquid nitrogen in the field and at -80°C until analyses. The extraction was done in 90% acetone solution at 4°C during 12 h and the fluorescence of the extract was measured using a Perkin Elmer LS55 spectrofluorimeter according to the method of Neveux and Lantoiné (1993).

Zooplankton samples were preserved until laboratory treatments in 10% seawater formalin. Samples were stained with Rose Bengal in order to facilitate observation. Afterwards samples were rinsed in clear water and put in an 800 mL beaker. An aliquote (ranging from 10 to 20 mL, depending on zooplankton and SPM concentrations) was placed in a Dolfuss bowl in order to get 200 copepods according to the method of Frontier (1972). Determination and counting were realized under a Leica MZ6 stereomicroscope.

2.4 Data analyses

2.4.1 Spatio-temporal variations of *Eurytemora affinis*

Variations in the abundance of *E. affinis* between both estuarine rivers and between stations within a river were tested with one-way ANOVAs or non-parametric Kruskal-Wallis ANOVAs depending on Levene test results for homoscedasticity. All analyses were conducted with the Statistica 7.0 software.

2.4.2 Identification of variables explaining the variability of *E. affinis* abundance

We first used the environmental envelope model defined by Chaalali et al. (2013b) for *E. affinis* in the meso- and polyhaline areas of the Gironde estuary. This model predicted a Gaussian relationship between *E. affinis* abundance and temperature, and a linear relationship with salinity. The comparison between modelled and raw data allowed us to discuss the importance of water temperature and salinity for the spatio-temporal dynamics of the species in the oligohaline/freshwater section where salinity is quite low and constant. Moreover, we compared our raw abundance data to the 3-dimensional envelope simulated abundance data and we estimated *E. affinis* abundances given by the model from salinity and temperature data obtained in 2011. This modelling approach was performed using MATLAB software.

We secondly performed non-parametric Spearman correlation tests (Statistica 7.0 software) on standardized data in order to identify other environmental variables explaining the distribution of *E. affinis* in the oligohaline/freshwater section. Previously, a Draftsman analysis was conducted using the Primer 6.0 software to match the co-correlated variables.

2.4.3 Construction of an environmental envelope model for *E. affinis* in the oligohaline/freshwater section

Based on these results, a new environmental envelope model was developed. We first analyzed graphically the raw data in order to identify the function to apply between species abundance and selected environmental parameters. We applied a Gaussian function, often used to model the ecological niche *sensu* Hutchinson (Fort et al., 2012; Chaalali et al., 2013b), when maximum abundances surrounded lower ones (two decreasing slopes). When this

distribution was not observed, we used a linear model to describe the variations of *E. affinis* abundance according to environmental parameters. A validation step consisted in (i) the graphical analysis of the plotted 3-dimensional environmental envelope, and (ii) estimating the relationship between modelled and observed abundances in the oligohaline/freshwater section of the Gironde estuary using a determination coefficient of Pearson associated to a test assigning the significance of the correlation.

2.4.4 Relevance of the model at the scale of the oligohaline/freshwater section

The quality of the environmental niche model was discussed by comparing the results obtained for the most ‘contrasted’ stations (based on environmental variability). In order to select contrasted stations in terms of environmental variability, a PCA was performed on the annual means of the different environmental parameters monitored (i.e., water temperature, salinity, SPM, chlorophylls *a*, *b*, *c* and phaeopigments *a*, *b*, *c* concentrations, conductivity, $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, POC and PON) at all stations. The Principal Component Analysis (PCA; Legendre and Legendre, 1998) was performed using Statistica 7.0 software.

3 Results

3.1 Spatial and intra-annual variability of *Eurytemora affinis* in the fluvial section of the Gironde estuary

In both the Garonne and Dordogne rivers, *E. affinis* had only one annual production period, in spring (Fig. 4.8). In the Garonne river, the highest abundances were located around the downstream station G2 in March (15 794 ind.m⁻³) and in April (17 273 ind.m⁻³) and at the most upstream station (G6) in June (26 990 ind.m⁻³). In the Dordogne river, a single, lower peak of abundance (13 636 ind.m⁻³) was found at the downstream stations D2 and D3 in April. Neither a significant difference in the annual mean abundance of *E. affinis* between both rivers (one-way Anova, $p = 0.971$) nor a significant intra-river variability of the abundance of *E. affinis* (Anova one way “Stations”; Garonne, $p = 0.913$; Dordogne, $p = 0.213$) were observed. In contrast, a significant temporal variability in the abundance of *E.*

affinis was found (one-way Anova, $p < 0.01$) with the spring months characterized by higher abundances.

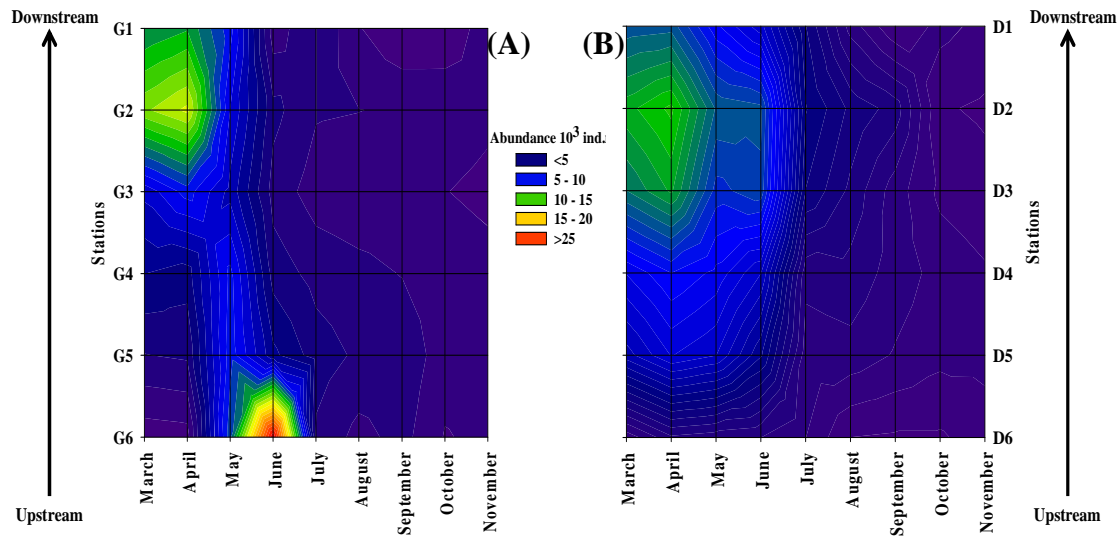


Figure 4.8: Spatio-temporal variation of the abundance of *Eurytemora affinis* in the oligohaline/freshwater section of the Gironde estuary from March to November 2011. (A) Garonne river, (B) Dordogne river.

3.2 Environmental envelope model based on salinity and temperature

The comparison between our raw data obtained from the oligohaline/freshwater section and those calculated for the environmental envelope of *E. affinis* based on water temperature and salinity (Chaalali et al., 2013a, b) revealed that the salinity (and therefore spatial) contrast was much more lower than the lengthways distribution of *E. affinis* (Fig. 4.9.A). In the fluvial system of the Gironde estuary, our raw data were higher than the data estimated with the envelope model. In addition, the highest abundances of *E. affinis* were observed at a temperature around 16°C (Fig. 4.9.B).

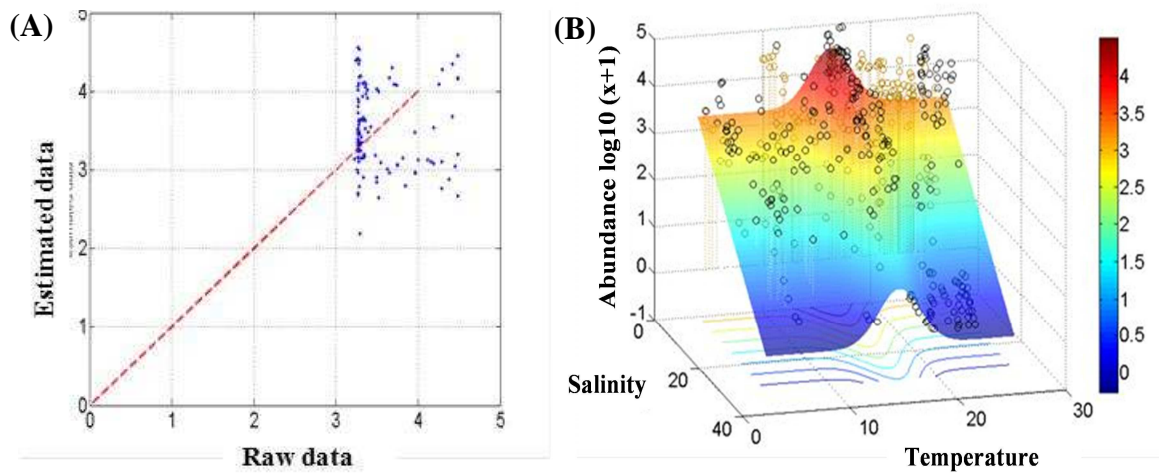


Figure 4.9: Abundance of *Eurytemora affinis* (A) as a function of both annual salinity and temperature in order to observed their optimum. Modelled species abundances (B) were plotted against raw data and both the bisector and the Pearson coefficient of determination were superimposed (A): data from Chaalali et al. (2013) on the whole salinity gradient in black dots, and data from the fluvial zone in brown dots.

3.3 Environmental parameters related to *E. affinis* dynamics

Non-parametric Spearman correlation tests were performed to determine which environmental parameters could be significantly associated to the abundance of *E. affinis*. Temperature was significantly correlated to *E. affinis* abundances ($p < 0.05$), whereas phaeophytin *b* and conductivity were significantly ($p < 0.05$) anti-correlated to *E. affinis* abundances. These parameters could therefore allow to better determine *E. affinis* niche and to estimate both its distribution and annual dynamics.

3.4 A new environmental envelope model of *E. affinis*

A model considering conductivity and temperature as explicative parameters was tested, but the results were not conclusive, because the correlation coefficient was to low and there were some problems with local minimum. We tested the model afterwards with phaeophytin *b* and temperature.

The abundance of *E. affinis* [E] (expressed as $\log_{10}(x+1)$) is a function of the sum of a linear relationship with phaeophytin *b* [P], and a Gaussian relationship with water temperature [T], as follows:

$$E = C_1 \times e^{-\left(\frac{(T-u)^2}{2s^2}\right)} + aP + C_2 \quad \text{with :}$$

- [C1] = the maximum species abundance recorded,
- [C2] = the intercept of the linear relationship between *E. affinis* and phaeophytin *b* concentration,
- [a] = the slope of the linear relationship between *E. affinis* and phaeophytin *b* concentration,
- [u] and [s] = *E. affinis* thermal optimum and tolerance, respectively.

C1, C2, u, a and s were determined by minimizing the sum of squares of the residuals assessed by calculating the differences between both observed and predicted abundances.

Globally, the new environmental envelope model based on temperature and phaeophytin *b* estimated abundances of *E. affinis* close to real data (explaining $r^2 = 0.53$ of the total variance with $p < 0.05$). There was no strong under- or overestimations between raw and modelled abundances with no problem of local minimum (Fig. 4.10). The analysis of the three-dimensional envelope reinforced the result of a thermal optimum for the species centered around 19°C. Moreover, the phaeopigment *b* concentration, negatively related to *E. affinis* abundance, seemed to explain a more important range of abundance variability than temperature. The two variables did not seem to completely linearly covariate since, for instance, high abundances of *E. affinis* were observed at low phaeophytin *b* concentrations and for a temperature that was not at the species optimum.

The comparison between observed and modelled data was conclusive with a significant (Pearson) correlation ($p\text{-value} < 0.05$) (when computed on all the observations).

However, no significant difference between stations of the same river was observed when considering *E. affinis* annual modelled abundances ($p\text{-value} = 0.099$). No significant difference in raw data of *E. affinis* abundances was found between rivers (Kruskal-Wallis test; $p = 0.225$) (Figs. 4.10.A and B). At a temporal scale, a clear seasonal variability was observed ($p = 0.001$) on raw data.

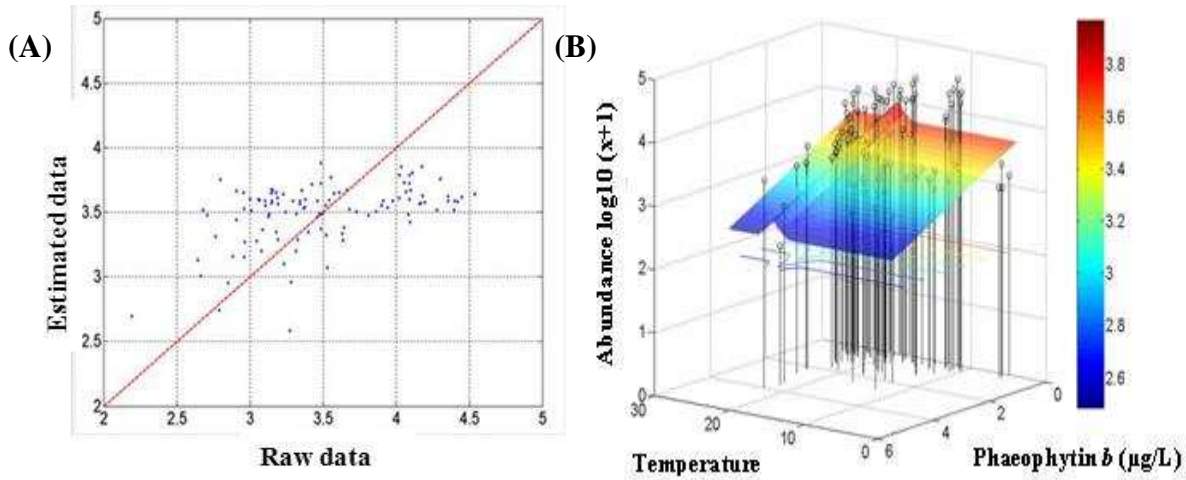


Figure 4.10 : Abundance of *Eurytemora affinis* (A) as a function of both annual pheophytin *b* and temperature in order to observed their optimum. Modelled species abundances (B) were plotted against raw data and both the bisector and the Pearson coefficient of determination were superimposed (A).

3.5 Relevance of the model at the scale of the oligohaline/freshwater section

The PCA (Fig. 4.11) on the environmental data explained 43.19 and 17.78% of the total variance for the first two components, respectively (i.e., 61% in total). The first principal component (PC1), reflecting the main source of variability (higher variance), allowed us to discriminate the two upstream stations (G6 and D6) in terms of environmental parameters related to the highest values of the COP/MES and COP/chl *a* ratios from the other stations, and particularly opposed the most upstream to the most downstream stations (D1 and G1). This PC1 was also strongly positively correlated to phaeophytin *b* concentration ($r = 0.96$) and negatively to COP/MES and COP/chl *a* ratios ($r = -0.71$ and -0.91 , respectively).

Therefore, based on this analysis to define contrasted stations to analyse our model quality and the estimations of species dynamics, we selected a group of stations composed then of upstream (D6, G6) and downstream (D1, G1) stations.

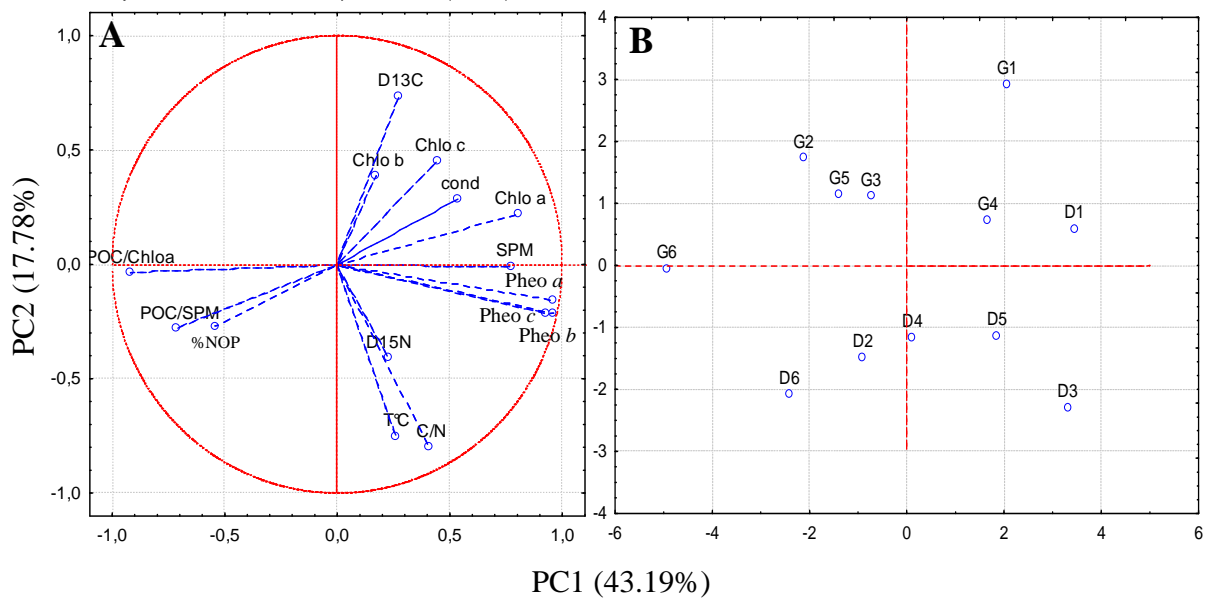


Figure 4.11 : Principal Component Analysis on environmental parameters: (A) correlation circle with chlorophylls *a*, *b*, *c* (Chlo *a*, *b*, *c*), phaeopigments *a*, *b*, *c* (Pheo *a*, *b*, *c*), particulate organic carbon (POC/SPM) and nitrogen (%NOP), suspended particulate matter (SPM), conductivity (cond), temperature (T°C), $\delta^{15}\text{N}$ (D15N), $\delta^{13}\text{C}$ (D13C); (B) individuals factorial map.

Regarding the estimates from the model, the production period of *E. affinis* was underestimated in the upstream stations of both rivers when compared to raw data (Fig. 4.12), and the dynamics was quite well estimated at downstream stations compared to more upstream stations (D6, G6), in relation with very low phaeophytin *b* concentrations.

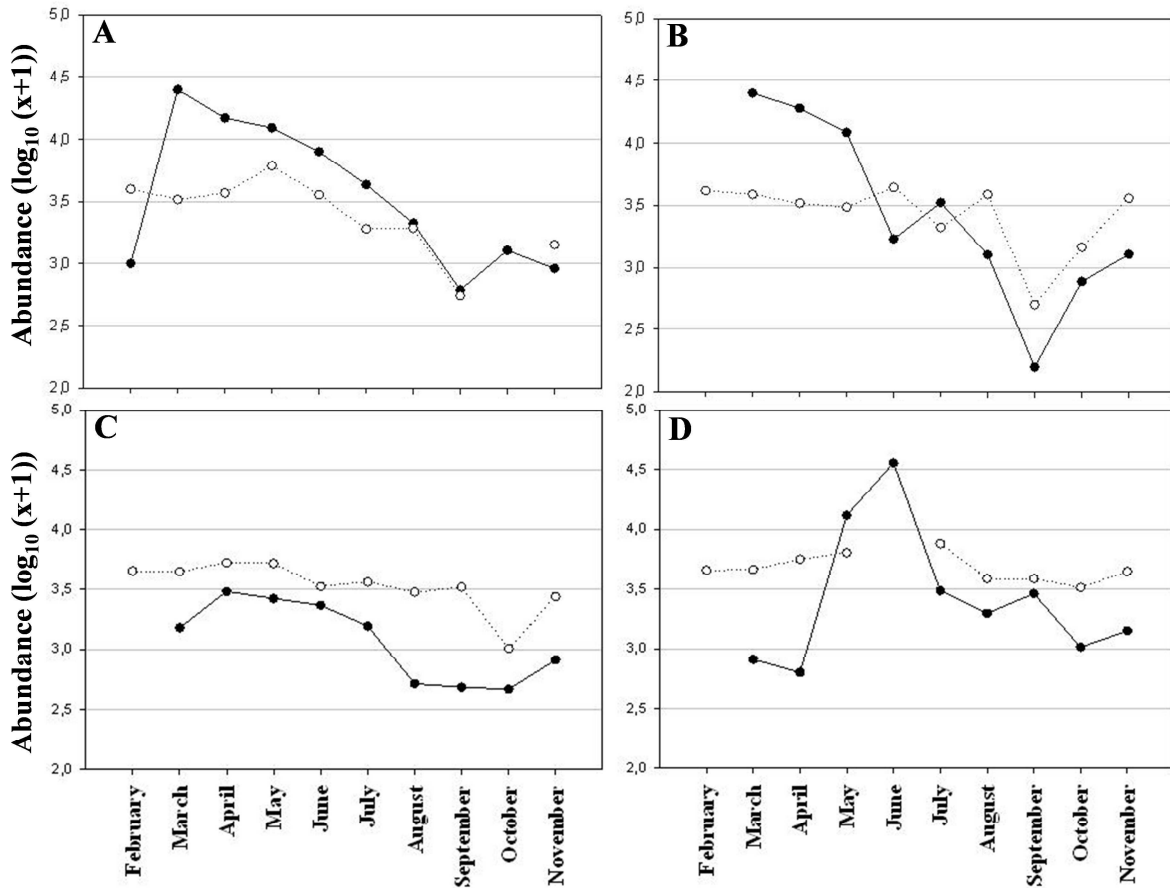


Figure 4.12 : Annual variation of *E. affinis* abundance at stations D1 (A), G1 (B), D6 (C) and G6 (D) from February to November 2011. Black dotted line: raw data; white dotted line: modelled data.

4 Discussion

Our study presents the first assessment of the spatio-temporal distribution of *Eurytemora affinis* in the fluvial section of the Gironde estuary and addresses the question of the environmental parameters determining the distribution of this estuarine species in this area. The copepod *E. affinis* is classically associated to brackish waters (salinities ranging from 5 to 15; Castel, 1995; David et al., 2005) but in our study, it was also observed in the freshwater estuarine zones. Our results associated with those of Chaalali et al. (2013b) show that the colonization of the oligohaline/freshwater section by *E. affinis* is effective and that the salinity gradient encountered by *E. affinis* in this section represented less than $\approx 10\%$ of its total tolerance salinity range (i.e. from the mouth of the estuary to the sampled stations upstream). However, results obtain from this study allowed to reinforce hypotheses made on the variation of the spatial distribution of some planktonic species.

Theoretically, the ecological niche of Hutchinson (1957) is considered as an envelope in which each dimension represents a specific environmental resource or condition to each species. The model of Chaalali et al. (2013b) showing a clear relationship between *E. affinis* abundances and salinity is adapted to brackish waters. In the oligohaline/freshwater section of the Gironde estuary, where the salinity range is very low, salinity does not appear as a fundamental environmental parameter conditioning *E. affinis* distribution, as observed on *E. affinis* 3-dimensional modeled envelope. On the other hand, our study and the work done by Chaalali et al. (2013b) agree on species thermal optimum around 17-19°C. This temperature optimum corresponds to the observation of the highest abundances of *E. affinis* and is slightly higher than values found in the Ems, Seine, Scheldt and Gironde estuaries (Gyllenberg and Lundqvist, 1978; Sautour and Castel, 1995; David et al., 2005; Devreker et al., 2009; Mialet et al., 2011).

In addition to temperature that plays a key role in structuring the spatial distribution of copepods in estuaries, other factors might drive the ecological niche of *E. affinis* in the oligohaline/freshwater section of the Gironde estuary. Our results showed that the abundances of *E. affinis* were correlated with phaeopigment *b* concentrations, explaining a higher range of variation of *E. affinis* abundance than temperature. Usually, chlorophyll concentration is described as a significant predictor of species dynamics, indicating that the abundance of species depends on primary production. However, some studies showed that phaeopigments can be the most significant predictor of overall copepod density, biomass and diversity in estuaries (e.g. in the Chikugo estuary: Islam et al., 2006), or in the upstream section of estuaries (e.g. in the St. Lawrence and Gironde estuaries: Irigoien and Castel, 1997; Winkler et al., 2003; David et al., 2005), or within the MTZ (e.g. in the Chesapeake Bay: Roman et al., 2001). In the oligo-mesohaline and fluvial sections of the Gironde estuary, the high turbidity decreases the light penetration in the water column and prevents primary production. The particulate organic carbon concentration represents about 1.5% of the stock of SPM carbon content in the Gironde estuary (Etcheber et al., 2007) and, among this organic pool, only 10% originates from local phytoplankton (Irigoien and Castel, 1997; Garnier et al., 2001; Etcheber et al., 2011), the remaining being composed of allochthonous detritus including phytoplankton cells with degraded pigments.

As a consequence, these high turbidities directly impact the nutritional environment of copepods, as well as their feeding behaviour, reproduction and survival capacities (Gasparini et al., 1999). Our model shows that degraded chlorophyll pigments (phaeophytin *b*) are an

important parameter influencing *E. affinis* spatio-temporal dynamics and suggests that this species is able to feed on a various pool of food particles (Gasparini et al., 1999). This result is consistent with literature data (Tackx et al., 2003) and allows to precise previous results obtained in the Gironde estuary showing that *E. affinis* is able to develop efficiently in water bodies associated to high detrital organic matter concentrations (Veyssy et al., 1999; Savoye et al., 2012) suggesting its capability to feed on a pool of various particles (David et al., 2006b). The relationship between *E. affinis* abundances and phaeopigment concentrations also reinforces the fact that this species is able to adapt its feeding behaviour as a function of available resource quantity and quality according to the season and location, despite its preference for phytoplankton (Allan et al., 1977; DeMott, 1988, 1995; Tackx et al., 2003). It can graze on algae, bacteria, organic detritus and protozoans, including ciliates and dinoflagellates (Boak and Goulder, 1983; Powell and Berry, 1990; Gasparini and Castel, 1997; David et al., 2007) and can increase its feeding on heterotrophic plankton rather than autotrophic plankton when SPM concentration increases (Gasparini and Castel, 1997; Merrell and Stoecker, 1998; Torke, 2001; Nzigou, 2012).

Our model based on both phaeophytin *b* concentration and temperature is globally consistent in the oligohaline/freshwater section of the Gironde estuary: raw and estimated abundances are very close, which means that the model simulates quite well the downstream abundances of *E. affinis* with a clear decrease between summer and winter. On the contrary, in the two upstream stations, the model underestimates or does not predict the biomass peak.

From an environmental point of view, this upstream area strongly differs from the downstream one as it is associated to lower detrital matter concentrations. The lowest values of phaeophytin *b* concentrations were found in this upstream area leading to the worse estimations of species temporal variability. This is probably due to lower residence time of water bodies than downstream and to higher continental inputs with a potentially better food quality for *E. affinis*.

Chaalali et al. (2013b) suggested that the distribution of *E. affinis* in the Gironde estuary depended on water temperature and salinity. However, our work highlighted the need to adapt the environmental envelope in an area where salinity gradient is low by taking into account other parameters.

The present work highlights the capacity of *E. affinis* as zooplanktonic species to adapt to various environmental conditions. This is particularly true in highly variable environments such as estuaries, and mainly at their frontiers (in the present case, the oligohaline/freshwater

section). Indeed, this part of the Gironde estuary is often associated with oxygen saturation problems (critical values under 20%) during the lowest water level periods, which usually occur during summer when the water temperature increases and the maximum turbidity zone (MTZ) moves upstream because of the decrease of river flow (Commarieu, 2007; Etcheber et al., 2011). In this section where the influence of salinity decreases (see above), other environmental parameters are of importance to explain zooplankton dynamics. The MTZ is described as an entrapment zone for zooplankton (Sautour and Castel, 1995; Roman et al., 2001) and is considered as an environmentally stressful zone (Modéran et al., 2010). This zone can be considered as a physical barrier for zooplankton between the freshwater and haline zones, inducing the localization of *E. affinis* population just upstream the turbidity maximum as a result of both hydrodynamic processes and survival (Castel 1993; Gasparini et al., 1999; David et al. 2005). Consequently, the presence of *E. affinis* in the fluvial section of the Gironde estuary should be directly linked to the displacement of the MTZ, but our results show that *E. affinis* is present in the fluvial section of the estuary far upstream the maximum of turbidity all over the year, even when hypoxic events occur in summer in or around the MTZ. This implies that the upstream limit of this species does not only depend on the localization of the MTZ and that *E. affinis* is able to adapt to upstream conditions as it is observed in the Scheldt estuary in response to the improvement of oxygen conditions and water quality (Appeltans et al., 2003; Tackx et al., 2004; Mialet et al., 2011).

These conclusions reinforce other observations that highlight the capacity of this copepod to adapt to environmental conditions in the oligohaline/freshwater zone of estuaries. It can be explained by the very important capability of *E. affinis* osmoregulation which allows it to quickly (12 h) adapt to low salinity environments (Johnson et al., 2014).

As a consequence, there are many perspectives of work to refine the *E. affinis* environmental envelope. From a global point of view, our work illustrates the capacities of some organisms to shift from specific optimal environmental conditions to others. This is a particularly interesting point in the present context of rapid global change, indicating that the future spatio-temporal distribution of organisms deduced from present ecological niche has to be considered cautiously. In our case, this is probably linked to genetically different populations occurring in the estuary for the *E. affinis* complex, as it was recently described in the Saint-Lawrence estuary or in Western Europe (Winkler et al., 2011) or in the Scheldt estuary (Gasmi et al., 2014).

The modelling work proposed in the present study needs further improvements to correct the limits of our preliminary approach. It should be done, for example, by using a non-parametric probabilistic ecological niche model (the NPPEN model; Beaugrand et al., 2011). This ecological niche model requires a high number of observations to estimate the species envelope which could consequently improve our results. In addition, the NPPEN model could also be used to simulate the future dynamics (e.g. with climate change scenarios) of *E. affinis* as it was already tested for other species (Beaugrand et al., 2011; Lenoir, 2011; Rombouts et al., 2009; Raybaud et al., 2013). This will be the next step of our approach.

Acknowledgements

This work was conducted within the frame of the ETIAGE project (Etude intégrée de l'effet des apports amont et locaux sur le fonctionnement de la Garonne estuarienne) funded by Communauté Urbaine de Bordeaux, Agence de l'Eau Adour-Garonne and Lyonnaise des Eaux. Thanks are due to the Grand port Maritime de Bordeaux, Conseil Régional Aquitaine, Conseil Régional de la Gironde and Bordeaux University. The authors also thank the support of the Observatoire Aquitain des Sciences de l'Univers.

References

- Allan, J.D., Richman, S., Heinle, D.R., Huff, R., 1977. Grazing in juvenile stages of some estuarine calanoid copepods. *Mar. Biol.* 43, 317-331.
- Allen, G.P., Salomon, J.C., Bassoullet, P., Du Penhoat, Y., de Grandpré, C., 1980. Effects of tides on mixing and suspended sediment transport in macrotidal estuaries. *Sedim. Geol.* 26, 69-90.
- Appeltans, W., Hannouti, A., van Damme, S., Soetaert, K., Vanthomme, R., Tackx, M., 2003. Zooplankton in the Schelde estuary (Belgium/The Netherlands). The distribution of *Eurytemora affinis*: effect of oxygen? *J. Plankton Res.* 25, 1441-1445.
- Beaugrand, G., 2005. Monitoring pelagic ecosystems using plankton indicators. *ICES J. Mar. Sci.* 62, 333-338.
- Beaugrand, G., Kirby, R.R., 2010. Spatial changes in the sensitivity of Atlantic cod to climate-driven effects in the plankton. *Clim. Res.* 41, 15-19.
- Beaugrand, G., Lenoir, S., Ibañez, F., Manté, C., 2011. A new model to assess the probability of occurrence of a species, based on presence-only data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 424, 175-190.

- Beyst, B., Buysse, D., Dewicke, A., Mees, J., 2001. Surf zone hyperbenthos of Belgian sandy beaches: seasonal patterns. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 53, 877-895.
- Boak, A.C., Goulder, R., 1983. Bacterioplankton in the diet of the calanoid copepod *Eurytemora* sp. in the Humber Estuary. *Mar. Biol.* 73, 139-149.
- Brenon, I., Le Hir, P., 1999. Modelling the turbidity maximum in the Seine estuary (France): Identification of formation processes. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 49, 525-544.
- Castel, J. 1993. Long-term distribution of zooplankton in the Gironde estuary and its relation with river flow and suspended matter. *Cah. Biol. Mar.* 34, 145-163.
- Castel, J., 1995. Long-term changes in the population of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in the Gironde estuary (1978-1992). *Hydrobiologia* 311, 85-101.
- Chaalali, A., Beaugrand, G., Boët, P., Sautour, B., 2013a. Climate-caused abrupt shifts in a European macrotidal estuary. *Estuar. Coasts* 36, 1193-1205.
- Chaalali, A., Chevillot, X., Beaugrand, G., David, V., Luczak, C., Boët, P., Sottolichio, A., Sautour, B., 2013b. Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: A warming and marinisation consequence? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 134, 150-161.
- Commarieu, M.V., 2007. Oxygénation des eaux dans un estuaire hyperturbide (Gironde) : observations in situ, expérimentation et modélisation. PhD Thesis, Univ. Bordeaux 1.
- David, V., Chardy, P., Sautour, B., 2006a. Fitting a predator-prey model to zooplankton time-series data in the Gironde estuary (France): Ecological significance of the parameters. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 67, 605-617.
- 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). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64, 171-184.
- David, V., Sautour, B., Galois, R., Chardy, P., 2006b. 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.
- Day, J.W. Jr., Crump, B., Kemp, M., Yañez-Arancibia, A. 2012. *in* Day, J. W., Crump, B.C., Kemp, W. M., Yanez – Arancibia, A. *Estuarine Ecology*, second edition Chap 1. Wiley-Blackwell ed., New-Jersey. 1-19pp. .

- DeMott, W.R., 1988. Discrimination between algae and detritus by freshwater and marine zooplankton. *Bull. Mar. Sci.* 43, 486-499.
- DeMott, W.R., 1995. Optimal foraging by a suspension-feeding copepod: responses to short-term and seasonal variation in food resources. *Oecologia* 103, 230-240.
- Devreker, D., Souissi, S., Winkler, G., Forget-Leray, J., Leboulenger, F., 2009. Effects of salinity, temperature and individual variability on the reproduction of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) from the Seine estuary: A laboratory study. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 368, 113-123.
- Etcheber, H., Schmidt, S., Sottolichio, A., Maneux, E., Chabaux, G., Escalier, J.M., Wennekes, H., Derriennic, H., Schmeltz, M., Quémener, L., Repecaud, M., Woerther, P., Castaing, P., 2011. Monitoring water quality in estuarine environments: lessons from the MAGEST monitoring program in the Gironde fluvial-estuarine system. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 15, 831-840.
- Etcheber, H., Taillez, A., Abril, G., Garnier, J., Servais, P., Moatar, F., Commarieu, M.V., 2007. Particulate organic carbon in the estuarine turbidity maxima of the Gironde, Loire and Seine estuaries: origin and lability. *Hydrobiologia* 588, 245-259.
- Fort, J., Beaugrand, G., Grémillet, D., Phillips, R.A., 2012. Biologging, remotely-sensed oceanography and the Continuous Plankton Recorder reveal the environmental determinants of a seabird wintering hotspot. *PLoS ONE* 7(7):e41194.
- Frontier, S., 1972. Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 8, 121-132.
- Garnier, J., Servais, P., Billen, G., Akopian, M., Brion, N., 2001. Lower Seine River and estuary (France) carbon and oxygen budgets during low flow. *Estuar. Coasts* 24, 964-976.
- Gasmi, S., Ferval, M., Pelissier, C., D'Amico, F., Maris, T., Tackx, M., Legal, L., 2014. Genetic diversity among the *Eurytemora affinis* species complex in the Scheldt estuary and its tributaries using ISSR-PCR marker assay. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 145, 22-30.
- Gasparini, S., Castel, J., 1997. Autotrophic and heterotrophic nanioplankton in the diet of the estuarine copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia bifilosa*. *J. Plankton Res.* 19, 877-890.
- Gasparini, S., Castel, J., Irigoien, X., 1999. Impact of suspended particulate matter on egg production of the estuarine copepod, *Eurytemora affinis*. *J. Mar. Syst.* 22, 195-205.
- Gyllenberg, G., Lundqvist, G., 1978. Utilization of dissolved glucose by two copepod species. *Ann. Zool. Fennici* 15, 323-327.

- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* 319, 948-952.
- Heip, C.H.R., Goosen, N.K., Herman, P.M.J., Kromkamp, J.C., Middelburg, J.J., Soetaert, K.E.R., 1995. Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 33, 1-149.
- Hutchinson, G.E., 1978. An introduction to population ecology. Yale University Press, New Haven and London, 256 pp.
- I.P.C.C., 2013. The physical science basis. Contribution of Working Group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Bern University,.
- Irigoiien, X., Castel, J., 1997. Light limitation and distribution of chlorophyll pigments in a highly turbid estuary: the Gironde (SW France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 44, 507-517.
- Islam, M.S., Ueda, H., Tanaka, M., 2006. Spatial and seasonal variations in copepod communities related to turbidity maximum along the Chikugo estuarine gradient in the upper Ariake Bay, Japan. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 68, 113-126.
- Johnson, K.E., Perreau, L., Charmantier, G., Charmantier-Daures, M., Lee, C.E., 2014. Without gills: localization of osmoregulatory function in the copepod *Eurytemora affinis*. *Physiol. Biochem. Zool.* 87, 310-324.
- Jouanneau, J.M., Latouche, C., 1981. The Gironde estuary. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung (Nägele u. Obermiller), Stuttgart.
- Lee, C.E., 1999. Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis*. *Evolution* 53, 1423-1434.
- Lee, C.E., 2000. Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate "populations". *Evolution* 54, 2014-2027.
- Lee, C.E., Kiergaard, M., Gelembiuk, G.W., Eads, B.D., Posavi, M., 2011. Pumping ions: rapid parallel evolution of ionic regulation following habitat invasions. *Evolution* 65, 2229-2244.
- Lee, C.E., Remfert, J.L., Gelembiuk, G.W., 2003. Evolution of physiological tolerance and performance during freshwater invasions. *Integr. Comp. Biol.* 43, 439-449.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. Numerical ecology. 2nd edition, Amsterdam.

- Lenoir, S., 2011. Impact du réchauffement climatique sur la distribution spatiale des ressources halieutiques le long du littoral français: observations et scenarios. PhD Thesis, Univ. Lille 1.
- Licandro, P., Conversi, A., Ibanez, F., Jossi, J., 2001. Time series analysis of interrupted long-term data set (1961–1991) of zooplankton abundance in Gulf of Maine (northern Atlantic, USA). *Oceanol. Acta* 24, 453-466.
- Lobry, J., David, V., Pasquaud, S., Lepage, M., Sautour, B., Rochard, E., 2008. Diversity and stability of an estuarine trophic network. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 358, 13-25.
- Lobry, J., Mourand, L., Rochard, E., Elie, P., 2003. Structure of the Gironde estuarine fish assemblages: a comparison of European estuaries perspective. *Aquat. Liv. Res.* 16, 47-58.
- Lorrain, A., Savoye, N., Chauvaud, L., Paulet, Y.M., Naulet, N., 2003. Decarbonation and preservation method for the analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonated suspended particulate material. *Anal. Chim. Act.* 491, 125-133.
- Mauchline, J., 1998. The biology of calanoid copepods. *Adv. Mar. Biol.* 33, 1-710.
- Merrell, J.R., Stoecker, D.K., 1998. Differential grazing on protozoan microplankton by developmental stages of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* Poppe. *J. Plankton Res.* 20, 289-304.
- Mialet, B., Azémar, F., Maris, T., Sossou, C., Ruiz, P., Lionard, M., Van Damme, S., Lecerf, A., Muylaert, K., Toumi, N., Meire, P., Tackx, M., 2010. Spatial spring distribution of the copepod *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in a restoring estuary, the Scheldt (Belgium). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 88, 116-124.
- Mialet, B., Gouzou, B., Azémar, F., Maris, T., Sossou, C., Toumi, N., Van Damme, S., Meire, P., Tackx, M., 2011. Response of zooplankton to improving water quality in the Scheldt estuary (Belgium). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 93, 47-57.
- 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. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 88, 219-232.
- Neveux, J., Lantoiné, F., 1993. Spectrofluorometric assay of chlorophylls and phaeopigments using the least squares approximation technique. *Deep Sea Res.* I 40, 1747-1765.
- Nzigou, A.R., 2012. Production primaire et fonctionnement écologique en milieu estuarien turbide. Cas de l'estuaire de la Gironde (France). PhD Thesis, Univ. Bordeaux 1.

- Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. PLoS ONE 5 (3):e9672.
- Powell, M.D., Berry, A.J., 1990. Ingestion and regurgitation of living and inert materials by the estuarine copepod *Eurytemora affinis* (Pope) and the influence of salinity. Estuar. Coast. Shelf Sci. 31, 763-773.
- Raybaud, V., Beaugrand, G., Goberville, E., Delebecq, G., Destombe, C., Valero, M., Davoult, D., Morin, P., Gevaert, F., 2013. Decline in kelp in west Europe and climate. PLoS One 8(6):e66044.
- Roff, J.C., Middlebrook, K., Evans, F., 1988. Long-term variability in North Sea zooplankton off the Northumberland coast: productivity of small copepods and analysis of trophic interactions. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 68, 143-164.
- Roman, M.R., Holliday, D.V., Sanford, L.P., 2001. Temporal and spatial patterns of zooplankton in the Chesapeake Bay turbidity maximum. Mar. Ecol. Prog. Ser. 213, 215-227.
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Ibanez, F., Gasparini, S., Chiba, S., Legendre, L., 2009. Global latitudinal variations in marine copepod diversity and environmental factors. Proc. R. Soc. B 276, 3053-3062.
- Sautour, B., Castel, J., 1995. Comparative spring distribution of zooplankton in three macrotidal European estuaries. Hydrobiologia 311, 139-151.
- Savoie, N., David, V., Morisseau, F., Etcheber, H., Abril, G., Billy, I., Charlier, K., Oggian, G., Derriennic, H., Sautour, B., 2012. Origin and composition of particulate organic matter in a macrotidal turbid estuary: The Gironde Estuary, France. Estuar. Coast. Shelf Sci. 108, 16-28.
- Sottolichio, A., Castaing, P., 1999. A synthesis on seasonal dynamics of highly concentrated structures in the Gironde estuary. C. R. Acad. Sci. Paris Ila 329, 795-800.
- Tackx, M.L.M., de Pauw, N., van Mieghem, R., Azémar, F., Hannouti, A., van Damme, S., Fiers, F., Daro, N., Meire, P., 2004. Zooplankton in the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands. Spatial and temporal patterns. J. Plankton Res. 26, 133-141.
- Tackx, M.L.M., Herman, P.M.J., Gasparini, S., Irigoien, X., Billiones, R., Daro, M.H., 2003. Selective feeding of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in temperate estuaries: model and field observations. Estuar. Coast. Shelf Sci. 56, 305-311.
- Torke, B., 2001. The distribution of calanoid copepods in the plankton of Wisconsin Lakes. Hydrobiologia 453/454, 351-365.

- Veyssy, E., Etcheber, H., Lin, R.G., Buat-Menard, P., Maneux, E., 1999. Seasonal variation and origin of particulate organic carbon in the lower Garonne River at La Reole (southwestern France). *Hydrobiologia* 391, 113-126.
- Vilas, C., Drake, P., Pascual, E., 2009. Inter- and intra-specific differences in euryhalinity determine the spatial distribution of mysids in a temperate European estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 369, 165-176.
- Whitfield, A., Elliott, M., 2011. Ecosystem and biotic classifications of estuaries and coasts. In: Wolanski, E., McLusky, D.S. (Eds.), *Treatise on estuarine and coastal science*. Vol. 1. Classification of estuarine and nearshore coastal ecosystems. Elsevier, Amsterdam, pp. 99-124.
- Winkler, G., Dodson, J.J., Bertrand, N., Thivierge, D., Vincent, W.F., 2003. Trophic coupling across the St. Lawrence River estuarine transition zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 251, 59-73.
- Winkler G, Souissi S, Poux C, Castric V., 2011. Genetic heterogeneity among several European *Eurytemora affinis* populations along a Western European Latitudinal Cline. *Mar. Biol.* 158 (8) 1841-1856.

3.3 Facteurs responsables de la variabilité de la productivité du copépode *Eurytemora affinis* : température versus disponibilité en nourriture ?

Cette partie fait l'objet d'un article scientifique à soumettre.

Drivers of the productivity of the calanoid copepod *Eurytemora affinis*:
temperature vs food availability?

François Dindinaud, Valérie David, Nicolas Savoye, Pascal Lebleu, Guy
Bachelet, Benoît Sautour*

Université de Bordeaux, CNRS, UMR 5805 EPOC, Station Marine d'Arcachon, 2 Rue du
Professeur. Jolyet, 33120 Arcachon, France

*To whom correspondence should be addressed. E-mail address : b.sautour@epoc.u-
bordeaux1.fr

Université de Bordeaux, CNRS, UMR 5805 EPOC, Station Marine d'Arcachon, 2 Rue du
Professeur. Jolyet, 33120 Arcachon, France

Phone number: + 33 (0)5 56 22 39 08. Fax number:+ 33 (0)5 56 83 86 51

Abstract

Four stations were sampled along the Garonne River in the fluvial section of the Gironde estuary in the year 2011 in order to investigate the variability of the *Eurytemora affinis* productivity in relation with environmental parameters and with the nutritional quality of the seston, expressed in terms of *E. affinis* fatty acid (FA) composition. The population of *E. affinis* was under the influence of brackish waters and anthropogenic inputs. Relations between *E. affinis* productivity and environmental parameters displayed a significant temporal structuration in the fluvial section of the Gironde estuary. Temperature appeared to be its most important driver while food availability was not a significant environmental parameter explaining the growth rate of the population, probably due to its high ability to adapt to a poor nutritional environment. The productivity ranged in average between $0.15 \pm 0.06 \text{ d}^{-1}$ and $0.21 \pm 0.04 \text{ d}^{-1}$ in the system, which is in accordance with others estimates obtained *in situ* in other estuarine system even if these systems presented higher food quality (high phytoplankton concentrations). This result confirms the low relation between productivity and food availability. However, a great part of the temporal fluctuation of productivity is not explained at all and is probably due to other biotic factors (predation by higher trophic levels) and/or pollutants that induce a stress and thus reduce the energy allocation for growth.

KEY WORDS: *Eurytemora affinis*; Productivity; Fatty acids; Environmental parameters; Fluvial section; Gironde estuary.

1. Introduction

Estuaries are ecological transition areas between terrestrial, freshwater and marine systems providing a large diversity of societal benefits (MEA 2005; O'Higgins et al. 2010; Barbier et al. 2011). Both severe human-induced pressures and climate changes affect estuarine structure and functioning (Elliott and Whitfield 2011), making these systems among the most affected worldwide (Borja et al. 2010; Meng and Liu 2010). Moreover, estuaries face strong physico-chemical fluctuations at various spatial and temporal scales allowing the system to be both very productive and stable in terms of energy fluxes (Moore et al. 2004; Selleslagh et al. 2012). However, this complex multifactorial influence at different scales makes difficult to well understand the variability of biological communities (Kiørboe and Nielsen 1994).

Being at the base of the food webs, plankton plays a key role in estuarine productivity, through phytoplankton turning carbon and nutrients into primary production and zooplankton transferring it to the higher trophic levels, including commercial species (Lobry et al. 2008; Selleslagh et al. 2012). Due to their short life cycle and sensitivity to environmental fluctuations, phytoplankton and zooplankton species are considered as powerful bio-indicators of environmental changes (David et al. 2005; Mialet et al. 2010; Chaalali et al. 2013a, b). The productivity of these species is a good indicator to estimate their physiological status for a given set of environmental parameters, allowing to understand and order the influence of external forcing on population dynamics in the context of global changes (Runge and Roff 2000; Hirst and Bunker 2003; Kimmerer et al. 2014).

In North European estuaries, zooplankton communities are mainly composed of copepods and mysids with a high dominance of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* in the meso-oligohaline and freshwater sections (Baretta and Malschaert 1988; Mouny and Dauvin 2002; Tackx et al. 2004; Modéran et al. 2010). This cosmopolitan species is typically recorded in estuaries, salt marshes, freshwater lakes and reservoirs of the Northern Hemisphere (Lee 1999, 2000; Winkler et al. 2008). It displays high physiological abilities to face strong environmental fluctuations. For example, its osmoregulation capacity makes it able to tolerate a high range of salinities (Johnson et al. 2014) and it is also able to complement its diet on nanozooplankton or terrestrial detritus when phytoplankton is limited (Gasparini et al. 1999; Tackx et al. 2003; David et al. 2006). This high plasticity is drawn around ecological preferences in terms of salinity, temperature, oxygen, food which determine its spatio-temporal distribution in estuaries (David et al. 2005; Mialet et al. 2010; Chaalali et al. 2013a,

b). Currently, its migration upstream the oligohaline section of estuaries is sometimes recorded (Appeltans et al., 2003; Tackx et al., 2004), which questions its capacity of production in areas which present very limiting conditions for growth in reference to its environmental preferences.

The Gironde estuary is a highly heterotrophic system with a high turbidity which frequently exceeds 1 g L^{-1} (Abril et al. 2002) and reduces primary production in relation with light limitation ($10 \text{ g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$; Irigoien and Castel, 1997). Consequently, sestonic particulate organic carbon (POC) concentration is very low and constant, especially in the maximum turbidity zone (1.5%; Etcheber et al. 2007), where it is mainly composed of material with a terrestrial origin (Savoie et al. 2012). This constitutes a very poor nutritional environment for *E. affinis* that preferentially feeds on phytoplankton and whose feeding selectivity could be affected by high suspended matter concentrations (Tackx et al. 2003). Additionally, the freshwater section seasonally exhibits hypoxic conditions (Etcheber et al. 2007) that could affect *E. affinis* (Appeltans et al. 2003).

This upstream section has been successfully colonized since a few years by *E. affinis* (Chaalali et al. 2013a, b). The main objective of our study was to determine the main environmental driver(s) of its productivity in an area (the oligohaline/freshwater section of the Gironde estuary) that presents very limiting conditions for growth in terms of temperature, oxygen concentration, and food availability. A spatio-temporal survey was conducted in this area during one year in order to characterize *E. affinis* production in relation with environmental parameters including the nutritive pool and the diet of *E. affinis* (fatty acid trophic markers, Dalsgaard et al. 2003)

2. Materials and methods

2.1. Study site

Formed by the junction of the Garonne and Dordogne rivers, the Gironde is the largest western-European estuary (latitude between $45^{\circ}40'N$ and $44^{\circ}40'N$, longitude between $0^{\circ}23'W$ and $1^{\circ}11'W$) (Fig. 4.13). The freshwater inputs in the Gironde estuary mainly come from the Garonne and the Dordogne rivers, with 65% and 35% respectively of the total freshwater inputs. The tidal influence is no more perceptible at about 180 km upstream the estuary mouth (Sottolichio and Castaing, 1999). This macrotidal well-mixed estuary is

characterized by a large maximum turbidity zone (MTZ) generated by tide asymmetry. This MTZ migrates longitudinally according to river flow and tidal cycles (Sottolichio and Castaing, 1999). Water residence time ranges between 20 and 86 days whereas particles residence time varies between 1 and 2 years (Allen et al. 1980; Jouanneau and Latouche, 1981). The high turbidity conditions strongly limit primary production (Heip et al. 1995; Irigoien and Castel, 1997) and the particulate organic matter (POM) of the Gironde estuary is mainly composed by terrestrial POM (96.4%, refractory POC) from the flood events (Savoie et al. 2012).

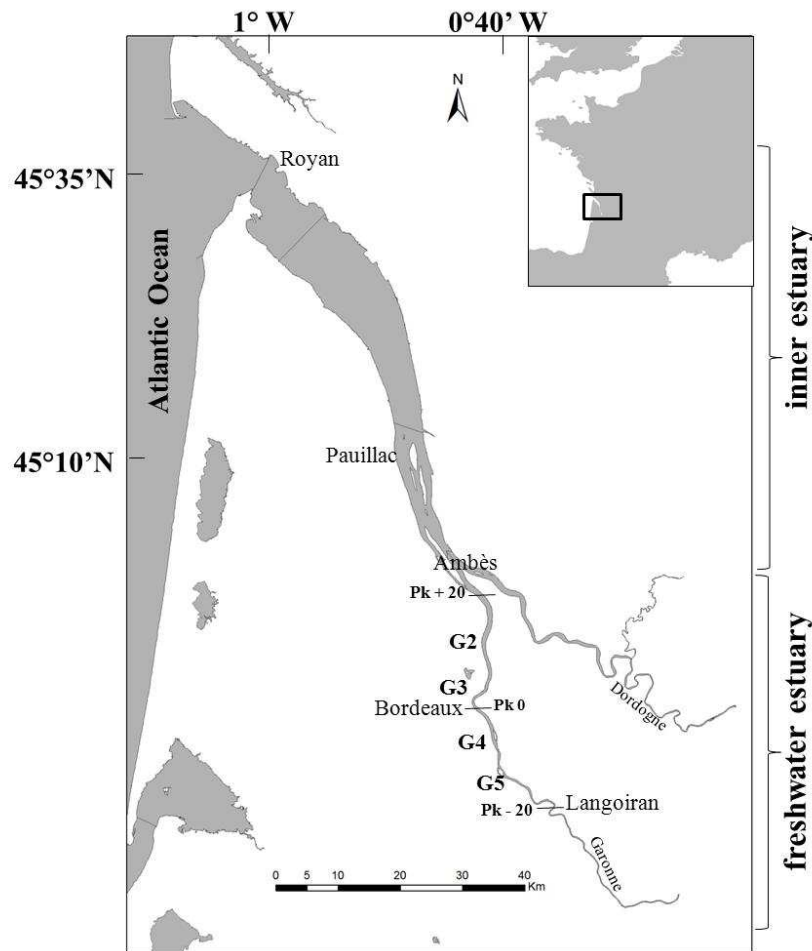


Figure 4.13 : Location of the Gironde estuary and sampling stations in the fluvial area of the Gironde estuary.

During the summer low river flow period, the MTZ moves upstream in the fluvial section of the Gironde estuary, up to the city of Bordeaux (Sottolichio and Castaing 1999). Hypoxic events occasionally occurred when the MTZ moves upstream, especially when water temperature increases (Commariou 2007; Etcheber et al. 2007, 2011).

2.2. Sampling and laboratory analyses

Sampling was performed in four water masses located along the fluvial estuarine section of the Garonne River (Fig. 4.13). Stations G3 and G4 were located in the vicinity of the city of Bordeaux and were thus potentially impacted by urban pressures (waste waters) from water treatment plants and water streaming. Stations G2 and G5 were located downstream (in order to get the meso-oligohaline influence) and upstream (to get the freshwater influence), respectively. Samples were collected monthly during the period of zooplankton production, from April 2011 to September 2011.

2.2.1. Environmental parameters

Temperature, salinity and conductivity were measured using a WTW Tetracon 325 probe. Oxygen saturation and river flows were both obtained from the MAGEST consortium and the Grand Port Maritime de Bordeaux.

Water samples were collected at 1 m depth with a 5-L Niskin bottle. SPM concentrations, particulate organic carbon (POC) and nitrogen (PON) concentrations, and $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were estimated according to conventional oceanographic techniques (Aminot and K erouel, 2004).

Water sub-samples were filtered through:

- 1/ pre-combusted (4 h at 450 C) Whatman 25 mm GF/F filters for POC and PON and Whatman 47 mm GF/F filters for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$;
- 2/ pre-combusted (4 h at 450 C) and pre-weighed Whatman 47 mm GF/F filters for SPM;
- 3/ not pre-combusted Whatman 47 mm GF/F filters for chlorophyll pigments.

Afterwards, filters for pigments were frozen in liquid nitrogen in the field and stored at -80 C. Filters for the other parameters were dried at 50 C and then stored in a dessicator (or at 60 C for SPM).

SPM concentrations were determined by weight difference measurements. Concentrations of chlorophylls and phaeopigments *a*, *b* and *c* were estimated according to Neveux and Lantoin e (1993). Before the analyses, filters dedicated to POC and PON were decarbonated before analyses with 1.2N HCl, dried and analyzed using an elementary scanner CN Flash Elemental Analyser series 1112, ThermoFinnigan (Lorrain et al. 2003). Filters for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ were decarbonated by contact with HCl vapour (Lorrain et al. 2003) and analyzed using a NC2500 CarloErba Elemental Analyzer associated to an Isotope Ratio Mass Spectrometer (IRMS;

Isoprime, GV Instruments). Isotopic data are reported using the usual δ notation as described in Savoye et al. (2012).

2.2.2. *Eurytemora affinis* diet

The organisms were sampled with a WP2 net (200- μm mesh size) and then transferred and rinsed gently in a container containing pre-filtered (200 μm) water. In the laboratory individuals were sorted under a binocular microscope, at 0°C in order to limit lipid degradation. For each water body and date, organisms were individually cleaned three times in filtered water (63 μm), pooled (> 200 individuals) and quickly placed in liquid nitrogen until analysis.

Total lipids of freeze-dried zooplankton were extracted with chloroform-methanol (2/1) (adapted by Desvilettes (1994) from Folch et al. (1957)). Analyses were conducted in four steps: (1) extraction of total lipids, (2) separation of the different fatty acid classes, (3) preparation of the fatty acid methyl ester (FAMES), and (4) identification of fatty acids from the FAMES. FAMES were analyzed on an Agilent 6850 gas chromatograph (GC) connected to a recording integrator. The GC was equipped with a capillary column (Supelco OMEGAWAX; 30 m, diameter 0.32 mm and film thickness 0.25 μm) coated with FFAB CB phase. We used a split injection system with helium as carrier gas. FAMES were identified by comparison with known laboratory standards and commercial standards from Sigma. The concentration of total FAs was estimated using two free fatty acids as internal standards (13:0 and 23:0) which do not interfere with the major FAME peaks.

2.2.3. *Eurytemora affinis* production

Productivity was estimated from the artificial-cohort method (AC) of Kimmerer and McKinnon (1987). This method allows to estimate growth rates of continuously reproducing copepod populations. This involves the collection of plankton samples, then the creation of artificial cohorts by cautiously filtering the sample through one or several filters of successively larger mesh sizes. The mesh sizes are chosen to select sizes of copepods; as a result, an artificial cohort is rapidly produced.

This cohort allows to determine instantaneous growth rate of the cohort, which can be used in relation with other population demographic parameters (abundance, biomass,...) to determine population production. The instantaneous growth rate of the cohort is deduced from weight increment during incubations. The length increase of organisms is used in relation to weight/length relationship to determine weight increase (length increase is easier to measure than weight increase). This instantaneous growth rate combined with in situ measurement of the population biomass gives the production of the population in the water column at a given date.

2.2.3.1 Zooplankton sampling

Zooplankton production was determined for each date and water body (28 incubations were done).

In order to establish the allometric relationship of each specific stage of *E. affinis* for each water body/date, organisms were collected at 1 m depth with a pump connected to a standard 63- μm mesh size net. At the same time, plankton hauls were done with a WP2 net (200 μm) in order to collect organisms used for incubations. The hauls never exceeded 3 minutes to prevent stress and damages on the organisms in the net.

2.2.3.2 Allometric relationships

After sampling, organisms were conserved until analyses in a formaldehyde solution (4%). In the laboratory one hundred individuals from each copepodite stage (C1 to adults) were isolated, measured and weighed at each station and date. For each stage, cephalothorax length (Burkill and Kendall 1982; Feurtet and Castel 1988; Feurtet 1989) was measured with a color camera (Exwave HAD Sony) coupled with a stereomicroscope (Leica MZ6) with an automatized analysis based on image treatment. Afterwards, organisms were cleaned three times with filtered water (porosity: 0.7 μm) and placed carefully (by stages) on pre-weighed silver foil. Organisms were then dried during 48 h at 60°C and weighed three times on a micro weighing scale (Mettler Toledo UMX5, $\pm 0.1 \mu\text{g}$).

The relationship between size and weight was determined for each station and month. Twenty-eight allometric relations were thus estimated for the whole sampling period. The R^2 fluctuated between 0.80 and 0.99.

2.2.3.3 *In situ* incubation of artificial cohorts

Organisms collected were immediately protected from temperature variations. Samples were then diluted in filtered water (63 μm).

It was not necessary to pick individually *E. affinis* to establish species-specific cohort because the species represented $\approx 99\%$ of the total zooplanktonic abundance in the fluvial section of the Gironde estuary. We choose to estimate the total cohort growth for 2 size fractions for each sampling. Size separation was realized using a combination of three sieves: 200, 250 and 315 μm . Two size classes were obtained: organisms whose size was comprised between 200 and 250 μm and organisms whose size was comprised between 250 and 315 μm . During the whole handling the sieves were submerged in order to limit damages due to emersion.

Each artificial cohort obtained by size fractioning was subdivided into 3 pools of organisms in order to work with 3 replicates. An aliquot part of each cohort was fixed with a formaldehyde solution (4%) in order to obtain the initial (T0) biomass and size of copepods.

Living organisms were then transferred into three 2-L transparent incubators (high density Polyethylene). The number of organisms within each bottle never exceeded 250 ind.L⁻¹. Incubators were previously filled with pre-filtered estuarine water (63 μm mesh size sieve): this allows both to incubate organisms in water containing the nutritive pool and to prevent any predation by zooplankton predators (mainly organisms > 63 μm). The incubators were placed *in situ* to maintain the environmental conditions (mainly temperature and light penetration). Incubations were done for periods of 24 h. At the end of the incubation (T1), organisms contained in each incubator were collected and fixed with a formaldehyde solution (4%) in order to obtain the final biomass and size of the artificial cohort.

2.2.3.4 Increase in size and biomass during incubation

In the laboratory, for each incubation experiment, both copepods collected at T0 and the ones collected at T1 (for each incubator) were isolated and measured (cephalothorax length, see above). The weight of each organism was then determined according to the allometric relationship determined for the water body and the date of sampling (see above). Weight increase during the incubation was deduced from these data.

2.2.3.5 Determination of instantaneous growth rate

Assuming that growth was exponential during the incubations, the instantaneous growth rate g (day^{-1}) was calculated as:

$$g = (24 / T) \ln (B_{T1} / B_{T0})$$

where T was the duration of incubation, B_{T0} and B_{T1} were the mean initial and final weights for each artificial cohort (200-250 μm and 250-315 μm). In order to establish the growth rate of the total population, we averaged instantaneous growth rate of both artificial cohorts.

2.2.3.6 Production and productivity of the whole population

The production (P) was calculated as:

$$P (\mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{d}^{-1}) = g * B$$

where the biomass (B) ($\mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$) was the population biomass calculated as:

$$B = \sum N_{i,t} W_{i,t}$$

where $N_{i,t}$ was the abundance of each stage and $W_{i,t}$ was the mean mass of stage i at time t .

The productivity Pr (d^{-1}) of the population was calculated as:

$$Pr = P / B.$$

2.2.4. Statistical analyses

Permutational analyses of variance (PERMANOVA, Anderson 2001) were used to test the spatial (4 water bodies) and temporal effects (6 months) on the fatty acid (FA) composition and the lipid classes of *E. affinis*. PERMANOVA were based on 9999 permutation residuals under a reduced model. The association matrix was based on Bray-Curtis similarities for FA composition and on Euclidean distances for lipid classes. Pairwise comparisons were performed whenever significant differences were detected for each factor or interaction. The relative distances of all water bodies/dates based on their FA composition (rank order of the Bray-Curtis dissimilarities) or lipid classes (Euclidean distances) of SPM were represented in a two-dimensions space using a non metric multidimensional scaling (nMDS) ordination (Kruskal and Wish 1978).

FA compositions that presented significant differences based on PERMANOVA tests were characterized by the similarity percentage routine (SIMPER; Clarke 1993). SIMPER indicated

which FAs were mainly responsible for differences observed between the previously identified composition using Bray-Curtis dissimilarities. It provided the contribution of FAs for both the average similarity of each composition and the average dissimilarity of each paired of composition.

The relation between the FA composition and the environmental factors was assessed using the BIOENV procedure (Clarke and Ainsworth 1993).

Spatial (4 waters bodies) and temporal effects (6 months) on the productivity of *E. affinis* were also assessed with PERMANOVAs.

Stepwise multiple regression was used to relate the productivity of *E. affinis* to the environmental parameters. The Bayesian Information Criterion (BIC) was used to establish the simplest model that explained the highest variability found in the productivity variations.

3. Results

3.1. Spatio-temporal variability in the diet of *E. affinis* in relation to environmental parameters

The FA composition of *E. affinis* revealed a significant spatial variability (PERMANOVA; $p = 0.002$; 14% of average dissimilarity) and no significant temporal variability (PERMANOVA; $p = 0.089$) (Fig. 4.14).

The FA composition was significantly different between station G4 and the other three stations (PERMANOVA and pairwise comparison, $p < 0.05$). The FAs that contributed for 60% of the dissimilarity between G4 and the other stations were three saturated FAs (SAFAs: the palmitic acid 16:0, the stearic acid 18:0 and the lignoceric acid 24:0), one monounsaturated FA (MUFA: the docosenoic acid 22:1 ω 9) and four polyunsaturated FAs (PUFAs: the arachidonic acid 20:4 ω 6, the docosadienoic acid 22:2 ω 6, the docosapentanoic acid 22:5 ω 3 and 24:5 ω 3) (SIMPER analysis and Fig. 4.14).

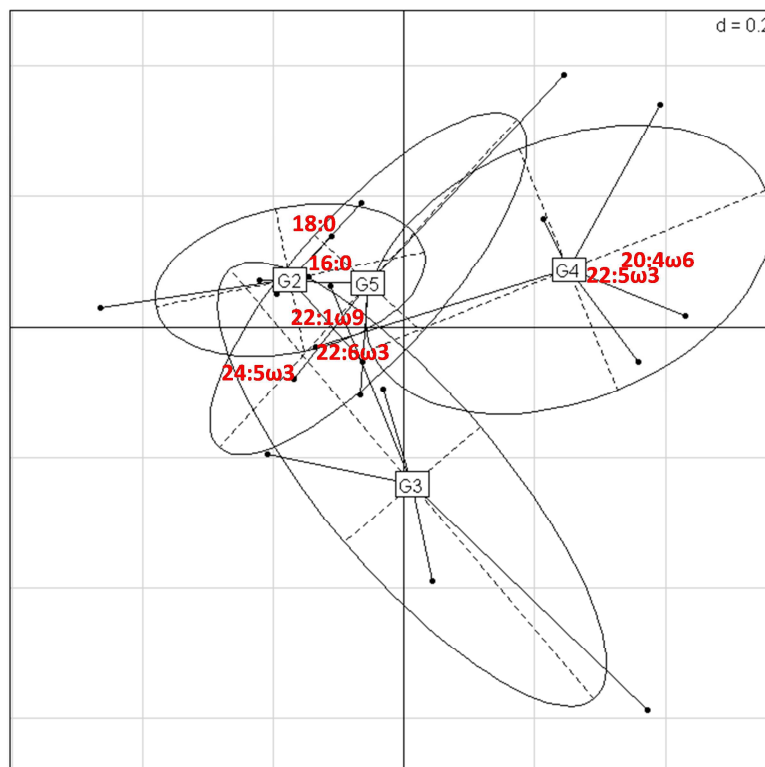


Figure 4.14 : Non-metric multidimensional scaling (nMDS) conducted on the fatty acid (FA) composition of *Eurytemora affinis* in the fluvial section of the Gironde estuary. The water bodies are grouped by station since the FA composition exhibited a significant spatial variability. Only the FAs that contributed to 60% of the dissimilarity between G4 and the other three stations (G2, G3, G5) were added using weighed averages.

The FA composition of *E. affinis* was related to the quality of SPM (phaeophytin *c* and proportion of POC; BioEnv, $r = 0.40$). Both the highest POC proportion (1.52 ± 0.11 %) and phaeophytin *c* concentration ($9.47 \pm 4.34 \mu\text{g.l}^{-1}$) in the SPM were observed (between April and September) and related to high representativeness of FAs mentioned above.

The lipid classes of *E. affinis* were correlated to the content and the proportion of organic carbon within the suspended matter and the contribution of the labile organic matter from terrestrial inputs (BioEnv, $r = 0.39$). However, no significant spatial or temporal variability was detected in lipid classes of *E. affinis* (PERMANOVA; $p = 0.482$ and 0.178 , respectively) (Fig. 4.15).

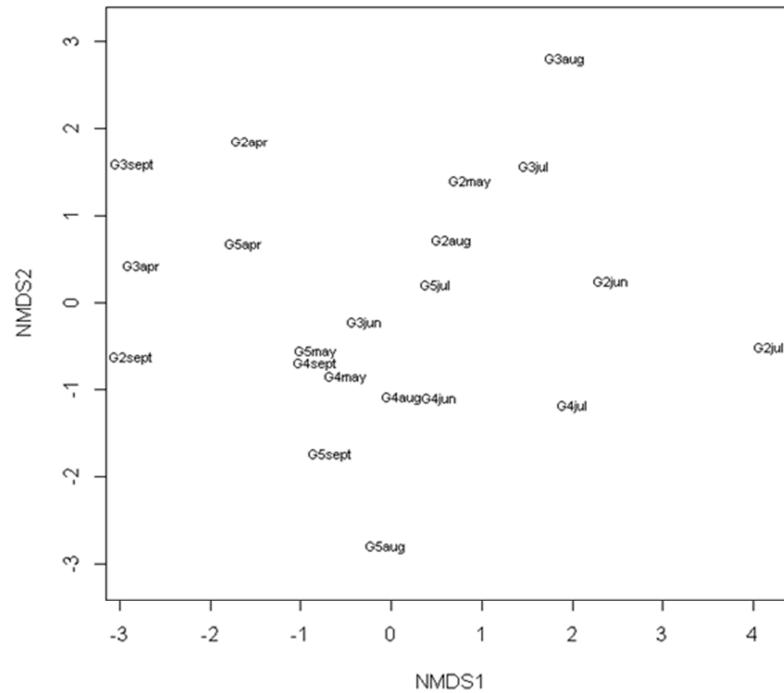


Figure 4.15 : Non-metric multidimensional scaling (2 dimensions) conducted on the composition of lipid classes of *Eurytemora affinis* for each month and water body.

3.2. Variability of *E. affinis* productivity

Temporal variability

The productivity of *E. affinis* fluctuated significantly between April and September (PERMANOVA; $p = 0.03$), with the highest values recorded in spring ($0.25 \pm 0.07 \text{ d}^{-1}$ in May) and the lowest values in summer ($0.10 \pm 0.03 \text{ d}^{-1}$) (Fig. 4.16).

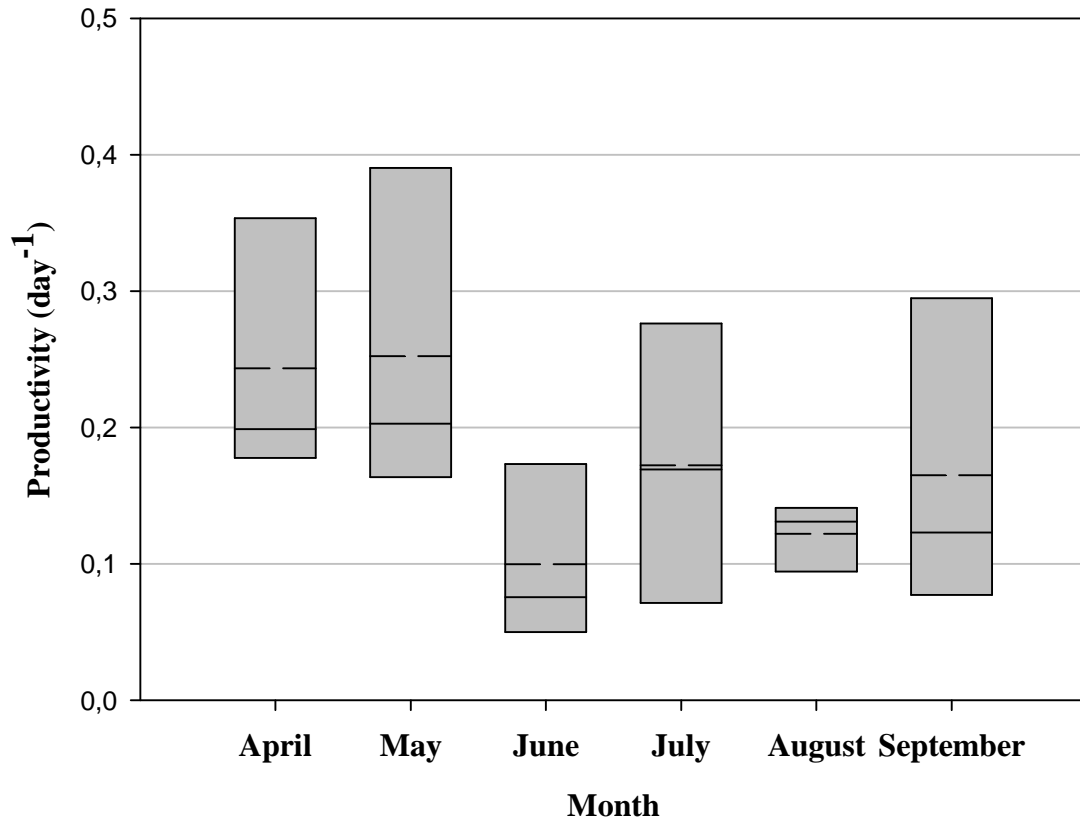


Figure 4.16 : Temporal fluctuations of *Eurytemora affinis* productivity . Means were represented by dotted lines and medians by full lines. The limits of the box-plots were the 25 and 75 percentiles.

Spatial variability

No significant spatial variability was recorded for the productivity of *E. affinis* (PERMANOVA; $p = 0.521$). The temporal variability was less important for the most upstream water bodies (G5; $0.144 \pm 0.037 \text{ d}^{-1}$) than for the other three ones (Fig. 4.17).

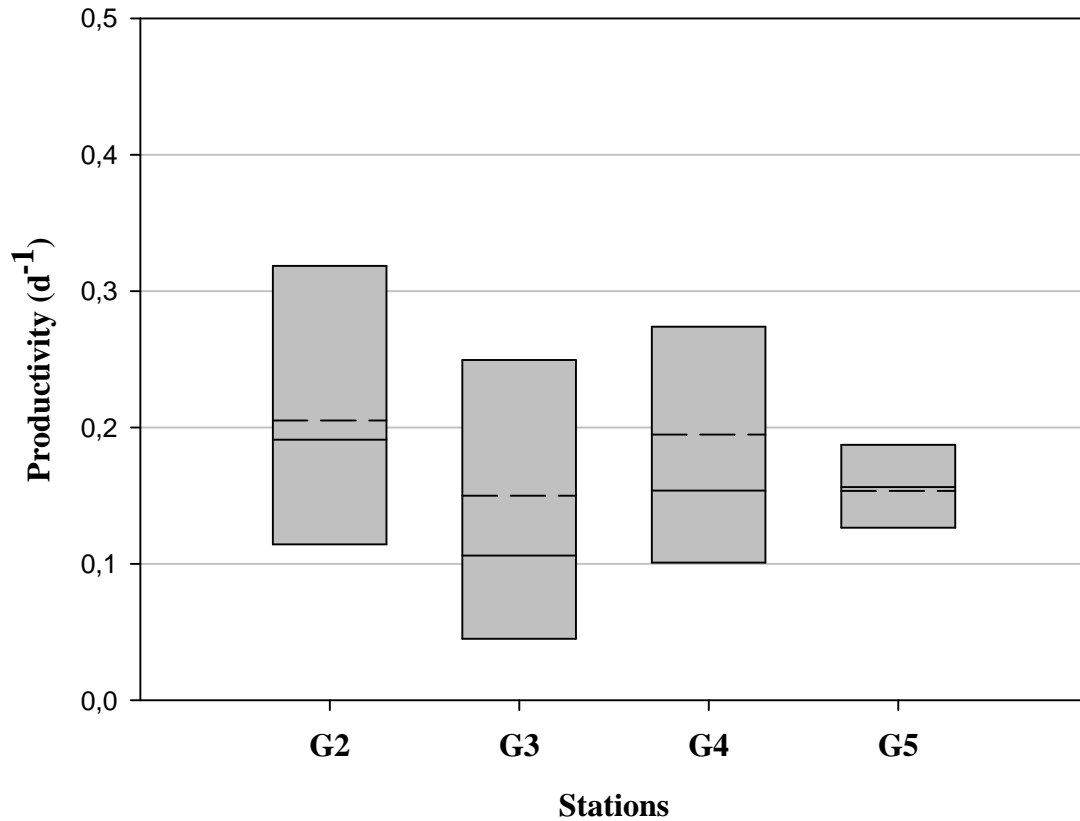


Figure 4.17 : Spatial fluctuations of *Eurytemora affinis* productivity in the Garonne fluvial section of the Gironde estuary. Means were represented by dotted lines and medians by full lines.

3.3. Productivity related with environmental parameters and *E. affinis* diet

Only the environmental parameters and the fatty acids that showed significant temporal variations (Kruskall-Wallis H test, $p > 0.05$) were kept for the stepwise multiple regressions. All models were compared using the Bayesian Information Criterion (BIC). The simplest significant model that explained the highest variability found in the productivity variations implied only two environmental variables, the water temperature (T) and the concentration in phaeophytin *b* (Phaeob) (*cf.* model publication), according to the following equation:

$$\text{Pr} = -0.024T + 0.089 \cdot \text{Phaeob} + 0.614.$$

Globally, water temperature ranged between 16.3°C in April and 24.1°C in June 2011. Temperature variations did not exceed 2°C between all water bodies for a given month. The concentration of phaeophytin *b* (*cf.* below) varied in a large scale during the whole sampling period, ranging from 0.09 $\mu\text{g.L}^{-1}$ in May to 1.86 $\mu\text{g.L}^{-1}$ in September (average 0.67 ± 0.44 $\mu\text{g.L}^{-1}$).

A variance partitioning was used to assess the influence of each significant parameter on the productivity of *E. affinis* in the Garonne River (Fig. 4.18). Water temperature explained 21% of the spatio-temporal fluctuations of productivity, whereas the concentration of phaeophytin *b* explained only 3%. The productivity was significantly higher for low temperatures and high phaeophytin *b* concentrations. No mixed effect of temperature and phaeophytin *b* was detected on the productivity. Nevertheless, 76% of the productivity fluctuations were not explained at all by the different environmental parameters (including fatty acids) considered in this study.

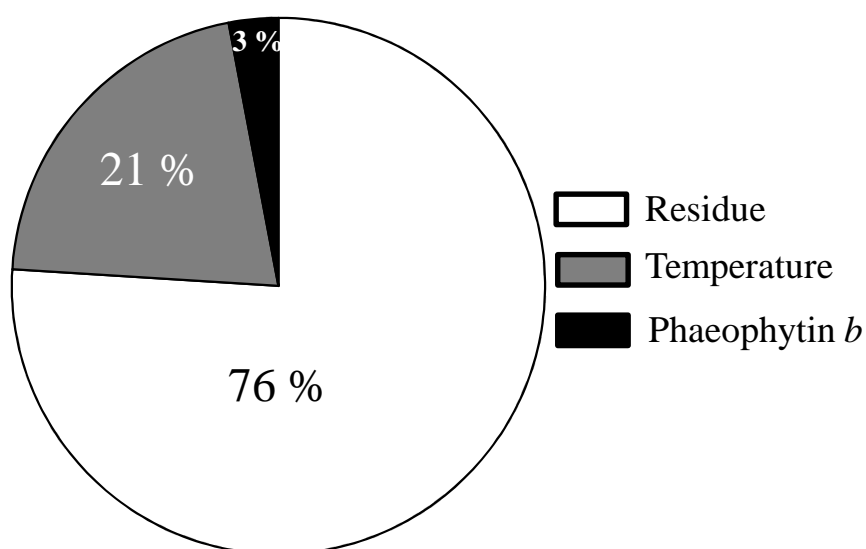


Figure 4.18 : Variance partitioning based on the simplest significant multiple linear models explaining the fluctuations of *Eurytemora affinis* productivity.

4. Discussion

4.1. Method used to estimate productivity

Our study concerns the characterization of the variability of *E. affinis* productivity facing to variations of environmental parameters in order to point out the potential influence of external forcing on population dynamics. The global objective concerns the use of productivity as a bio-indicator of the population physiological state. Different methods are nowadays employed to estimate productivity, each one exhibiting drawbacks and advantages, and are often subjected to discussion (Bougis 1974; Omori and Ikeda 1976; Huntley and Lopez 1992;

Carlotti and Nival 1992). The choice of a method needs thus to be justified, keeping in mind the main objectives of a particular study.

In our study, the methodology employed to estimate productivity was focused on *E. affinis* and translated exclusively the growth of its population. The artificial-cohort method of Kimmerer and McKinnon (1987) has these two advantages, even if it is really time-consuming, and allows to estimate the somatic production. The variability linked to this method was reduced by limiting the number of organisms within the bottle to prevent any mortality or disturbance linked to stress.

A variety of methodologies have been developed over the last decades for estimating the production and thus the productivity of zooplankton with the advantage to be less time-consuming, such as RNA:DNA ratio (Vrede et al. 2002) or chitobiase measurement (Oosterhuis et al. 2000; Conley et al. 2009). The measurement of the RNA:DNA ratio is used as an indicator of the synthetic activity of proteins and is thus commonly used as a physiological condition index to assess copepod growth rate (Nakano et al. 1985; Frantzis et al. 1992; Pommier et al. 2010). It is based on the assumption that the DNA content per nucleus in somatic cells is the same for a specific species, whereas RNA participates in the protein synthesis (Nakano 1988). Due to this assumption, this ratio does not target the instantaneous growth. During the copepod's breeding seasons, a peak of RNA is observed for adult females reflecting their egg productivity (Båmstedt and Skjoldal 1976, Båmstedt 1983). Moreover, the RNA:DNA ratio can be affected by stress or natural physiological processes that induce the synthesis of proteins implied in immune defense (Huntley and Lopez 1992). This method lacks thus sufficient specificity to reliably predict the growth rates (Ota and Landry 1984).

The measurement of the enzyme chitobiase concentration in the environment is also currently used for estimating the crustacean biomass production (Oosterhuis et al. 2000; Vrba et al. 2004; Conley et al. 2009; Duchet et al. 2011). Chitobiase is one of the enzymes involved in exoskeleton degradation and recycling during ecdysis of crustaceans. During the ecdysis, the moulting fluid which contains the enzyme is released into the environment and offers the possibility to perform a non-destructive measurement of moulting activity (Duchet et al. 2011). The main drawback of this technique is that it is not specific to one species but to all crustaceans present in the surrounding environment (Berges et al. 1990). Even if *E. affinis* represented at least 99% of the zooplankton abundances, other crustaceans (mysids, amphipods, etc.) were also present with high biomasses in the oligohaline/freshwater section

area of the Gironde estuary at some seasons. Moreover, the chitobiase activity can also be modified by anthropogenic pollution such as endocrine disruptors (Zou 2005; Xie et al. 2009). As a consequence, the methodologies employed used to estimate productivity are often based on determination of gonadic (egg production) or somatic production. The artificial-cohort method of Kimmerer and McKinnon (1987) allows to estimate the somatic production and then productivity. The “gonadic method” used by Gasparini et al. (1999) in the Gironde estuary was not adapted to our study since it focused on gonadic production which is very difficult to characterize in the Gironde estuary (during the last decades with a decrease of the egg mass size and the number of eggs per sac without any consequences on the population stock; David et al. 2007).

4.2. Spatio-temporal variability of the diet composition of *E. affinis* in relation with environmental parameters

In macrotidal estuaries, river flows and tidal cycles induce hydrodynamic processes that affect the distribution of the maximum turbidity zone and imply local sedimentation and resuspension of both organic and inorganic particulate matter (Abril et al. 1999, 2004; Parker et al. 1994). Such processes can affect both the composition of the nutritive pool in terms of relative importance of potential preys (David et al. 2006) and the selectivity abilities of *E. affinis* (Gasparini et al. 1999).

We choose to use the FA composition of copepods to characterize the feeding variability of *E. affinis*. The FA composition of copepods is known to reflect the FA composition of their diet (Henderson and Tocher 1987; Bourdier and Amblard 1989; De Troch et al. 2012). Most of the FAs found in planktonic crustaceans have a dietary origin (Arts 1998). These trophic markers are thus widely used to define the copepod diets in relation to physiological functions (Scott et al. 2002; Parrish et al. 2012), such as growth rates. The PUFAs cannot be formed *de novo* by animals and must be either obtained from diet or bioconverted from certain precursor FA (Iverson 2009). By the later process, copepods are also able to improve the quality of the consumed food, mainly in terms of increased docosahexaenoic acid (DHA) content (Kattner and Hagen 1995; De Troch et al. 2012). The species bioconvert the FAs provided by their food assimilation in order to get the essential FAs for their metabolism. These bioconversions could explain the low spatial and temporal heterogeneity when the FA composition of *E. affinis* is characterized over spatial and temporal scales.

However, the present work reported a significant spatial structuration from the diet composition of *E. affinis*, with only two FAs responsible for this heterogeneity. The high relative importance of 20:4 ω 6 and 22:5 ω 3 in the FA composition of *E. affinis* discriminated station G4 from the other stations. The former is an essential FA that copepods are able to bioconvert from other FAs such as 18:2 ω 6 found in their diet. This FA is actually known to be a biomarker of protozoans in estuarine systems (Richoux and Froneman 2008). Station G4 is also characterized by high concentrations of organic matter. This station is localized at the vicinity of a treatment water plant, which could explain its high organic carbon load. The local trophic food web could thus be based on allochthonous input of organic matter (the “detritus food chain” previously described in estuarine systems; David et al. 2006), this organic matter being transferred by heterotrophic bacteria to higher trophic levels, such as nanoflagellates and ciliates (Sintes et al. 2004). The copepod is actually known to be able to complement its diet with heterotrophic nanoflagellates (Gasparini et al. 1999) or ciliates (Azémar et al. 2007) when autotrophic forms are limiting but it does not feed significantly on bacteria (Hernandez-Palomino 1997). This area (G4) is also characterized by phaeophytin *c*, a typical marker of degraded phytoplankton or microphytoplankton from grazing activities (Shuman and Lorenzen 1975; Welschmeyer and Lorenzen 1985). The grazed phytoplankton probably complements the diet of heterotrophic forms. Consequently, *E. affinis* would have a more carnivorous diet at station G4 than at the other stations.

4.3. Relation between *E. affinis* productivity and environmental parameters

E. affinis productivity displayed a significant temporal structuration but no significant spatial variation in the oligohaline/freshwater section of the Gironde estuary and, as a result, it does not appear directly related to the diet of the species. This uncoupling between diet and productivity may be associated to various factors.

First, the importance to considered the time delay of *E. affinis* growth in response to environmental variability which can be heterogeneous between several conditions. Some studies described the effects of temperature and food on growth and final weight (McLaren and Corkett 1981). Moreover, previous works have shown the large plasticity of diet for *E. affinis*, allowing this species to adapt to a high variability of nutritive pool by complementing its energetic budget by grazing on heterotrophic preys or even terrestrial detritus (Heinle et al. 1977; Gasparini et al. 1999). The fact that the productivity was not related to FA composition

of *E. affinis* highlights that, in the oligohaline/freshwater section of the Gironde estuary, food availability is not a limiting factor to the physiological performance of this species, at least its instantaneous growth rates. Previous works have actually showed that, downstream, food availability is an important factor explaining egg production of *E. affinis* in the Gironde estuary in terms of availability of phytoplankton and selectivity abilities disrupted by high SPM charges (Gasparini et al. 1999). Unlike to other estuarine copepods (e.g. *Acartia* spp.), *E. affinis* is well adapted to low nutritive environments, being more competitive for growth (Campbell et al. 2001; Speirs et al. 2005, 2006). This egg-carrying copepod is qualified as K-strategist while the free-spawning copepods *Acartia* spp. are considered as r-strategists which makes them more competitive during summer conditions (Hirche 1992). Its feeding strategy gives to *E. affinis* a fitness advantage during periods of low food availability and in the upstream zone where the maximum turbidity zone is localized, and especially in the Gironde estuary where POC is mainly of terrestrial origin (Savoye et al. 2012).

Temperature appeared as the main factor limiting productivity in the oligohaline/freshwater section of the Gironde estuary, *E. affinis* growth being favoured by temperature. Previous studies have qualified copepod productivity as temperature-dependent (Katona 1970; Huntley and Lopez 1992; Lee et al. 2003): the weight-specific individual growth rates of most copepod species is known to increase with temperature (Kimmerer and McKinnon 1987; Huntley and Lopez 1992). Temperature is recognized to be the main environmental factor influencing copepod productivity under adequate food supplies. But, when the range of temperature is narrow, the food quality and availability become generally the main factors controlling productivity (Chicharo and Chicharo 2008; Pommier et al. 2010). This explanation cannot be retained here since the temperature range was very high between April and September and significantly correlated with productivity. This confirms thus a well-adaptation of *E. affinis* to a poor nutritional environment.

However, a great part of productivity fluctuations (76%) was not explained at all by the environmental parameters considered in this study which is typically of highly fluctuating environment as the Gironde estuary. Several hypotheses can be advanced. Other parameters such as organic or metallic pollution could have an important effect on the physiological status of *E. affinis* and thus its productivity (Fossi and Marsili, 2003). Thus pollution and the interactions between pollutants and environmental parameters should disturb the productivity of *E. affinis* and have to be considered in the future study in this part of the Gironde estuary in order to improve knowledge on the variability of *E. affinis* productivity.

References

- Abril, G., Commarieu, M.V., Maro, D., Fontugne, M., Guérin, F., Etcheber, H. 2004. A massive dissolved inorganic carbon release at spring tide in a highly turbid estuary. *Geophys. Res. Letters* 31. doi: [10.1029/2004GL019714](https://doi.org/10.1029/2004GL019714).
- Abril, G., Etcheber, H., Le Hir, P., Bassoullet, P., Boutier, B., Frankignoulle, M. 1999. Oxic/anoxic oscillations and organic carbon mineralization in an estuarine maximum turbidity zone (The Gironde, France). *Limnol. Oceanogr.* 44, 1304-1315.
- Abril, G., Nogueira, M., Etcheber, H., Cabeçadas, G., Lemaire, E., Brogueira, M.J. 2002. Behaviour of organic carbon in nine contrasting European estuaries. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 54, 241-262.
- Allen, G.P., Salomon, J.C., Bassoullet, P., Du Penhoat, Y., de Grandpré, C. 1980. Effects of tides on mixing and suspended sediment transport in macrotidal estuaries. *Sedim. Geol.* 26, 69-90.
- Aminot, A., Kérouel, R. 2004. Hydrologie des écosystèmes marins. Paramètres et analyses. Ed. Ifremer, 336 p.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26, 32-46.
- Appeltans, W., Hannouti, A., van Damme, S., Soetaert, K., Vanthomme, R., Tackx, M. 2003. Zooplankton in the Schelde estuary (Belgium/The Netherlands). The distribution of *Eurytemora affinis*: effect of oxygen? *J. Plankton Res.* 25, 1441-1445.
- Arts, M.T. 1998. Lipids in freshwater zooplankton selected ecological and physiological aspects. In: Arts, M.T., Wainmann, B.C. (Eds.). *Lipids in freshwater ecosystems*. Springer, New York, pp. 71-86.
- Azémar, F., Van Damme, S., Meire P., Tackx, M. 2007. New occurrence of *Lecane decipiens* (Murray, 1913) and some other alien rotifers in the Schelde estuary (Belgium). *Belg. J. Zool.* 137, 75-83.
- Båmstedt, U. 1983. RNA concentration in zooplankton: seasonal variation in boreal species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 11, 291-297.
- Båmstedt, U., Skjoldal, H.R. 1976. Studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, western Norway. Adenosine phosphates and nucleic acids in *Euchaeta norvegica* (Copepoda) in relation to its life cycle. *Sarsia* 60, 63-80.

- Barbier, E.B., Hacker, S.D., Kennedy, C., Koch, E.W., Stier, A.C., Silliman, B.R. 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecol. Monogr.* 81, 169-193.
- Baretta, J.W., Malschaert, J.F.P. 1988. Distribution and abundance of the zooplankton of the Ems estuary (North Sea). *Neth. J. Sea Res.* 22, 69-81.
- Berges, J.A., Roff, J.C., Ballantyne, J.S. 1990. Relationship between body size, growth rate, and maximal enzyme activities in the brine shrimp, *Artemia franciscana*. *Biol. Bull.* 179, 287-296.
- Berggreen, U., Hansen, B., Kiørboe, T. 1988. Food size spectra, ingestion and growth of the copepod *Acartia tonsa* during development: Implications for determination of copepod production. *Mar. Biol.* 99, 341-352.
- Borja, À., Dauer, D.M., Elliott, M., Simenstad, C.A. 2010. Medium- and long-term recovery of estuarine and coastal ecosystems: patterns, rates and restoration effectiveness. *Estuar. Coasts* 33, 1249-1260.
- Bougis, P. 1974. *Ecologie du plancton marin. II. Le zooplancton.* Masson, Paris.
- Bourdier, G.G., Amblard, C.A. 1989. Lipids in *Acanthodiantomus denticornis* during starvation and fed on three different algae. *J. Plankton Res.* 11, 1201-1212.
- Burkill, P.H., Kendall, T.F. 1982. Production of the copepod *Eurytemora affinis* in the Bristol channel. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7, 21-31.
- Campbell, R.G., Wagner, M.M., Teegarden, G.J., Boudreau, C.A., Durbin, E.G. 2001. Growth and development rates of the copepod *Calanus finmarchicus* reared in the laboratory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 221, 161-183.
- Carlotti, F., Nival, P. 1992. Model of copepod growth and development: moulting and mortality in relation to physiological processes during an individual moult cycle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 84, 219-233.
- Chaalali, A., Beaugrand, G., Boët, P., Sautour, B. 2013a. Climate-caused abrupt shifts in a European macrotidal estuary. *Estuar. Coasts* 36, 1193-1205.
- Chaalali, A., Chevillot, X., Beaugrand, G., David, V., Luczak, C., Boët, P., Sottolichio, A., Sautour, B. 2013b. Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: A warming and marinisation consequence? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 134, 150-161.
- Chicharo, M.A., Chicharo, L. 2008. RNA:DNA ratio and other nucleic acid derived indices in marine ecology. *Int. J. Mol. Sci.* 9, 1453-1471.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austr. J. Ecol.* 18, 117-143.

- Clarke, K.R., Ainsworth, M. 1993. A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 92, 205-219.
- Commarieu, M.V. 2007. Oxygénation des eaux dans un estuaire hyperturbide (Gironde) : observations in situ, expérimentation et modélisation. PhD Thesis, Univ. Bordeaux 1, 193 p.
- Conley, J.M., Schorr, M.S., Hanson, M.L., Symes, S.J., Richards, S.M. 2009. Is ambient chitobiase activity a monitoring tool for impacts on secondary production in lotic systems? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 66, 1274-1281.
- Dalsgaard, J., St. John, M., Kattner, G., Müller-Navarra, D., Hagen, W. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Adv. Mar. Biol.* 46, 225-340.
- David, V., Chardy, P., Sautour, B. 2006. Fitting a predator-prey model to zooplankton time-series data in the Gironde estuary (France): Ecological significance of the parameters. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 67, 605-617.
- 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). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64, 171-184.
- Desvilettes, C. 1994. Dynamique des acides gras dans la chaîne trophique phytoplancton – zooplancton – larves de brochet et évolution des constituants lipidiques chez le brochet (*Esox lucius* L.) aux premiers stades de vie. PhD Thesis, Univ. of Clermont-Ferrand, 222 p.
- De Troch, M., Boeckx, P., Cnudde, C., Van Gansbeke, D., Vanreusel, A., Vincx, M., Caramujo, M.J. 2012. Bioconversion of fatty acids at the basis of marine food webs: insights from a compound-specific stable isotope analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 465, 53-67.
- Duchet, C., Inafuku, M.M., Caquet, T., Larroque, M., Franquet, E., Lagneau, C., Lagadic, L. 2011. Chitobiase activity as an indicator of altered survival, growth and reproduction in *Daphnia pulex* and *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera) exposed to spinosad and diflubenzuron. *Ecotox. Environ. Safety* 74, 800-810.
- Elliott, M., Whitfield, A.K. 2011. Challenging paradigms in estuarine ecology and management. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 94, 306-314.
- Etcheber, H., Schmidt, S., Sottolichio, A., Maneux, E., Chabaux, G., Escalier, J.M., Wennekes, H., Derriennic, H., Schmeltz, M., Quémener, L., Repecaud, M., Woerther, P., Castaing, P. 2011. Monitoring water quality in estuarine environments: lessons from the

- MAGEST monitoring program in the Gironde fluvial-estuarine system. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 15, 831-840.
- Etcheber, H., Taillez, A., Abril, G., Garnier, J., Servais, P., Moatar, F., Commarieu, M.V. 2007. Particulate organic carbon in the estuarine turbidity maxima of the Gironde, Loire and Seine estuaries: origin and lability. *Hydrobiologia* 588, 245-259.
- Feurtet, A. 1989. Dynamique de population, caractérisation morphologique et production secondaire d'*Eurytemora affinis hirundoïdes* (Copépode Calanoïde) dans l'estuaire de la Gironde. PhD Thesis, Univ. of Bordeaux 1, 169 p.
- Feurtet, A., Castel, J. 1988. Biologie du Copépode *Eurytemora affinis hirundoïdes* dans la Gironde. Données morphologiques. Actes Colloques IFREMER 8, 223-227.
- Folch, J., Lees, M., Stanley, G.H.S. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226, 497-509.
- Fossi, M.C., Marsili, L. 2003. Effects of endocrine disruptors in aquatic mammals. *Pure Appl. Chem.* 75, 2235-2247.
- Frantzis, A., Grémare, A., Vétion, G. 1992. Growth rates and RNA:DNA ratios in *Paracentrotus lividus* (Echinodermata: Echinoïdea) fed on benthic macrophytes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 156, 125-138.
- Gasparini, S., Castel, J., Irigoien, X. 1999. Impact of suspended particulate matter on egg production of the estuarine copepod, *Eurytemora affinis*. *J. Mar. Syst.* 22, 195-205.
- Heinle, D.R., Harris, R.P., Ustach, J.F., Flemer, D.A. 1977. Detritus as food for estuarine copepods. *Mar. Biol.* 40, 341-353.
- Heip, C.H.R., Goosen, N.K., Herman, P.M.J., Kromkamp, J.C., Middelburg, J.J., Soetaert, K.E.R. 1995. Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 33, 1-149.
- Henderson, R.J., Tocher, D.R. 1987. The lipid composition and biochemistry of freshwater fish. *Prog. Lipid Res.* 26, 281-347.
- Hernandez Palomino, M.A. 1997. Etude écologique du compartiment bactérien dans les estuaires de l'Elbe, de l'Escaut et de la Gironde : dynamique, rôle dans le réseau trophique et caractéristiques métaboliques. PhD Thesis, Univ. of Bordeaux 1.
- Hirche, H.J. 1992. Egg production of *Eurytemora affinis*—Effect of k-strategy. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 35, 395-407.

- Hirst, A.G., Bunker, A.J. 2003. Growth of marine planktonic copepods: Global rates and patterns in relation to chlorophyll *a*, temperature, and body weight. *Limnol. Oceanogr.* 48, 1988-2010.
- Huntley, M.E., Lopez, M.D.G. 1992. Temperature-dependent production of marine copepods: A global synthesis. *Am. Nat.* 140, 201-242.
- Irigoien, X., Castel, J. 1997. Light limitation and distribution of chlorophyll pigments in a highly turbid estuary: the Gironde (SW France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 44, 507-517.
- Iverson, S.J. 2009. Tracing aquatic food webs using fatty acids: from qualitative indicators to quantitative determination. In: Arts, M.T., Brett, M.T., Kainz, M.J. (Eds.). *Lipids in Aquatic Ecosystems*. Springer, New York, pp. 281-307.
- Johnson, K.E., Perreau, L., Charmantier, G., Charmantier-Daures, M., Lee, C.E. 2014. Without gills: localization of osmoregulatory function in the copepod *Eurytemora affinis*. *Physiol. Biochem. Zool.* 87, 310-324.
- Jouanneau, J.M., Latouche, C. 1981. The Gironde estuary, in: Fuchtbauer, H., Lisitzyn, A. P., Millerman, J. F., E. E. (Eds.). *Sedimentology*, Stuttgart: 1 – 115.
- Katona, S.K. 1970. Growth characteristics of the copepods *Eurytemora affinis* and *E. herdmani* in laboratory cultures. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 20, 373-384.
- Kattner, G., Hagen, W. 1995. Polar herbivorous copepods – different pathways in lipid biosynthesis. *ICES J. Mar. Sci.* 52, 329-335.
- Kimmerer, W.J., Ignoffo, T.R., Slaughter, A.M., Gould, A.L. 2014. Food-limited reproduction and growth of three copepod species in the low-salinity zone of the San Francisco Estuary. *J. Plankton Res.* 36, 722-735.
- Kimmerer, W.J., McKinnon, A.D. 1987. Growth, mortality, and secondary production of the copepod *Acartia tranteri* in Westernport Bay, Australia. *Limnol. Oceanogr.* 32, 14-28.
- Kjørboe, T., Nielsen, T.G. 1994. Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 1. Copepods. *Limnol. Oceanogr.* 39, 493-507.
- Kruskal, J.B., Wish, M. 1978. *Multidimensional scaling*. Sage publications, Beverley Hills, California.
- Lee, C.E. 1999. Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis*. *Evolution* 53, 1423-1434.
- Lee, C.E. 2000. Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate “populations”. *Evolution* 54, 2014-2027.

- Lee, H.W., Ban, S., Ikeda, T., Matsuishi, T. 2003. Effect of temperature on development, growth and reproduction in the marine copepod *Pseudocalanus newmani* at satiating food condition. *J. Plankton Res.* 25, 261-271.
- Lobry, J., David, V., Pasquaud, S., Lepage, M., Sautour, B., Rochard, E. 2008. Diversity and stability of an estuarine trophic network. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 358, 13-25.
- Lorrain, A., Savoye, N., Chauvaud, L., Paulet, Y.M., Naulet, N. 2003. Decarbonation and preservation method for the analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonated suspended particulate material. *Anal. Chim. Acta* 491, 125-133.
- McLaren, I.A., Corkett, C.J. 1981. Temperature-dependent growth and production by a marine copepod. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38, 77-83.
- Meng, W., Liu, L. 2010. On approaches of estuarine ecosystems health studies. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 86, 313-316.
- Mialet, B., Azémar, F., Maris, T., Sossou, C., Ruiz, P., Lionard, M., Van Damme, S., Lecerf, A., Muylaert, K., Toumi, N., Meire, P., Tackx, M. 2010. Spatial spring distribution of the copepod *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in a restoring estuary, the Scheldt (Belgium). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 88, 116-124.
- Millenium Ecosystem Assessment (MEA). 2005. Current state and trends assessment. Washington D.C., Island Press. Synthesys report
- 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. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 88, 219-232.
- Moore, J.C., Berlow, E.L., Coleman, D.C., de Ruiter, P.C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N.C., McCann, K.S., Melville, K., Morin, P.J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A.D., Post, D.M., Sabo, J.L., Scow, K.M., Vanni, M.J., Wall, D.H. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecol. Lett.* 7, 584-600.
- Mouny, P., Dauvin, J.C. 2002. Environmental control of mesozooplankton community structure in the Seine estuary (English Channel). *Oceanol. Acta* 25, 13-22.
- Nakano, H. 1988. Techniques for studying on the early life history of fishes. *Aquabiology* (Tokyo) 10, 23-26 (in Japanese).
- Nakano, H., Ando, Y., Shirahata, S. 1985. Changes of acid phosphatase activity, total protein, DNA and RNA during the early development of chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Res. Lab.* 50, 71-77.

- Neveux, J., Lantoiné, F. 1993. Spectrofluorometric assay of chlorophylls and phaeopigments using the least squares approximation technique. *Deep Sea Res.* I 40, 1747-1765.
- O'Higgins, T.G., Ferraro, S.P., Dantin, D.D., Jordan, S.J., Chintala, M.M. 2010. Habitat scale mapping of fisheries ecosystem service values in estuaries. *Ecol. Soc.* 15(4): 7.
- Omori, M., Ikeda, T. 1976. *Methods in marine zooplankton ecology*. John Wiley, New York.
- Oosterhuis, S.S., Baars, M.A., Klein Breteler, W.C.M. 2000. Release of the enzyme chitinase by the copepod *Temora longicornis*: characteristics and potential tool for estimating crustacean biomass production in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 196, 195-206.
- Ota, A.Y., Landry, M.R. 1984. Nucleic acids as growth rate indicators for early developmental stages of *Calanus pacificus* Brodsky. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 80, 147-160.
- Parker, W.R., Marshall, L.D., Parfitt, A.J. 1994. Modulation of dissolved oxygen levels in a hypertidal estuary by sediment resuspension. *Neth. J. Aquat. Ecol.* 28, 347-352.
- Parrish, C.C., French, V.M., Whiticar, M.J. 2012. Lipid class and fatty acid composition of copepods (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *Pseudocalanus* sp., *Tisbe furcata* and *Nitokra lacustris*) fed various combinations of autotrophic and heterotrophic protists. *J. Plankton Res.* 34, 356-375.
- Pierce, R.W., Turner, J.T. 1992. Ecology of planktonic ciliates in marine food webs. *Rev. Aquat. Sci.* 6, 139-181.
- Pommier, J., Frenette, J.J., Glémet, H. 2010. Relating RNA:DNA ratio in *Eurytemora affinis* to seston fatty acids in a highly dynamic environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 400, 143-154.
- Richoux, N.B., Froneman, P.W. 2008. Trophic ecology of dominant zooplankton and macrofauna in a temperate, oligotrophic South African estuary: a fatty acid approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 357, 121-137.
- Runge, J.A., Roff, J.C. 2000. The measurement of growth and reproductive rates. In Harris, R., Wiebe, P., Lenz, J., Skjoldal, H.R., Huntley, M. (Eds.). *ICES zooplankton methodology manual*. Academic Press, London, pp. 401-454.
- Savoie, N., David, V., Morisseau, F., Etcheber, H., Abril, G., Billy, I., Charlier, K., Oggian, G., Derriennic, H., Sautour, B. 2012. Origin and composition of particulate organic matter in a macrotidal turbid estuary: The Gironde Estuary, France. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 108, 16-28.
- Scott, C.L., Kwansniewski, S., Falk-Petersen, S., Sargent, J.R. 2002. Species differences, origins and functions of fatty alcohols and fatty acids in the wax esters and phospholipids of *Calanus hyperboreus*, *C. glacialis* and *C. finmarchicus* from Arctic waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 235, 127-134.

- Selleslagh, J., Lobry, J., N'Zigou, A.R., Bachelet, G., Blanchet, H., Chaalali, A., Sautour, B., Boët, P. 2012. Seasonal succession of estuarine fish, shrimps, macrozoobenthos and plankton: Physico-chemical and trophic influence. The Gironde estuary as a case study. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 112, 243-254.
- Shuman, F.R., Lorenzen, C.J. 1975. Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore. *Limnol. Oceanogr.* 20, 580-586.
- Sintes, E., Martinez-Taberner, A., Moyà, G., Ramon, G. 2004. Dissecting the microbial food web: structure and function in the absence of autotrophs. *Aquat. Microb. Ecol.* 37, 283-293.
- Sottolichio, A., Castaing, P. 1999. A synthesis on seasonal dynamics of highly concentrated structures in the Gironde estuary. *C. R. Acad. Sci. Paris IIa* 329, 895-900.
- Speirs, D.C., Gurney, W.S.C., Heath, M.R., Horbelt, W., Wood, S.N., de Cuevas, B.A. 2006. Ocean-scale modelling of the distribution, abundance, and seasonal dynamics of the copepod *Calanus finmarchicus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 313, 173-192.
- Speirs, D.C., Gurney, W.S.C., Heath, M.R., Wood, S.N. 2005. Modelling the basin-scale demography of *Calanus finmarchicus* in the north-east Atlantic. *Fish. Oceanogr.* 14, 333-358.
- Tackx, M.L.M., de Pauw, N., van Mieghem, R., Azémar, F., Hannouti, A., van Damme, S., Fiers, F., Daro, N., Meire, P. 2004. Zooplankton in the Schelde estuary, Belgium and the Netherlands. Spatial and temporal patterns. *J. Plankton Res.* 26, 133-141.
- Tackx, M.L.M., Herman P.J.M., Gasparini, S., Irigoien, X., Billiones, R., Daro, M.H. 2003. Selective feeding of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in temperate estuaries: model and field observations. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 56, 305-311.
- Volkman, J.K., Jeffrey, S.W., Nichols, P.D., Rogers, G.I., Garland, C.D. 1989. Fatty acid and lipid composition of 10 species of microalgae used in mariculture. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 128, 219-240.
- Vrba, J., Callieri, C., Bittl, T., Šimek, K., Bertoni, R., Filandr, P., Hartman, P., Hejzlar, J., Macek, M., Nedoma, J. 2004. Are bacteria the major producers of extracellular glycolytic enzymes in aquatic environments? *Int. Rev. Hydrobiol.* 89, 102-117.
- Vrede, T., Persson, J., Aronsen, G. 2002. The influence of food quality (P:C ratio) on RNA:DNA ratio and somatic growth rate of *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* 47, 487-494.
- Welschmeyer, N.A., Lorenzen, C.J. 1985. Chlorophyll budgets: Zooplankton grazing and phytoplankton growth in a temperate fjord and the Central Pacific Gyres. *Limnol. Oceanogr.* 30, 1-21.

Winkler, G., Dodson, J.J., Lee, C.E. 2008. Heterogeneity within the native range: population genetic analyses of sympatric invasive and noninvasive clades of the freshwater invading copepod *Eurytemora affinis*. *Mol. Ecol.* 17, 415-430.

Xie, X.L., Huang, Q.S., Gong, M., Du, J., Yang, Y., Chen, Q.X. 2009. Inhibitory kinetics of β -N-acetyl-D-glucosaminidase from prawn (*Litopenaeus vannamei*) by zinc ion. *IUBMB Life* 61, 163-170.

Zou, E. 2005. Impacts of xenobiotics on crustacean molting: the invisible endocrine disruption. *Integr. Comp. Biol.* 45, 33-38.

4 Discussion

4.1 Espèces planctoniques dominantes de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

La pénétration d'espèces néritiques dans l'estuaire de la Gironde est faible par rapport à d'autres estuaires nord-européens (Mees *et al.*, 1995 ; Mouny & Dauvin, 2002). Ceci proviendrait essentiellement du bouchon vaseux agissant comme une barrière écologique le long du gradient de salinité. David (2006) a recensé deux espèces de mysidacés *Neomysis integer* et *Mesopodopsis slabberi* en amont du Bec d'Ambès. Notre étude a permis de confirmer leur présence dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde et d'implémenter les connaissances avec des espèces observées à ce jour uniquement dans la partie aval de l'estuaire. Même si les périodes d'occurrence des mysidacés sont relativement similaires, les abondances sont néanmoins nettement inférieures à celles rencontrées dans la partie aval de l'estuaire de la Gironde ainsi que dans les zones oligohalines d'autres estuaires français.

Les résultats ont montré également que la variabilité saisonnière est, sans surprise, la principale source de variabilité pour les abondances de *Gammarus zaddachi*, *N. integer* et *M. slabberi*. L'ensemble de ces espèces présente en effet des cycles saisonniers avec des pics d'abondance se succédant durant la période printanière pour *G. zaddachi* et un pic estival pour les deux espèces de mysidacés. Un deuxième pic d'abondance a été visible pour *N. integer* en automne. La dynamique de ces deux espèces de mysidacés a déjà été décrite dans l'estuaire de la Gironde, mais dans sa partie haline (Sorbe, 1981 ; Sautour & Castel, 1995 ; David *et al.*, 2005) où elle s'avère semblable à celle observée dans les autres estuaires nord-européens (Mouny *et al.*, 2000 ; Mouny & Dauvin, 2002 ; Tackx *et al.*, 2004).

La présence de ces trois espèces est essentielle dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, notamment pour leur rôle dans les transferts de carbone (Lobry *et al.*, 2008). Les températures élevées, ainsi que les teneurs élevées en MES et en phéopigments, sont des facteurs déterminants pour expliquer les densités importantes des deux mysidacés. Ces facteurs, notamment la température, ont déjà été identifiés comme paramètres responsables de la variabilité saisonnière des deux mysidacés (Sorbe, 1981 ; David *et al.*, 2005).

N. integer, tout comme *Eurytemora affinis*, présente un régime alimentaire très bien adapté aux environnements turbides du fait de leur omnivorie (Heinle *et al.*, 1977 ; Mees *et*

al., 1995 ; Fockedey & Mees, 1999) et donc bien adapté à la zone étudiée. Les densités importantes de *M. slabberi* ont été observées durant la période estivale en présence de fortes turbidités et d'un pool nutritif pauvre en phytoplancton, ce qui aurait pu avoir un impact négatif sur cette espèce qui est normalement dépendante de la production phytoplanctonique (Gasparini & Castel, 1999 ; Froneman, 2001). Il semble, en revanche, que cette espèce ait été dans son optimum de température favorisant son développement saisonnier en accord avec les pics estivaux recensés par Mees *et al.* (1993) et Mouny & Dauvin (2002).

4.2 Evolution et adaptation du copépode *Eurytemora affinis*

Notre étude a permis de déterminer les espèces en présence dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, mettant en avant la dominance d'*Eurytemora affinis* dans cette section de l'estuaire. Cette observation a conduit à se poser la question de savoir quels sont les paramètres qui déterminent la distribution de cette espèce, car habituellement *E. affinis* est davantage présent dans les eaux saumâtres entre 5 et 15 de salinité (Castel, 1995 ; David *et al.*, 2005). Les travaux de Chaalali *et al.* (2013b) avaient permis d'observer une progression vers l'amont d'espèces de copépodes, en lien avec l'effet de marinisation. Ces travaux avaient conduit à l'établissement d'une niche écologique pour l'espèce *E. affinis* basée sur deux paramètres, la température et la salinité. Nos travaux ont permis d'observer cette espèce dans la partie oligohaline/fluviale de l'estuaire de la Gironde suggérant un agrandissement de sa zone de distribution et l'évolution de sa niche écologique au sein de cet estuaire. Nos travaux montrent une grande dépendance de l'espèce vis-à-vis de la température. En effet, lors de l'étude de la niche écologique ainsi que lors de l'étude de la variabilité spatio-temporelle de la productivité de l'espèce, la température apparaît comme le paramètre principal régissant la dynamique d'*E. affinis*. Plusieurs études ont déjà qualifié la croissance d'*E.affinis* comme température-dépendante (Katona, 1970 ; Huntley & Lopez, 1992 ; Lee *et al.*, 2003) avec une température optimale pour cette espèce retrouvée dans nos travaux d'environ 17°C, sur l'ensemble du continuum estuarien en cohérence avec les travaux de Chaalali *et al.* (2013b). Les abondances les plus élevées d'*E. affinis* correspondent à cet optimum de température et sont légèrement plus élevées comparativement à d'autres estuaires tels que l'Escaut, la Seine et l'Ems (Gyllenberg & Lundquist, 1979 ; Sautour & Castel, 1995 ; David *et al.*, 2005 ; Devreker *et al.*, 2009 ; Mialet *et al.*, 2011).

Une des questions de notre étude portait sur les conditions de développement de l'espèce *E. affinis* dans la zone oligohaline/fluviale de l'estuaire. Il s'agit en effet d'une zone critique a priori peu favorable au développement d'espèces estuariennes « classiques » : cette section est en effet sous l'influence directe de la Communauté Urbaine de Bordeaux et de la remontée du bouchon vaseux qui, durant les périodes d'étiage, engendre une augmentation importante de la concentration en MES, limitant la production primaire et induisant en période estivale une sous-oxygénation des eaux. En outre, une forte turbidité impacte directement l'environnement nutritionnel des copépodes à travers la qualité du pool nutritif affectant leur reproduction et *in fine* leur capacité de survie (Gasparini *et al.*, 1999).

Nos résultats concernant la productivité de l'espèce dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde montrent qu'en plus de la température, la phéophytine *b* joue un rôle clé dans la distribution ainsi que dans la dynamique de cette espèce dans cette zone dessalée de l'estuaire. Nos résultats ont montré que les densités élevées d'*E. affinis* sont corrélées avec les concentrations élevées en phéophytine *b*, permettant de formuler l'hypothèse d'une consommation accrue de matériel détritique.

Ces résultats renforcent plusieurs conclusions, sur le fait qu'*E. affinis* est capable de se nourrir et de se développer correctement au sein de masses d'eaux très contrastées en termes de physico-chimie (Cottonnec *et al.*, 1998 ; Gasparini *et al.*, 1999 ; Tackx *et al.*, 2003 ; Jonhson *et al.*, 2014), et confirment également ses capacités d'adaptation à se nourrir à partir d'un pool nutritif hétérogène en termes de quantité et de qualité rendant *E. affinis* très compétitive (Allan *et al.*, 1977 ; Boak & Goulder, 1983 ; De Mott, 1988, 1995 ; Gasparini & Castel, 1999 ; Tackx *et al.*, 2003 ; David *et al.*, 2006b, 2007).

Conclusion : Synthèse et perspectives



Les objectifs majeurs de cette thèse ont été d'étudier et d'analyser la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, dans un premier temps, selon un point de vue physico-chimique (Chapitres 1 et 3) et, dans un deuxième temps, au niveau biologique (Chapitres 2 et 4), afin de comprendre la relation entre ces deux domaines pour *in fine*, comprendre comment s'organisent les cortèges biologiques dans cette partie de l'estuaire. Cette étude pourra servir comme outil de décision pour les différents gestionnaires afin de connaître les paramètres physico-chimiques à surveiller susceptibles d'altérer les communautés biologiques dans cette partie de l'estuaire.

Caractérisation et structuration environnementale de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

Cette partie de l'estuaire de la Gironde est toujours sous l'influence de la marée dynamique. Son influence est d'autant plus mesurable lors de la période d'étiage où les débits sont minimaux. A partir des analyses effectuées, il est possible de dire que la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde est soumise de la même façon que l'estuaire halin à une importante variabilité saisonnière de ses paramètres environnementaux. Cette variabilité saisonnière des paramètres physico-chimiques est classiquement observée dans les estuaires, avec une période hiver-printemps caractérisée par des débits de crue. Lorsque les débits sont élevés, l'influence des apports amont est plus facilement mesurable. Le matériel arrivant dans la partie fluviale étant plus frais et plus labile du fait du lessivage important de la litière terrestre du bassin versant, la teneur en COP est plus élevée au sein des MES durant cette période hiverno-printanière. Cet effet est plus visible sur les stations les plus en amont de chaque fleuve. De plus, cette période est essentielle pour les communautés biologiques car elle engendre plus rapidement un renouvellement des masses d'eau et donc une ré-oxygénation du système. A l'inverse, la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde devient plus sensible durant la période été-automne. Les débits qui sont nettement plus faibles ne permettent plus l'expulsion vers l'aval du bouchon vaseux et *a fortiori*, les apports amont sont diminués. Le matériel frais laisse alors place à du matériel beaucoup plus dégradé ; en témoignent les teneurs élevées en phéopigments à cette période et les très faibles concentrations en chlorophylle *a* du fait d'une production primaire quasi nulle, inhibée par une concentration trop importante en MES alors que les sels nutritifs ne sont pas limitants. Cette information concernant l'absence de production primaire phytoplanctonique dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde va dans le sens de Goosen *et al.* (1999) et enrichit les observations de Nzigou (2012) et Savoye

et al. (2012) qui ont émis l'hypothèse qu'une production primaire autochtone au sein de l'estuaire fluvial est peu probable. Néanmoins, notre étude a également permis de mettre en avant que la présence de chlorophylle *a* est, entre autres, issue de la production primaire microphytobenthique. Nzigou (2012) a fait l'hypothèse que la production microphytobenthique était localisée principalement dans la partie aval de l'estuaire de la Gironde ; or, notre étude montre que cette production primaire microphytobenthique est également présente dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. De plus, la période de production dans la partie fluviale de l'estuaire est décalée dans le temps en comparaison de la partie aval. Ceci est probablement dû à l'hydrodynamisme avec des vitesses de courants beaucoup plus élevées dans la partie fluviale.

Dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, le principal facteur responsable de la variabilité temporelle des paramètres physico-chimiques est le débit. Les débits étant différents en intensité au sein de chacune des deux branches (Garonne et Dordogne), notre étude a permis de mettre en avant une hétérogénéité spatiale des paramètres physico-chimiques caractérisant la colonne d'eau. Cette variabilité spatiale est dominée davantage par une variabilité inter-fleuves qu'une variabilité intra-fleuve, malgré l'influence directe de la Communauté Urbaine de Bordeaux sur la Garonne estuarienne. Dans l'ensemble de notre étude, les teneurs en phéopigments et les débits ont toujours joué un rôle important en terme de structuration de l'environnement.

Notre étude a également permis d'enrichir les connaissances sur la qualité du pool nutritif dans l'estuaire de la Gironde. Dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, seul Veyssy (1999) s'est intéressé à la composition et à l'origine de la matière organique, mais uniquement sur la Dordogne. En définitive, la MOP en suspension est un mélange de matériels originaires de plusieurs sources : du matériel réfractaire issu du bouchon vaseux, la MOP anthropique, la MOP labile d'origine terrestre et la MOP provenant du microphytobenthos. Un fait notable et nouveau dans notre étude a été de prendre en compte de nouvelles sources de MOP telles que la MOP d'origine anthropique qui est très labile et également la MOP provenant du microphytobenthos. Nzigou (2012) a en effet suggéré la part non négligeable du compartiment microphytobenthique à la MOPS. Nos résultats confirment la très grande contribution tout au long de l'année de la MOP réfractaire d'origine terrestre à la MOPS sur l'ensemble de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Le fait marquant dans notre étude est la contribution importante de la matière organique d'origine anthropique

notamment lorsque les débits sont faibles. Cette information est importante pour les gestionnaires car même si cette matière est très labile, elle a une origine urbaine. Les eaux de la Communauté Urbaine sont mal expulsées durant cette période de l'année et favorisent donc les activités hétérotrophes de dégradation de la matière organique et réduisent les teneurs en oxygène déjà faibles dans cette zone. De plus, la contribution du microphytobenthos est à prendre en compte car il participe de façon plus importante à la composition de la MOPS que le phytoplancton autochtone et continental. Ce dernier résultat confirme les travaux de Nzigou (2012) mettant en avant la participation du microphytobenthos à la composition de la MOPS lors de sa remise en suspension. Nos travaux montrent l'importance de considérer de nouvelles sources de MO à la MOPS. Les platiers intertidaux étant plus développés dans l'estuaire halin, il semble donc indispensable de les prendre en compte lors des analyses isotopiques de la MOPS ou de la matière organique sédimentaire. Il serait également par la suite indispensable de prendre en compte le compartiment bactérien comme source potentielle de MO étant donné le caractère hétérotrophe de celui-ci. En effet, les analyses des acides gras effectuées sur la MOPS ont pu confirmer d'une part la très faible présence du phytoplancton et notamment des diatomées, et d'autre part, la présence du compartiment bactérien au sein de la colonne d'eau. Néanmoins, la méthode utilisée pour analyser les acides gras n'a pas été correctement adaptée à la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde du fait de la très faible charge en matière organique. Il serait indispensable à l'avenir de développer un protocole propre à ces environnements car cette information manque à la compréhension complète du système.

Dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, l'hydrodynamisme est tellement fort qu'il est difficile de dissocier la matière organique sédimentaire de celle en suspension dans l'eau. Témoins de ce lien très fort entre colonne d'eau et sédiment ont été les contributions de la MOP en suspension (MOP réfractaire et labile d'origine terrestre) à la composition de la matière organique sédimentaire. Le microphytobenthos participe à la composition de la MOS avec d'une part les Diatomées et d'autre part les Euglenophyceae. Contrairement à la matière organique de la colonne d'eau, le microphytobenthos composé d'Euglenophyceae n'est pas négligeable ici, alors que la MOP d'origine anthropique ne participe pas à la composition de la MOS. Ceci est certainement dû à son caractère très labile additionné au fort hydrodynamisme de la partie fluviale de l'estuaire qui rendent difficile la sédimentation de cette source de MO. Même si aucune variabilité spatiale n'a pu être dégagée entre, et au sein

des deux fleuves, concernant la composition de la MOS, une variabilité saisonnière a néanmoins été observée en lien une nouvelle fois avec l'hydrodynamisme. En effet, les contributions plus élevées de la matière organique labile d'origine terrestre en hiver en lien avec des apports amont accrus par rapport au reste de l'année ont permis de différencier cette période. La faible variabilité des signatures isotopiques et élémentaires illustre une dynamique spatio-temporelle de la MO dans les sédiments nettement plus stable qu'au sein de la colonne d'eau. Le faible lien entre les paramètres environnementaux et la composition de la MOS peut être dû à une non-linéarité des processus impliqués et également à un découplage temporel entre la dynamique des paramètres environnementaux pélagiques et sédimentaires. Pour rendre ce lien visible, il serait essentiel d'élargir les analyses sur des échelles spatiale et temporelle beaucoup plus larges.

En prenant en compte uniquement le domaine intertidal de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, la variabilité spatiale des paramètres physico-chimiques entre la Garonne et la Dordogne estuariennes peut être liée à l'hydrodynamisme. En effet, les débits sont significativement plus importants en Garonne qu'en Dordogne. Les apports fluviaux sont donc différents. Ces apports fluviaux sont susceptibles de modifier la qualité ainsi que la quantité de la matière organique présente dans le sédiment. L'évolution des débits modifie le temps de résidence et donc de dégradation des particules (notamment la chlorophylle) entre les deux fleuves (Bidigare *et al.*, 1986 ; Abril *et al.*, 1999 ; Commarieu, 2007 ; Etcheber *et al.*, 2007) accentuée par l'activité et l'abondance des communautés hétérotrophes (Hernandez Palomino, 1997). C'est pour cela que nos résultats ont permis de montrer une variabilité inter-fleuves principalement due à des teneurs en pigments, en phéopigments et en COP significativement plus élevées en Garonne.

Cependant, la variabilité temporelle domine sur la variabilité spatiale des paramètres environnementaux dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. En effet, la période fin été - début automne se définit comme une période où cette zone de l'estuaire est sensible. Elle est sensible car lorsque les débits sont au plus bas comme ce fut le cas, les teneurs en MES augmentent en lien avec la remontée du bouchon vaseux. Ce ne fut pas abordé au cours de ce manuscrit mais il serait pertinent d'estimer l'impact des barrages notamment celui de Golfech qui joue un rôle important sur les débits de la Garonne en période d'étiage, accentuant les retenues d'eau et *in fine* réduisant les débits. La question que l'on est en mesure de se poser serait de savoir si le bouchon vaseux qui est un élément perturbateur majeur de la qualité

environnementale remonterait si haut dans l'estuaire sans la présence des barrages. Au vu de nos résultats et ceux de Lanoux (2013), les débits et *a fortiori* le temps de résidence des masses d'eaux étant plus courts, cela impliquerait d'une part, davantage de matériel organique frais pour les communautés biologiques et d'autre part moins de problème d'hypoxie et principalement une turbidité moins élevée favorisant une production primaire étant donné que les sels nutritifs ne sont pas limitants.

Communautés biologiques présentes dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

Communautés benthiques

Macrofaune

Les travaux de Bachelet *et al.* (1981) et Bachelet & Leconte (2014) se sont focalisés sur la macrofaune et ceux de Santos (1995) sur la méiofaune de l'estuaire halin de la Gironde. Les travaux majeurs en estuaires sur ces compartiments se font souvent dans la partie haline des estuaires où la richesse spécifique est la plus élevée. Notre étude a eu pour objectif d'enrichir les connaissances sur la biodiversité benthique du continuum estuarien car les biocénoses présentes dans cette zone fluviale de l'estuaire étaient inconnues. Afin d'étudier le ou les impact(s) potentiels de la Communauté Urbaine de Bordeaux, il a d'abord fallu caractériser la variabilité spatiale et temporelle de la biodiversité.

Les estuaires sont en règle générale décrits comme paucispécifiques et notre étude porte sur la partie fluviale de l'estuaire que l'on définit comme une zone de raréfaction, c'est-à-dire une zone où le nombre d'espèces dulcicoles est minimal à cause de l'influence de la marée dynamique et où le nombre d'espèces marines est également minimal du fait d'une salinité proche ou égale à zéro. Les travaux de Bachelet & Leconte (2014) mettent en évidence un gradient décroissant de la richesse spécifique de l'estuaire aval vers l'estuaire amont, dans les domaines subtidal et intertidal. Notre étude renforce les observations faites dans la partie haline de l'estuaire concernant la faible richesse spécifique. Les groupes zoologiques des Oligochètes et des Insectes sont les seuls représentants de la macrofaune benthique retrouvés dans la partie fluviale de l'estuaire. Les Oligochètes *Limnodrilus hoffmeisteri* et *Tubifex tubifex* caractérisent uniquement le domaine intertidal de la Garonne et

de la Dordogne estuariennes, alors que, au sein du domaine subtidal des deux fleuves estuariens, les densités de la macrofaune étaient nulles lors des trois mois échantillonnés.

Les densités des Oligochètes ont été supérieures (notamment en juin) dans le domaine intertidal de la Garonne, mais aucune station ne se démarquait. Notre stratégie d'échantillonnage ne permet pas de conclure sur le fait que le domaine subtidal de cette partie de l'estuaire est dépourvu de macrofaune. Une telle conclusion aurait été possible si le suivi avait été mensuel sur l'ensemble des substrats rencontrés dans cette zone. À l'avenir, il serait intéressant de renouveler l'échantillonnage afin de savoir si le domaine subtidal de cette partie de l'estuaire est réellement dépourvu de macrofaune benthique et si oui, d'en identifier les causes pour savoir s'il s'agit de la conséquence d'une qualité environnementale ou d'un dragage ou d'un hydrodynamisme trop intensif. De plus, une étude écotoxicologique sur le sédiment devrait être mise en place étant donné la proximité avec la CUB et les travaux de Delpech *et al.* (2010) présentant l'estuaire de la Gironde comme un estuaire dégradé. Les travaux de ces derniers auteurs sont basés sur la faune ichthyologique, mais l'indice médiocre qui en résulte est corrélé notamment à des pressions de polluants chimiques qui pourraient également affecter la faune benthique.

Notre étude visait à apporter des réponses concernant l'impact potentiel de la CUB. Il est pour le moment impossible de corréliser la pauvreté de la macrofaune benthique subtidale avec les rejets de la CUB. Néanmoins, cette absence d'organismes qui a déjà été observée dans d'autres estuaires français est une information importante. La macrofaune représente un lien important dans le transfert de carbone au sein du réseau trophique et l'absence de ce maillon pourrait dérégler les consommateurs supérieurs car les travaux de Pasquaud *et al.* (2008) ont montré que la macrofaune est une partie majeure de la nourriture de certains poissons, décapodes et mysidacés. Nzigou (2012) décrivait les signatures isotopiques du benthos du domaine intertidal en comparaison avec ceux du domaine subtidal. Les signatures différaient entre les organismes. L'hypothèse suggérait une absence de microphytobenthos dans le régime alimentaire de la macrofaune subtidale. L'absence de cette ressource trophique en lien avec les fortes turbidités pourrait expliquer cette absence d'organismes dans le domaine subtidal de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde.

Méiofaune

La richesse biologique de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde est plus importante lorsque l'on prend en compte le compartiment de la méiofaune. Dans le domaine subtidal, où les densités de macrofaune sont nulles, neuf groupes zoologiques ont été recensés dans la méiofaune, mais en faibles abondances. Cette biodiversité est homogène entre la Garonne et la Dordogne estuariennes, avec une dominance très importante du taxon des Nématodes, ce qui est commun à l'ensemble des estuaires (Soetaert & Heip, 1995). Les autres taxons qui constituent la méiofaune sont les Copépodes (y compris les nauplii), les Foraminifères, les Rotifères, les Cladocères (propres au domaine intertidal), les Tardigrades, les Gastéropodes, les Insectes et les Oligochètes. Ces mêmes taxons sont retrouvés au sein du domaine intertidal, avec des densités nettement plus importantes dans la Garonne que dans la Dordogne estuarienne. La présence de la méiofaune en forte abondance est un atout pour la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde en termes de transfert trophique. En effet, Montagna (1995) indiquait le lien important entre les communautés méiobenthiques et microbiennes. La capacité de broutage de la méiofaune peut maintenir les populations microbiennes en état de croissance optimale puisque les taux de broutage semblent en équilibre avec la production microbienne. A court terme, les assemblages de la méiofaune des deux systèmes ont varié de façon importante entre les mois d'avril et d'août. Malgré la variabilité élevée observée entre les mois printaniers et estivaux, les deux systèmes sont revenus à leur état initial d'une année sur l'autre. De plus, les stations présentes devant la Communauté Urbaine de Bordeaux possèdent une production estivale présentant des abondances jusqu'à trois fois supérieures par rapport au reste des stations échantillonnées qui ont une production plutôt printanière.

Cette variabilité saisonnière est notamment marquée chez les nématodes, alors que, d'après Warwick (1971), leur cycle annuel est très peu marqué dans des conditions homogènes. Cette variabilité d'abondance dans nos résultats montre bien qu'à l'échelle de la saison les fluctuations des paramètres physico-chimiques jouent un rôle dans la dynamique de ce groupe.

Notre étude est une étude préliminaire dans cette zone de l'estuaire ne reflétant qu'une année de suivi. Gray *et al.* (1980) ont estimé entre cinq et six ans (années de référence) la durée raisonnable d'un suivi écologique pour caractériser la dynamique de la méiofaune, notamment dans des systèmes très variables comme les estuaires, afin de constater une ou des perturbations éventuelles. Les densités au sein de la Garonne estuarienne sont nettement plus

élevées que celles de la Dordogne estuarienne et ces abondances de la méiofaune totale sont supérieures à celles retrouvées dans la partie haline de l'estuaire de la Gironde (Soetaert *et al.*, 1994 ; Santos, 1995). Les Nématodes sont des organismes opportunistes et sont donc susceptibles de développer d'importantes abondances ou des modifications en termes de diversité en réponse à une dégradation du milieu et/ou à un enrichissement important en carbone organique (Lamshead *et al.*, 1983 ; Platt *et al.*, 1984 ; Heip *et al.*, 1985). Afin d'observer une modification de la qualité de l'environnement, il est indispensable de pérenniser ce type de suivi comme décrit précédemment, d'autant plus que le taxon des Rotifères, présent dans la partie fluviale de l'estuaire, peut témoigner d'une bonne ou d'une mauvaise qualité de l'environnement. L'un des objectifs de cette étude résidait dans le fait d'établir un inventaire des espèces planctoniques et benthiques et d'estimer l'impact éventuel des rejets urbains. Le mot inventaire comprend notamment la prise en compte de l'ensemble des substrats pour les organismes benthiques. Dans cette étude, nous avons approché uniquement les substrats meubles vaseux car ils représentent la grande majorité des substrats existant dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Mais pour obtenir un inventaire exhaustif de l'ensemble des populations de la méiofaune et de la macrofaune benthiques, les prochaines études dans cette zone devront comprendre l'ensemble des substrats pour obtenir une vision globale et pour identifier ou non de nouveaux taxons présents dans cette zone. Ces espèces pourraient aider à développer de nouveaux indices biologiques ou à adapter des indices déjà existants. Les eaux oligohalines et fluviales estuariennes sont naturellement des environnements où le développement et le maintien de la vie sont très complexes. En témoignent de manière générale, les très faibles richesses spécifiques en organismes benthiques et planctoniques. L'axe 1 du projet BEEST (Ruellet *et al.*, 2009) présente le jeu de données du macrobenthos en zone oligohaline des plus grands estuaires de la façade Manche-Atlantique et reflète très bien la paucispécificité de ces zones estuariennes. De plus, les travaux réalisés dans cette étude ont montré que le groupe zoologique des Oligochètes est le groupe majeur. Le problème à l'heure actuelle réside dans la capacité d'expertise très réduite de ce groupe zoologique. Néanmoins, à l'avenir il serait justifié de s'intéresser à l'identification des espèces de ce groupe car (1) les Oligochètes sont les seuls représentants dans la partie fluviale de la Gironde et des autres estuaires français, et (2) il existe un indice (IOBS : Indice Oligochètes de Bioindication des Sédiments) développé par Lafont *et al.* (2002). Cet indice permettant d'évaluer la qualité des sédiments fins ou sableux ferait apparaître les incidences écologiques des rejets polluants (charge organique ; micro-polluants

organiques et métalliques). Il serait donc à l'avenir essentiel de se pencher sur le développement d'un ou de plusieurs indices concernant ce taxon et adapté aux conditions estuariennes, d'autant plus que ces zones représentent un corridor essentiel pour toutes les espèces migratrices et seront à l'avenir de plus en plus sensibles du fait de la croissance démographique et donc des activités anthropiques.

Communautés planctoniques

La niche écologique d'Eurytemora affinis : outil de compréhension et de prédiction

Le système étant fluctuant et sensible, l'établissement d'un modèle permettant de comprendre et de prédire les éventuelles réponses de l'espèce planctonique dominante *Eurytemora affinis* à des perturbations environnementales s'est avéré judicieux. A l'avenir, ce modèle de niche pourrait être intéressant pour les gestionnaires qui pourront l'utiliser comme un outil prédictif. En effet, le modèle NPPEN a été établi dans ce sens afin de fournir des cartographies d'habitats potentiels pour de nombreuses espèces (Beaugrand *et al.*, 2011 ; Raybaud *et al.*, 2013). Les travaux de Chaalali *et al.* (2013b) ont permis d'identifier une modification de la répartition spatiale longitudinale de plusieurs espèces de copépodes dont *E. affinis* en 30 ans dans l'estuaire de la Gironde. Cette modification de répartition est à mettre en relation avec un réchauffement des eaux estuariennes ainsi qu'à une salinisation, appelée « marinisation », du système. Notre étude s'étant focalisée sur une zone de l'estuaire où les variations de salinité sont très faibles, il n'est pas surprenant que le modèle de Chaalali *et al.* (2013b) ne soit pas adapté pour cette espèce dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. En revanche, il confirme l'importance de la température dans le cycle d'*E. affinis*. Il n'est pas étonnant de retrouver, même au sein de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, la température comme paramètre essentiel dans la formation de la niche écologique d'*E. affinis*. En effet, la température a un effet sur son métabolisme (consommation d'oxygène, production somatique et gonadique diminuée, mortalité...). Donc la température peut avoir un effet direct à court terme mais également sur le plus long terme avec un ou plusieurs effets sur la génération suivante. En revanche, nos résultats montrent que la salinité n'est pas un facteur structurant pour *E. affinis* dans la partie fluviale de l'estuaire, contrairement à la partie aval où ce paramètre est responsable de la modification de la répartition de l'espèce. Nos résultats

suggèrent que la remontée très en amont d'*E. affinis* ne peut pas être expliquée uniquement par la « marinsation » du système. Les phéopigments, à travers la phéophytine *b*, sont un paramètre en plus de la température qui structure la répartition ainsi que la dynamique d'*E. affinis* dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. Une source de nourriture rentre donc dans la formation de la niche écologique de l'espèce. Dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, la niche écologique de cette espèce n'est plus fonction, comme dans la partie aval de l'estuaire, de la température et de la salinité, mais de la température et des teneurs en phéophytine *b*. Notre étude sur le modèle de la niche écologique d'Hutchinson (1957) permettant d'appréhender les enveloppes environnementales des espèces est restreinte à deux paramètres environnementaux (Fort *et al.*, 2012). Un effet cocktail (impact des interactions, de la synergie des paramètres sur les communautés biologiques) pourrait être utilisé pour définir l'influence des paramètres environnementaux. Dans de nombreuses études, le système est décomplexifié pour être mieux compris. L'emploi ici de la niche écologique n'utilise que deux dimensions, c'est-à-dire deux paramètres susceptibles d'interagir avec la dynamique d'une espèce. Mais cette stratégie de décomplexification est une limite, une simplification de la réalité *in situ*, car elle ne représente pas complètement la réalité. Ce modèle est donc à prendre avec précaution.

Les conclusions que l'on peut tirer du modèle lorsque l'on définit une niche écologique d'une espèce sont les différentes adaptations développées par l'espèce en réponse aux modifications de son environnement. En effet, *E. affinis* par exemple s'adapte très bien aux variations de salinité grâce à une importante capacité d'osmorégulation (Johnson *et al.*, 2014). Un modèle est de plus en plus robuste lorsque l'on ajoute des données à la série. Ici, dans notre étude il s'agit d'un modèle préliminaire et il doit donc se nourrir de nouvelles données.

La productivité comme indicateur de qualité environnementale

Comme il a été décrit précédemment, les phéopigments à travers la phéophytine *b* jouent un rôle important dans la dynamique d'*E. affinis* au sein de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde. En effet, dans les eaux turbides, la phéophytine est un meilleur indicateur de la biomasse phytoplanctonique que la chlorophylle. Les algues présentes dans ces environnements perdent une partie de leurs pigments (de Jonge, 1980) mais restent une ressource nutritive pour les copépodes (Heinle *et al.*, 1977). Ce paramètre biologique est, entre autre, le témoin de la qualité du pool nutritif de la partie fluviale de l'estuaire de la

Gironde. Généralement, la production primaire ainsi que la qualité du pool nutritif sont positivement corrélées avec le taux de croissance des organismes planctoniques (Runge, 1988 ; David *et al.*, 2005, 2006). On a été amené à se poser la question de savoir quel impact peut avoir ce pool nutritif ainsi que la variabilité naturelle du milieu sur les organismes et notamment sur *E. affinis*. La productivité, en tant qu'indicateur d'efficacité du développement de l'espèce dominante *E. affinis*, a été utilisée comme un critère fonctionnel de qualité de l'environnement. La productivité d'*E. affinis* a varié temporellement, atteignant des maxima de l'ordre de $0,25 \text{ j}^{-1}$ durant les mois printaniers en avril et mai et des minima en juin et août ($0,1 \text{ j}^{-1}$). La température est, dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde, le principal facteur contrôlant la productivité de l'espèce. Cette conclusion est en accord avec de nombreux travaux mettant en avant le rôle essentiel de la température dans le développement, la croissance et la reproduction d'*E. affinis* (Vijverberg, 1980 ; Dickie *et al.*, 1987 ; Stockwell & Johannsson, 1997), alors que d'autres ont mis en avant le rôle de la disponibilité en nourriture (Ban, 1994). *E. affinis* étant omnivore, ce régime alimentaire lui permet de s'adapter aux variations quantitatives et surtout qualitatives de son environnement. Il a été possible d'observer à travers nos analyses une variabilité spatiale dans sa composition en acides gras au sein des différentes masses d'eaux échantillonnées dans la partie garonnaise de l'estuaire et pourtant aucune variabilité spatiale dans sa productivité n'a été détectée en lien avec son régime alimentaire.

Les méthodes qui sont utilisées à l'heure actuelle pour estimer la production somatique sont bien souvent controversées. Dans notre étude, la méthode utilisée est celle de Kimmerer & McKinnon (1987), basée sur la mesure du taux de croissance instantané. Elle présente l'avantage d'être bien adaptée aux milieux où le suivi des populations est difficile comme c'est le cas dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde où les mouvements de masses d'eau sont très importants. De plus, cette méthode permet de mesurer la croissance des copépodes sur de courtes périodes de temps *in situ*, afin d'établir des taux de croissance applicables à l'ensemble de la population. Elle permet également de travailler sur des lots d'organismes de taille relativement homogène et également d'être réaliste sur l'estimation de la productivité totale de la population, car elle permet de prendre en compte l'ensemble des stades de développement d'*E. affinis*. En revanche, cette méthode est extrêmement chronophage, ce qui la rend très peu fonctionnelle si on veut vraiment utiliser la productivité comme indicateur de qualité de l'environnement. Néanmoins, elle a permis de constater que

dans la partie Garonnaise de l'estuaire fluvial de la Gironde, la productivité d'*E. affinis* est comparable à celle dans d'autres estuaires européens malgré la très faible quantité de nourriture et la pauvre qualité nutritive du pool de matière organique disponible quelle que soit la période de l'année.

Nos résultats ont permis de montrer que la température ainsi que la phéophytine *b* sont deux paramètres cruciaux dans les variations de productivité d'*E. affinis*, mais ils expliquent seulement 24% de cette variabilité. D'autres facteurs entrent en jeu car la partition de variance permet de voir l'impact non significatif d'un éventuel effet cocktail des paramètres physico-chimiques, c'est-à-dire les éventuelles interactions qui pourraient exister entre les paramètres environnementaux et avoir une influence sur la productivité de l'organisme. Afin de vraiment rendre compte de l'impact d'un facteur sur la productivité d'*E. affinis*, il serait nécessaire d'effectuer comme ce fut le cas dans de nombreuses études, des travaux expérimentaux pour *in fine* de façon plus précise expliquer quels facteurs sont impliqués dans les modifications de la qualité de l'environnement et sont donc néfastes pour *E. affinis*.

Des travaux complémentaires ont débuté lors de cette thèse mais demandent à être poursuivis. En effet, nous avons commencé à déterminer les niveaux de contamination métallique et organique d'*E. affinis* dans la Garonne estuarienne. Les résultats préliminaires montrent qu'*E. affinis* bioaccumule le cadmium en corrélation avec les teneurs des matières en suspension ainsi qu'avec les phéopigments, laissant supposer que la bioaccumulation se fait principalement par voie trophique. De plus, des effets de stress de cette contamination sont ressentis au niveau cellulaire et moléculaire d'*E. affinis* via les analyses effectuées (non montrées) sur l'expression de certains gènes (HSP70 et HSP 90) et des métallothionéines. C'est à partir de ces résultats préliminaires que la suite des travaux devrait se tourner car une bioaccumulation organique et/ou métallique peut avoir de nombreuses conséquences sur la reproduction et la croissance et donc sur la productivité de cette espèce emblématique de l'estuaire de la Gironde (Budzinski *et al.*, 2003), et par voie trophique affecter les compartiments biologiques supérieurs.

Bibliographie

A.

- Abril, G., Etcheber, H., Le Hir, P., Bassoullet, P., Boutier, B. & M. Frankignoulle. 1999. Oxic/anoxic oscillations and organic carbon mineralization in an estuarine maximum turbidity zone (The Gironde, France). *Limnology and Oceanography*, 44, 1304-1315.
- Abril, G., Nogueira, M., Etcheber, H., Cabecadas, G., Lemaire, E. & M.J. Brogueira. 2002. Behaviour of organic carbon in nine contrasting European estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 54, 241-262.
- Adão, H., Alves, A.S., Patrício, J., Neto, J.M., Costa, M.J. & J.C. Marques. 2009. Spatial distribution of subtidal Nematoda communities along the salinity gradient in Southern European estuaries. *Acta Oecologica*, 35, 287–300.
- Admiraal, W. 1976. Influence of light and temperature on the growth rate of estuarine benthic diatoms in culture. *Marine Biology*, 39, 1-9.
- Adrian, R. & B. Schneider-Olt. 1999. Top-down effects of crustacean zooplankton on pelagic microorganisms in a mesotrophic lake. *Journal of Plankton Research*, 21, 2175–2190.
- Allen, G.P. 1972. Etude des processus sédimentaires dans l'estuaire de la Gironde. Thèse d'Etat, Université de Bordeaux 1, 310 p.
- Allen, G.P., Castaing, P. & A. Klingebiel. 1972. Contribution à l'étude de la circulation des masses d'eau à l'embouchure de la Gironde. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 275 D, 181-184.
- Allen, G.P., Salomon, J.C., Bassoullet, P., Du Penhoat, Y. & C. de Grandpré. 1980. Effects of tides on mixing and suspended sediment transport in macrotidal estuaries. *Sedimentary Geology*, 26, 69-90.
- Allen, M.R. & W.J. Ingram. 2002. Constraints on future changes in climate and the hydrologic cycle. *Nature*, 419, 224-232.
- Alves, A.S., Adão, H., Ferrero, T.J., Marques, J.C., Costa, M.J. & J. Patrício. 2013. Benthic meiofauna as indicator of ecological changes in estuarine ecosystems: The use of nematodes in ecological quality assessment. *Ecological Indicators*, 24, 462-475.
- Alves, A.S., Adão, H., Patrício, J., Neto, J.M., Costa, M.J. & J.C. Marques. 2009. Spatial distribution of subtidal meiobenthos along estuarine gradients in two southern European estuaries (Portugal). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 89, 1529-1540.
- Amjad, S. & J.S. Gray. 1983. Use of the nematode–copepod ratio as an index of organic pollution. *Marine Pollution Bulletin*, 14, 178-181.
- Andersen, R.A. & T.J. Mulkey. 1983. The occurrence of chlorophylls c_1 and c_2 in the Chrysophyceae. *Journal of Phycology*, 19, 289-294.

- Antajan, E. 1997. Meiobenthos et épifaune associés aux herbiers de *Zostera noltii* dans le bassin d'Arcachon : abondance saisonnière, effet du cycle et des courants de marée. Rapport de stage de DEA, Université Bordeaux 1.
- Appeltans, W., Hannouti, A., van Damme, S., Soetaert, K., Vanthomme, R. & M. Tackx. 2003. Zooplankton in the Schelde estuary (Belgium / The Netherlands). The distribution of *Eurytemora affinis*: effect of oxygen? *Journal of Plankton Research*, 25, 1441–1445.
- Attrill, M.J. & S.D. Rundle. 2002. Ecotone or ecocline: ecological boundaries in estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55, 929-936.
- Austen, M.C. & R.M. Warwick. 1989. Comparison of univariate and multivariate aspects of estuarine meiobenthic community structure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 29, 23-42.
- Azémar, F., Maris, T., Mialet, B., Segers, H., Van Damme, S., Meire, P. & M. Tackx. 2010. Rotifers in the Schelde estuary (Belgium): a test of taxonomic relevance. *Journal of Plankton Research*, 32, 981-997.
- Azémar, F., Van Damme, S., Meire, P. & M. Tackx. 2007. New occurrence of *Lecane decipiens* (Murray, 1913) and some other alien rotifers in the Schelde estuary (Belgium). *Belgian Journal of Zoology*, 137, 75-83.

B.

- Bachelet, G. 1979. Les peuplements macrobenthiques de l'estuaire de la Gironde : Evolution annuelle des paramètres démographiques. *Journal de Recherche Océanographique*, 4, 3-13.
- Bachelet, G. 1986. Distribution et structure des communautés benthiques dans l'estuaire de la Gironde. In : Actes du 1^{er} colloque d'océanologie côtière "BORDOMER 85". ADERMA, Bordeaux, pp. 541-554.
- Bachelet, G., Bouchet, J.M. & J.P. Lissalde. 1981. Les peuplements benthiques dans l'estuaire de la Gironde : Biomasse, productivité et évolution structurale. *Océanis*, 6, 593-620.
- Bachelet, G. & J.C. Dauvin. 1993. Distribution quantitative de la macrofaune benthique des sables intertidaux du bassin d'Arcachon. *Oceanologica Acta*, 16, 83-97.
- Bachelet, G., de Montaudouin, X. & J.C. Dauvin. 1996. The quantitative distribution of subtidal macrozoobenthic assemblages in Arcachon Bay in relation to environmental factors: a multivariate analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42, 371-391.
- Bachelet, G. & M. Leconte. 2014. Macrofaune benthique. In : Quintin, J.Y. (coord.). Surveillance écologique du site du Blayais. Rapport IFREMER RSTDYNECO/AG/14-02, pp. 181-222.

- Balsamo, M., Semprucci, F., Frontalini, F. & R. Coccioni. 2012. Meiofauna as a tool for marine ecosystem biomonitoring. In : Cruzado, A. (Ed.), *Marine Ecosystems*. In Tech, Rijeka, Croatia, pp. 77–104.
- Bamber, R.N. & R.M.H. Seaby. 2004. The effects of power station entrainment passage on three species of marine planktonic crustacean, *Acartia tonsa* (Copepoda), *Crangon crangon* (Decapoda) and *Homarus gammarus* (Decapoda). *Marine Environmental Research*, 57, 281-294.
- Ban, S. 1994. Effect of temperature and food concentration on post-embryonic development, egg production and adult body size of calanoid copepod *Eurytemora affinis*. *Journal of Plankton Research*, 16, 721-735.
- Barranguet, C. & J. Kromkamp. 2000. Estimating primary production rates from photosynthetic electron transport in estuarine microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, 204, 39–52.
- Beaugrand, G. & R. R. Kirby. 2009. Spatial changes in the sensitivity of Atlantic cod to climate-driven effects, based on presence-only data. *Marine Ecology Progress Series*, 424: 175-190.
- Beaugrand, G., Brander, K.M., Lindley, J.A., Souissi, S. & P.C. Reid. 2003. Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, 426, 661-664.
- Beaugrand, G., Lenoir, S., Ibañez, F. & C. Manté. 2011. A new model to assess the probability of occurrence of a species, based on presence-only data. *Marine Ecology Progress Series*, 424, 175-190.
- Béguier, M. 2009. Réponses d'une population aux forçages environnementaux et anthropiques : le suivi à long terme de la crevette *Palaemon longirostris* de l'estuaire de la Gironde (1979-2007). Thèse de Doctorat, Université Bordeaux 1, 250 p.
- Beyst, B., Buysse, D., Dewicke, A. & J. Mees. 2001. Surf zone hyperbenthos of Belgian sandy beaches: seasonal patterns. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 53:877-895.
- Bianchi, T.S. 2007. Biogeochemistry of estuaries. Oxford University Press, New York, 720 p.
- Bick, A. & G. Arlt. 2013. Description of intertidal macro- and meiobenthic assemblages in Maxwell Bay, King George Island, South Shetland Islands, Southern Ocean. *Polar Biology*, 36, 673-689.
- Bidigare, R.R., Frank, T.J., Zastrow, C. & J.M. Brooks. 1986. The distribution of algal chlorophylls and their degradation products in the southern ocean. *Deep Sea Research A*, 33, 923-937.
- Bij de Vaate, B., Klink, A. & P. Paalvast. 2007. Macrozoobenthos in the Lower Seine: a survey from the perspective of the European Water Framework Directive. Ecoconsult report 200703, 123 p.
- Blanchard, G. & J.M. Guarini. 1996. Studying the role of mud temperature on the hourly variation of the photosynthetic capacity of microphytobenthos in the intertidal areas.

- Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, Sér. III, Sciences de la Vie, 319, 1153-1158.
- Blanchard, G. F., Guarini, J. M., Orvain, F., & P.-G Sauriau. 2001. Dynamic behaviour of benthic macroalgal biomass in intertidal mudflats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 182 (1): 1-14.
- Blanchet, H. 2004. Structure et fonctionnement des peuplements benthiques du Bassin d'Arcachon. Thèse, Université Bordeaux 1, 220 p.
- Blanchet, H., Gouillieux, B., Alizier, S., Amouroux, J.M., Bachelet, G., Barillé, A.L., Dauvin, J.C., de Montaudouin, X., Derolez, V., Desroy, N., Grall, J., Grémare, A., Hacquebart, P., Jourde, J., Labrune, C., Lavesque, N., Meirland, A., Nebout, T., Olivier, F., Pelaprat, C., Ruellet, T., Sauriau, P.G. & S. Thorin. 2014. Multiscale patterns in the diversity and organization of benthic intertidal fauna among French Atlantic estuaries. *Journal of Sea Research*, 90, 95-110.
- Boët, P., Béguer, M., Delpech, C., Girardin, M. & M. Lepage. 2009. L'estuaire de la Gironde face au changement global. Actes de Colloque *Hydroécologie*, Bordeaux.
- Bouillon, S. & H.T.S. Boschker. 2006. Bacterial carbon sources in coastal sediments: a cross-system analysis based on stable isotope data as biomarkers. *Biogeosciences*, 3, 175-185.
- Bourdier, G.C. & C.A. Amblard. 1989. Lipids in *Acanthodiatomus denticornis* during starvation and fed on three different algae. *Journal of Plankton Research*, 11, 1201-1212.
- Bourgoin, L.H. & L. Tremblay. 2010. Bacterial reworking of terrigenous and marine organic matter in estuarine water columns and sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 74, 5593-5609.
- Bownes, S.J. & R. Perissinotto. 2012. Community structure and composition of meiofauna over a sea-induced mouth-breaching event in St Lucia Estuary, South Africa. *Marine Ecology Progress Series*, 463, 105-126.
- Braeckman, U., Provoost, P., Gribsholt, B., Van Gansbeke, D., Middelburg, J.J., Soetaert, K., Vincx, M. & J. Vanaverbeke. 2010. Role of macrofauna functional traits and density in biogeochemical fluxes and bioturbation. *Marine Ecology Progress Series*, 399, 173-186.
- Braeckman, U., Vanaverbeke, J., Vincx, M., van Oevelen, D. & K. Soetaert. 2013. Meiofauna metabolism in suboxic sediments: currently overestimated. *PLoS ONE*, 8(3): e59289.
- Brenon, I. & P. Le Hir. 1999. Modelling the turbidity maximum in the Seine estuary (France): Identification of formation processes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 49, 525-544.
- Brett, M.T., Kainz, M.J., Taipale, S.J. & H. Seshan. 2009. Phytoplankton, not allochthonous carbon, sustains herbivorous zooplankton production. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 21197-21201.

- Brinkhurst, R.O. & S.R. Gelder. 1991. Annelida: Oligochaeta and Branchiobdellida. In : Thorp, J.H. & A.P. Covich (Eds.). Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. Academic Press, pp. 401-435.
- Brotas, V., Cabrita, T., Portugal, A., Serôdio, J. & F. Catarino. 1995. Spatio-temporal distribution of the microphytobenthic biomass in intertidal flats of Tagus Estuary (Portugal). *Hydrobiologia*, 300-301, 93-104.
- Brylinski, J.M., Antajan, E., Raud, T. & D. Vincent. 2012. First record of the Asian copepod *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 (Copepoda: Calanoida: Pseudodiaptomidae) in the southern bight of the North Sea along the coast of France. *Aquatic Invasions*, 7, 577-584.
- Buchanan, J.B. 1984. Sediment analysis. In : Holme, N.A. & A.D. McIntyre (Eds.). Methods for the study of marine benthos. Blackwell, pp. 41-65.
- Budzinski, H., Jones, I., Bellocq, J., Piérard, C. & P. Garrigues. 1997. Evaluation of sediment contamination by polycyclic aromatic hydrocarbons in the Gironde estuary. *Marine Chemistry*, 58, 85-97.
- Budzinski, H., Parlanti, E., Garrigues, P., Augagneur, S., LeMenach, K., Togola, A., Forget-Leray, J., Leboulenger, F., Rocher-Prieur, B., Lacroix, S., Cailleaud, K. 2003. Substances pharmaceutiques. Etude de la contamination des estuaires de la Seine, de la Gironde et de l'Adour par les substances pharmaceutiques : Présence, Devenir et Impact toxicologique. Programme Liteau, 41 p.

C.

- Cabeçadas, G., Nogueira, M. & M.J. Brogueira. 1999. Nutrient dynamics and productivity in three European estuaries. *Marine Pollution Bulletin*, 38, 1092-1096.
- Cancino, L. & R. Neves. 1999. Hydrodynamic and sediment suspension modelling in estuarine systems: Part II: Application to the Western Scheldt and Gironde estuaries. *Journal of Marine systems*, 22, 117-131.
- Castaing, P. 1981. Le transfert à l'océan des suspensions estuariennes. Cas de la Gironde. Thèse, Université Bordeaux 1, 530 p.
- Castaing, P. & G.P. Allen. 1981. Mechanisms controlling seaward escape of suspended sediment from the Gironde: a macrotidal estuary in France. *Marine Geology*, 40, 101-118.
- Castaing, P., Etcheber, H., Sottolichio, A. & H. Cappé. 2006. Evaluation de l'évolution hydrologique et sédimentaire du système Garonne-Dordogne-Gironde. Rapport UMR 5805 EPOC pour l'Agence de l'Eau Adour-Garonne, 65 p.
- Castel, J. 1992. The meiofauna of coastal lagoon ecosystems and their importance in the food web. *Vie et Milieu*, 42, 125-135.

- Castel, J. 1993. Long-term distribution of zooplankton in the Gironde estuary and its relation with river flow and suspended matter. *Cahiers de Biologie Marine*, 34, 145-163.
- Castel, J. 1995. Long-term changes in the population of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in the Gironde estuary (1978-1992). *Hydrobiologia*, 311, 85-101.
- Castel, J., Bachelet, G., Rochard, E. & P. Elie. 1994. Biologie de l'estuaire de la Gironde. In : Mauvais, J. & Guillaud, J.F. (Eds.). Estuaire de la Gironde, Livre blanc. IFREMER et Agence de l'Eau Adour-Garonne, pp. 46-57.
- Castel, J. & A. Feurtet. 1989. Dynamics of the copepod *Eurytemora affinis hirundoides* in the Gironde estuary: Origin and fate of its production. *Scientia Marina*, 53, 577-584.
- Chaalali, A. 2013. Evolution à long terme de l'écosystème estuarien de la Gironde. Thèse Doct., Université Bordeaux 1, 280 p.
- Chaalali, A., Beaugrand, G., Boët, P. & B. Sautour. 2013a. Climate-caused abrupt shifts in a European macrotidal estuary. *Estuaries and Coasts*, 36, 1193-1205.
- Chaalali, A., Beaugrand, G., Raybaud, V., Goberville, E., David, V., Boët, P. & B. Sautour. 2013c. Climatic facilitation of the colonization of an estuary by *Acartia tonsa*. *PLoS ONE*, 8(9): e74531.
- Chaalali, A., Chevillot, X., Beaugrand, G., David, V., Luczak, C., Boët, P., Sottolichio, A. & B. Sautour. 2013b. Changes in the distribution of copepods in the Gironde estuary: A warming and marinisation consequence? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 134, 150-161.
- Chapman, P.M. & R.O. Brinkhurst. 1984. Lethal and sublethal tolerances of aquatic oligochaetes with reference to their use as a biotic index of pollution. *Hydrobiologia*, 115, 139-144.
- Chardy, P. 1993. La modélisation du système benthique : niveau de représentation des processus biologiques. *Océanis*, 19, 119-145.
- Cibic, T., Blasutto, O., Hancke, K., & G. Johnsen. 2007. Microphytobenthic species composition, pigment concentration, and primary production in sublittoral sediments of the Trondheimsfjord (Norway). *Journal of Phycology*, 43, 1126-1137.
- Cifuentes, L.A., Sharp, J.H. & M.L. Fogel. 1988. Stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry in the Delaware estuary. *Limnology and Oceanography*, 33, 1102-1115.
- Clarke, K.R. & R.N. Gorley. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth.
- Cloern, J.E., Hieb, K.A., Jacobson, T., Sansó, B., Di Lorenzo, E., Stacey, M.T., Largier, J.L., Meiring, W., Peterson, W.T., Powell, T.M., Winder, M. & A.D. Jassby. 2010. Biological communities in San Francisco Bay track large-scale climate forcing over the North Pacific. *Geophysical Research Letters*, 37(21), 1-6.

- Colijn, F. & V.N. de Jonge. 1984. Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollard estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 14, 185-196.
- Commarieu, M.V. 2007. Oxygénation des eaux dans un estuaire hyperturbide (Gironde) : observations in situ, expérimentation et modélisation. Thèse Doct., Université Bordeaux 1, 193 p.
- 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. & M. Van Den Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253-260.
- Cottonneq, G., Mouny, P., Dauvin, J.C. & B. Sautour. 1998. Broutage et sélectivité du copépode *Eurytemora affinis* sur le pool nutritif dans l'estuaire de la Seine. Rapport final par laboratoire du programme scientifique Seine Aval. Thème : Edifices biologiques, 105-119.
- Coull, B.C. 1986. Long-term variability of meiobenthos: value, synopsis, hypothesis generation and predictive modelling. *Hydrobiologia*, 142, 271-279.
- Coull, B.C. 1988. Ecology of marine meiofauna. In : Higgins, R.P. & H. Thiel (Eds.). Introduction to the study of meiofauna. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., pp. 18-38.
- Coull, B.C. 1990. Are members of the meiofauna food for higher trophic levels? *Transactions of the American Microscopical Society*, 109, 233-246.
- Coull, B.C. 1999. Role of meiofauna in estuarine soft-bottom habitats. *Australian Journal of Ecology*, 24, 327-343.
- Coull, B.C. & S.S. Bell. 1979. Perspectives of meiofaunal ecology. In : Livingston, R.J. (Ed.). Ecological processes in coastal and marine systems. Plenum Press, New York, pp. 189-216.
- Coull, B.C. & B.W. Dudley. 1985. Dynamics of meiobenthic copepod populations: a long-term study (1973-1983). *Marine Ecology Progress Series*, 24, 219-229.
- Coull, B.C. & M.A. Palmer. 1984. Field experimentation in meiofaunal ecology. *Hydrobiologia*, 118, 1-19.
- Coupry, B., Neau, M. & T. Leurent. 2008. Évaluation des impacts du changement climatique sur l'estuaire de la Gironde et prospective à moyen terme. EAUCEA, 120 p.

D.

- Dalsgaard, J., St. John, M., Kattner, G., Müller-Navarra, D. & W. Hagen. 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Advances in Marine Biology*, 46, 225-340.

- Dauvin, J.C. 2000. The muddy fine sand *Abra alba-Melinna palmata* community of the Bay of Morlaix twenty years after the *Amoco Cadiz* oil spill. *Marine Pollution Bulletin*, 40, 528-536.
- Dauvin, J.C. 2007. Paradox of estuarine quality: benthic indicators and indices, consensus or debate for the future. *Marine Pollution Bulletin*, 55, 271-281.
- Dauvin, J.C., Alizier, S., Rolet, C., Bakalem, A., Bellan, G., Gomez Gesteira, J.L., Grimes, S., de-la-Ossa-Carretero, J.A. & Y. Del-Pilar-Ruso. 2012. Response of different benthic indices to diverse human pressures. *Ecological Indicators*, 12, 143-153.
- Dauvin, J.C., Bachelet, G, Barillé, A.L., Blanchet, H., de Montaudouin, X., Lavesque, N. & T. Ruellet. 2009. Benthic indicators and index approaches in the three main estuaries along the French Atlantic coast (Seine, Loire and Gironde). *Marine Ecology*, 30, 228-240.
- Dauvin, J.C. & T. Ruellet. 2009. The estuarine quality paradox: Is it possible to define an ecological quality status for specific modified and naturally stressed estuarine ecosystems? *Marine Pollution Bulletin*, 59, 38-47.
- David, V. 2006. Dynamique spatio-temporelle du zooplancton dans l'estuaire de la Gironde et implications au sein du réseau trophique planctonique. Thèse Doct., Université Bordeaux 1, 344 p.
- David, V., Chardy, P. & B. Sautour. 2006. Fitting a predator-prey model to zooplankton time-series data in the Gironde estuary (France): Ecological significance of the parameters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 67, 605-617.
- David, V., Sautour, B. & P. Chardy. 2007a. 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). *Journal of Plankton Research*, 29, 377-389.
- David, V., Sautour, B. & P. Chardy. 2007b. Successful colonization of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (SW France) – Natural or anthropogenic forcing? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 71, 429-442.
- David, V., Sautour, B., Chardy, P. & M. Leconte. 2005. Long-term changes of the zooplankton variability in a turbid environment: The Gironde estuary (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64, 171-184.
- Day, J.W. Jr., Yañez-Arancibia, A., Kemp, W.M. & B.C. Crump. 2013. Introduction to estuarine ecology. In : Day, J.W. Jr., Crump, B.C., Kemp, W.M. & A. Yañez-Arancibia (Eds.). *Estuarine ecology*, 2nd edition. Wiley-Blackwell, pp. 1-18.
- Decho, A.W. 1986. Water-cover influences on diatom ingestion rates by meiobenthic copepods. *Marine Ecology Progress Series*, 33, 139-146.
- Delpéch, C., Courrat, A., Pasquaud, S., Lobry, J., Le Pape, O., Nicolas, D., Boet, P., Girardin, M. & Lepage, M. (2010). Development of a fish-based index to assess the ecological

- quality of transitional waters: The case of French estuaries. *Marine Pollution Bulletin* 60, 6, 908-918.
- de Jonge, V.N. 1980. Fluctuations in the organic carbon to chlorophyll a ratios for estuarine benthic diatom populations. *Marine Ecology Progress Series*, 2, 345–353.
- de Jonge, V.N. & L.A. Bouwman. 1977. A simple density separation technique for quantitative isolation of meiobenthos using the colloidal silica Ludox-TM. *Marine Biology*, 42, 143-148.
- de Jonge, V.N. & F. Colijn. 1994. Dynamics of microphytobenthos biomass in the Ems estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 104, 185-196.
- DeMott, W. R. 1988. Discrimination between algae and detritus by freshwater and marine zooplankton. *Bulletin of Marine Science* 13, 486-499.
- DeMott, W. R. 1995. Optimal foraging by suspension-feeding copepod: response to short term and seasonal variation in food resources. *Oecological* 103, 230-240.
- Derycke, S., Van Vynckt, R., Vanoverbeke, J., Vincx, M. & T. Moens. 2007. Colonization patterns of Nematoda on decomposing algae in the estuarine environment: Community assembly and genetic structure of the dominant species *Pellioiditis marina*. *Limnology and Oceanography*, 52, 992-1001.
- Desvillettes, C. 1994. Dynamique des acides gras dans la chaîne trophique phytoplancton – zooplancton – larves de brochet et évolution des constituants lipidiques chez le brochet (*Esox lucius* L.) aux premiers stades de vie. Thèse Doct., Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 222 p.
- Devreker D., Souissi S., Winkler G., Forget-Leray J. & F. Leboulenger. 2009. Effects of temperature, salinity and individual variability on the reproduction of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) from the Seine estuary: a laboratory study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 368: 13-23.
- Diaz, R.J. 1980. Ecology of tidal freshwater and estuarine Tubificidae (Oligochaeta). In : Brinkhurst, R.O. & D.G. Cook (Eds.). Aquatic oligochaete biology. Plenum Press, New York, pp. 319–330.
- Dickie, L.M., Kerr, S.R. & P.R. Boudreau. 1987. Size-dependent processes underlying regularities in ecosystem structure. *Ecological Monographs*, 57, 233-250.
- Doxaran, D., Froidefond, J.M, Castaing, P. & M. Babin. 2009. Dynamics of the turbidity maximum zone in a macrotidal estuary (the Gironde, France): observations from field and MODIS satellite data. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81, 321-332.
- Dubois, S. 2012. Composition et transfert trophique de la matière organique particulaire dans le bassin d'Arcachon. Thèse Doct., Université Bordeaux 1, 213 p.
- Dubois, S., Savoye, N., Grémare, A., Plus, M., Charlier, K., Beltoise, A. & H. Blanchet. 2012. Origin and composition of sediment organic matter in a coastal semi-enclosed

ecosystem: An elemental and isotopic study at the ecosystem space scale. *Journal of Marine Systems*, 94, 64-73.

Ducrottoy, J.P. 2010. La restauration écologique des estuaires. Lavoisier, 229 p.

Dunstan, G.A., Volkman, J.K., Barrett, S.M., Leroi, J.M. & S.W. Jeffrey. 1994. Essential polyunsaturated fatty acids from 14 species of diatom (Bacillariophyceae). *Phytochemistry*, 35, 155-161.

Dyer, K.R. 1986. Coastal and estuarine sediment dynamics. John Wiley & Sons, 342 p.

E.

Elliott, M. & K.L. Hemingway. 2002. Fishes in estuaries. Blackwell Science, Oxford.

Elliott, M. & D.S. McLusky. 2002. The need for definitions in understanding estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55, 815-827.

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

Escaravage, V., Garcia, M.E. & J. Castel. 1989. The distribution of meiofauna and its contribution to detritic pathways in tidal flats (Arcachon Bay, France). *Scientia Marina*, 53, 551-559.

Essink, K. 1999. Ecological effects of dumping of dredged sediments; options for management. *Journal of Coastal Conservation*, 5, 69-80.

Etcheber, H., Schmidt, S., Sottolichio, A., Maneux, E., Chabaux, G., Escalier, J.M., Wennekes, H., Derriennic, H., Schmeltz, M., Quémener, L., Repecaud, M., Woerther, P. & P. Castaing. 2011. Monitoring water quality in estuarine environments: lessons from the MAGEST monitoring program in the Gironde fluvial-estuarine system, *Hydrology and Earth System Sciences*, 15, 831-840.

Etcheber, H., Taillez, A., Abril, G., Garnier, J., Servais, P., Moatar, F. & M.V. Commarieu. 2007. Particulate organic carbon in the estuarine turbidity maxima of the Gironde, Loire and Seine estuaries: Origin and lability. *Hydrobiologia*, 588, 245-259.

F.

Fairbridge, R.W. 1980. The estuary: its definition and geodynamic cycle. In : Olausson, E. & Cato, I. (Eds.). Chemistry and geochemistry of estuaries. John Wiley, Chichester, pp. 1-35.

- Ferrando, M.D., Janssen, C.R., Andreu, E. & G. Persoone. 1993. Ecotoxicological studies with the freshwater rotifer *Brachionus calyciflorus* II. An assessment of the chronic toxicity of lindane and 3,4-dichloroaniline using life tables. *Hydrobiologia*, 255/256, 33-40.
- Feurtet, A. 1989. Dynamique de population, caractérisation morphologique et production secondaire d'*Eurytemora affinis hirundoides* (copépode calanoïde) dans l'estuaire de la Gironde. Thèse Doct., Université Bordeaux 1, 169 p.
- Flemer, D.A., Kruczynski, W.L., Ruth, B.F. & C.M. Bundrick. 1999. The relative influence of hypoxia, anoxia, and associated environmental factors as determinants of macrobenthic community structure in a Northern Gulf of Mexico estuary. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery*, 6, 311-328.
- Fockedey, N. & J. Mees. 1999. Feeding of the hyperbenthic mysid *Neomysis integer* in the maximum turbidity zone of the Elbe, Westerschelde and Gironde estuaries. *Journal Marine Systems*, 22, 207-228.
- Folch, J., Lees, M. & G.H.S. Stanley. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipides from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry*, 226, 497-509.
- Fontugne, M.R. & J.M. Jouanneau. 1987. Modulation of the particulate organic carbon flux to the ocean by a macrotidal estuary: Evidence from measurements of carbon isotopes in organic matter from the Gironde system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 24, 377-387.
- Fort, J., Beaugrand, G., Grémillet, D. & R.A. Phillips. 2012. Biologging, remotely-sensed oceanography and the Continuous Plankton Recorder reveal the environmental determinants of a seabird wintering hotspot. *PLoS ONE*, 7(7):e41194.
- Foussard, V. & H. Etcheber. 2011. Proposition d'une stratégie de surveillance des paramètres physico-chimiques pour les estuaires de la Seine, de la Loire et de la Gironde. *GIP Loire Estuaire*.
- França, S., Vinagre, C., Pardal, M.A. & H.N. Cabral. 2009. Spatial and temporal patterns of benthic invertebrates in the Tagus estuary, Portugal: comparison between subtidal and an intertidal mudflat. *Scientia Marina*, 73, 307-318.
- Froneman, P.W. 2001. Feeding ecology of the mysid, *Mesopodopsis wooldridgei*, in a temperate estuary along the eastern seabord of South Africa. *Journal of Plankton Research*, 23, 999-1008.
- Frontier, S. 1972. Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 8, 121-132.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Leprêtre, A., Davoult, D. & C. Luczak. 2008. Ecosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution. 4^{ème} édition. Dunod, Paris, 558 p.

Fuentes, A., Etcheber, H., De Oliveira, E., Schmidt, S., Chauvet, E. & A. Sottolichio. 2012. What is the fate of the coarse particulate organic matter in the Gironde estuary? *I.S. River*.

Fuentes Cid, A., Etcheber, H., Schmidt, S., Sottolichio, A., De Oliviera, E., Oggian, G. & H. Derrienic. 2012. Dynamique spatio-temporelle du matériel végétal grossier dans l'estuaire de la Gironde. XII^{èmes} Journées internationales Génie Côtier-Génie Civil, 12-14 Juin 2012. *Paralia CFL Editions*, DOI : 10.5150.

G.

Garnier, J., Servais, P., Billen, G., Billen, G., Akopian, M. & N. Brion. 2001. Lower Seine River and estuary (France) carbon and oxygen budgets during low flow. *Estuaries and coasts*, 24, 964-976.

Gasparini, S. 1997. Fécondité, régime alimentaire et production des principaux copépodes planctoniques de quatre estuaires européens. Thèse Doct., Université Bordeaux 1, 203 p.

Gasparini, S. & J. Castel. 1997. Autotrophic and heterotrophic nanoplankton in the diet of the estuarine copepods *Eurytemora affinis* and *Acartia bifilosa*. *Journal of Plankton Research*, 19, 877-890.

Gasparini, S., Castel, J. & X. Irigoien. 1999. Impact of suspended particulate matter on egg production of the estuarine copepod, *Eurytemora affinis*. *Journal of Marine Systems*, 22:195-205.

GIEC: Climate change 2007: The physical Science Basis. Contribution of working Group 1 to the fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Avery, K. B., Tignor, M. & H. L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Giere, O. 1993. Meiobenthology: the microscopic fauna in aquatic sediments. Springer-Verlag, Berlin, 328 p.

Girardin, M., Castelnaud, G., Laplaud, A. & P. Gonthier. 2008. Surveillance halieutique de l'estuaire de la Gironde – Suivi des captures 2006-2007 – étude de la faune circulante 2007. 250 p. Rapport scientifique CEMAGREF

Glud, R.N. 2008. Oxygen dynamics of marine sediments. *Marine Biology Research*, 4, 243-289.

Goberville, E. 2010. Evolution décennale des zones côtières : forçages climatiques, forçages anthropiques. Thèse Doct., Université Bordeaux 1.

Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B. & P. Tréguer. 2011. Evaluation of coastal perturbations: A new mathematical procedure to detect changes in the reference state of coastal systems. *Ecological Indicators*, 11, 1290-1300.

- Goberville, E., Beaugrand, G., Sautour, B., Tréguer, P. & SOMLIT Team. 2010. Climate-driven changes in coastal marine systems of western Europe. *Marine Ecology Progress Series*, 408, 129-148.
- Gonçalves, A.M.M., Azeiteiro, U.M., Pardal, M.A. & M. De Troch. 2012. Fatty acid profiling reveals seasonal and spatial shifts in zooplankton diet in a temperate estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 109, 70-80.
- Goñi, M.A., Catheya, M.W., Kim, Y.H. & G. Voulgaris. 2005. Fluxes and sources of suspended organic matter in an estuarine turbidity maximum region during low discharge conditions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 63, 683-700.
- Goñi, M.A., Voulgaris, G. & Y.H. Kim. 2009. Composition and fluxes of particulate organic matter in a temperate estuary (Winyah Bay, South Carolina, USA) under contrasting physical forcings. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85, 273-291.
- Goosen, N.K., Kromkamp, J., Peene, J., van Rijswijk, P. & P. van Breugel. 1999. Bacterial and phytoplankton production in the maximum turbidity zone of three European estuaries: the Elbe, Westerschelde and Gironde: *Journal of Marine Systems*, 22, 151-171.
- Gray, J.S. 1989. Effects of environmental stress on species rich assemblages. *Biological Journal of the Linnean Society*, 37, 19-32.
- Gray J.S. & F. B. Mirza. 1980. A possible method for the detection of pollution-induced disturbance on marine benthic communities. *Marine Pollution Bulletin*, 10, 142-146.
- Gray, J.S., Wu, R.S. & Y.Y. Or. 2002. Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Marine Ecology Progress Series*, 238, 249-279.
- Grousset, F.E., Jouanneau, J.M., Castaing, P., Lavaux, G. & C. Latouche. 1999. A 70 year record of contamination from industrial activity along the Garonne River and its tributaries (SW France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 48, 401-414.
- Gucu, A.C. 2002. Can overfishing be responsible for the successful establishment of *Mnemiopsis leidyi* in the Black Sea? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 54, 439-451.
- Guerra-García, J.M. & J.C. García-Gómez. 2005. Oxygen levels versus chemical pollutants: do they have similar influence on macrofaunal assemblages? A case study in a harbour with two opposing entrances. *Environmental Pollution*, 135, 281-291.
- Gyllenberg, G. & G. Lundquist. 1978. Utilization of dissolved glucose by two copepod species. *Annales Zoologici Fennici*, 15:323-327.

H.

- Heinle, D.R., Harris, R.P., Ustach, J.F. & D.A. Flemer. 1977. Detritus as food for estuarine copepods. *Marine Biology*, 40, 341-353.

- Heip, C., Vincx, M. & G. Vranken. 1985. The ecology of marine nematodes. *Oceanography and Marine Biology, an Annual Review*, 23, 399-489.
- Heip, C.H.R., Goosen, N.K., Herman, P.M.J., Kromkamp, J.C., Middelburg, J.J. & K.E.R. Soetaert. 1995. Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries. *Oceanography and Marine Biology, an Annual Review*, 33, 1-149.
- Herman, P.M.J. & C.H.R. Heip. 1999. Biogeochemistry of the MAXimum TURbidity Zone of Estuaries (MATURE): some conclusions. *Journal of Marine Systems*, 22, 89-104.
- Hernandez-Palomino, M.A. 1997. Etude écologique du comportement bactérien dans les estuaires de l'Elbe, de l'Escaut et de la Gironde : dynamique, rôle dans le réseau trophique et caractéristiques métaboliques. Thèse Doct., Université Bordeaux 1, 288 p.
- Hily, C. 1983. Modifications de la structure écologique d'un peuplement de *Melinna palmata* (Annélide – Polychète) soumis aux effluents urbains et industriels en rade de Brest. *Annales de l'Institut Océanographique, Paris*, 59, 37-56.
- Hirst, A. G. & A. J. Bunker. 2003. Growth of marine planktonic copepods: Global rates and patterns in relation to chlorophyll *a*, temperature, and body weight. *Limnology Oceanography* v 48: 1988-2010.
- Hodda, M. & W.L. Nicholas. 1985. Meiofauna associated with mangroves in the Hunter River Estuary and Fullerton Cove, south eastern Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 36, 41-50.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology*, 22, 145-159.
- II.
- Imbert, H., De Lavergne, S., Gayou, F., Rigaud, C. & P. Lambert. 2008. Evaluation of relative distance as new descriptor of yellow European eel spatial distribution. *Ecology of Freshwater Fish*, 17, 520-527.
- Irigoien, X. 1994. Ingestion et production secondaire des copépodes planctoniques de l'estuaire de la Gironde en relation avec la distribution du phytoplancton et la matière en suspension. Thèse Doct., Université Bordeaux 1, 137 p.
- Irigoien, X. & J. Castel. 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.
- Irvine, K., Moss, B., Bales, M. & Snook, D. 1993. The changing ecosystem of a shallow, brackish lake, Hickling Broad, Norfolk, U.K. I. Trophic relationships with special reference to the role of *Neomyis integer*. *Freshwater Biology*, 29, 119-139.

J.

- Janson, A.L., Denis, L., Rauch, M. & N. Desroy. 2012. Macrobenthic biodiversity and oxygen uptake in estuarine systems: example of the Seine estuary. *Journal of Soils and Sediments*, 12, 1568-1580.
- Jeffrey, S.W. 1989. Chlorophyll c pigments and their distribution in the chromophyte algae. In : Green, J.C., Leadbeater, B.S.C. & W.L. Diver (Eds.) *The chromophyte algae: problems and perspectives*. Clarendon Press, Oxford, pp. 13-36.
- Johnson, K.E., Perreau, L., Charmantier, G., Charmantier-Daures, M. & C.E. Lee. 2014. Without gills: localization of osmoregulatory function in the copepod *Eurytemora affinis*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 87, 310-324.
- Jouanneau, J.M., Boutier, B., Chiffolleau, J.F., Latouche, C. & I. Philipps. 1990. Cadmium in the Gironde fluvioestuarine system: behaviour and flow. *Science of the Total Environment*, 97/98, 465-479.
- Jouanneau, J.M. & C. Latouche. 1981. The Gironde estuary, in: Fuchtbauer, H., Lisitzyn, A. P., Millerman, J. F., Seibold, E. E. (Eds.). *Sedimentogy*, Stuttgart: 1-115.

K.

- Kapusta, S.C., Bemvenuti, C.E. & N.L. Würdig. 2004. Meiofauna spatial-temporal distribution in a subtropical estuary of southern coast Brazil. *Journal of Coastal Research*, SI 39, 1238-1242.
- Katona S.K. 1970. Growth characteristics of the copepods *Eurytemora affinis* and *E. herdmani* in laboratory cultures. *Helgolander wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 20: 373-384.
- Kennedy, P., Kennedy, H. & S. Papadimitriou. 2005. The effect of acidification on the determination of organic carbon, total nitrogen and their stable isotopic composition in algae and marine sediment. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 19, 1063-1068.
- Kim, K.T. & M. Travers. 1984. Le phytoplancton des étangs de Berre et Vaïne (Méditerranée Nord-occidentale). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 69, 361-388.
- Kimmerer, W.J. & A.D. McKinnon. 1987. Growth, mortality and secondary production of the copepod *Acartia tranteri* in Westernport Bay, Australia. *Limnology and Oceanography*, 32, 14-28.
- Knox, G.A. 1986. *Estuarine ecosystems. A systems approach*. Vol. II. CRC Press, Boca Raton.

- Kolattukudy, P.E. 1976. Chemistry and biochemistry of natural waxes. Elsevier, Amsterdam.
- Koop, K. & C.L. Griffiths. 1982. The relative significance of bacteria, meio- and macrofauna on an exposed sandy beach. *Marine Biology*, 66, 295-300.
- Kuipers, B.R., de Wilde, P.A.W.J. & F. Creutzberg. 1981. Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 5, 215-221.

L.

- Lafont, M., Wilson, J.G., Harris, C.R. & D.L. Tomlinson. 2002. Indice oligochètes de bioidentification des sédiments (IOBS) NF T 90-930. Guide méthodologique. Rapport CEMAGREF / BUGEAP pour l'Inter-Agences de l'Eau.
- Lambshhead, P.J.D., Platt, H.M. & K.M. Shaw. 1983. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity. *Journal of Natural History*, 17, 859-874.
- Lanoux, A. 2013. Caractérisation et rôle respectif des apports organiques amont et locaux sur l'oxygénation des eaux de la Garonne estuarienne. Thèse Doct., Université Bordeaux 1, 222 p.
- Lanoux, A., Etcheber, H., Schmidt, S., Sottolichio, A., Chabaud, G., Richard, M. & G. Abril. 2013. Factors contributing to hypoxia in a highly turbid, macrotidal estuary (the Gironde, France). *Environmental Science: Processes & Impacts*, 15, 585-595.
- Lardicci, C., Rossi, F. & A. Castelli. 1997. Analysis of macrozoobenthic community structure after severe dystrophic crises in a Mediterranean coastal lagoon. *Marine Pollution Bulletin*, 34, 536-547.
- Lebreton, B., Richard, P., Galois, R., Radenac, G., Brahmia, A., Colli, G., Grouazel, M., André, C., Guillou, G. & G.F. Blanchard. 2012. Food sources used by sediment meiofauna in an intertidal *Zostera noltii* seagrass bed: a seasonal stable isotope study. *Marine Biology*, 159, 1537-1550.
- Lee, C.E. 1999. Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis*. *Evolution*, 53, 1423-1434.
- Lee, C.E. 2000. Global phylogeography of acryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate 'populations'. *Evolution*, 54, 2014-2027.
- Lee, C.E., Remfert, J.L. & G.W. Gelembiuk. 2003. Evolution of physiological tolerance and performance during fresh-water invasions. *Integr. Comp. Biol.*, 43, 439-449.
- Lee, H.W., Ban, S., Ikeda, T. & T. Matsuishi. 2011. Effect of temperature on development, growth and reproduction in the marine copepod *Pseudocalanus newmani* at satiating food condition. *Journal of Plankton Research*, 25: 261-271.

- Le Floch, J.F. 1961. Propagation de la marée dynamique dans l'estuaire de la Seine et la Seine maritime. Thèse Doct., Université Paris 6, 507 p.
- Leguerrier, D., Niquil, N., Boileau, N., Rzeznik, J., Sauriau, P.G., Le Moine, O. & C. Bacher. 2003. Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. *Marine Ecology Progress Series*, 246, 17-37.
- Lemaire, E., Avril, G., De Wit, R. & H. Etcheber. 2002. Distribution of phytoplankton pigments in nine European estuaries and implications for an estuarine typology. *Biogeochemistry*, 59, 5-23.
- Léveillé, J.C., Amblard, C. & G. Bourdier. 1997. Fatty acids as specific algal markers in a natural lacustrine phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 19, 469-490.
- Licandro, P., Conversi, A., Ibanez, F. & J. Jossi. 2001. Time series analysis of interrupted long-term data set (1961–1991) of zooplankton density in Gulf of Maine (northern Atlantic, USA). *Oceanologica Acta*, 24: 453–466
- Liu, M., Hou, L.J., Xu, S.Y., Ou, D.N., Yang, Y., Yu, J. & Q. Wang. 2006. Organic carbon and nitrogen stable isotopes in the intertidal sediments from the Yangtze Estuary, China. *Marine Pollution Bulletin*, 52, 1625-1633.
- Lobry, J. 2004. Quel référentiel de fonctionnement pour les écosystèmes estuariens ? Le cas des cortèges de poissons fréquentant l'estuaire de la Gironde. Thèse Doct., Université Bordeaux 1, 230 p.
- Lobry, J., David, V., Pasquaud, S., Lepage, M., Sautour, B. & E. Rochard. 2008. Diversity and stability of an estuarine trophic network. *Marine Ecology Progress Series*, 358, 13-25.
- Lobry, J., Mourand, L., Rochard, E. & P. Elie. 2003. Structure of the Gironde estuarine fish assemblages: a comparison of European estuaries perspective. *Aquatic Living Resources*, 16, 47-58.
- Lorrain, A., Savoye, N., Chauvaud, L., Paulet, Y.M. & N. Naullet. 2003. Decarbonation and preservation method for the analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonated suspended particulate material. *Analytica Chimica Acta*, 491, 125-133.
- Lozach, S. 2011. Habitats benthiques marins du bassin oriental de la Manche: Enjeux écologiques dans le contexte d'extraction de granulats marins. Thèse Doct., Université de Lille, 308 p.

M.

- Machás, R., Santos, R. & B. Peterson. 2003. Tracing the flow of organic matter from primary producers to filter feeders in Ria Formosa lagoon, Southern Portugal. *Estuaries and Coasts*, 26, 846-856.

- Magnuson, J.J., Crowder, L.B. & P.A. Medvick. 1979. Temperature as an ecological resource. *American Zoologist*, 19, 331-343.
- Mauvais, J.L. & J.F. Guillaud. 1994. Etat des connaissances sur l'estuaire de la Gironde. Livre blanc. IFREMER & Agence de l'Eau Adour-Garonne, Toulouse, 115 p.
- McLusky, D.S. 1981. The estuarine ecosystem. Blackie, Glasgow, 150 p.
- McLusky, D.S. & M. Elliott. 2004. The estuarine ecosystem – Ecology, threats and management. Oxford University Press.
- McLusky, D.S., Hull, S.C. & M. Elliott. 1993. Variations in the intertidal and subtidal macrofauna and sediments along a salinity gradient in the upper Forth estuary. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 27, 101-109.
- Medrzycki, P. 2006. Invasive alien species fact sheet *Acer negundo*. From online database of the North European and Baltic network on invasive alien species (NOBANIS).
- Mees, J., Fockedey, N. & O. Hamerlynck. 1995. Comparative study of the hyperbenthos of three European estuaries. *Hydrobiologia*, 311, 153-174.
- Meyer-Reil, L.A. & A. Faubel. 1980. Uptake of organic matter by meiofauna organisms and interrelationships with bacteria. *Marine Ecology Progress Series*, 3, 251-256.
- Mialet, B., Azémar, F., Maris, T., Sossou, C., Ruiz, P., Lionard, M., Van Damme, S., Lecerf, A., Muylaert, K., Toumi, N., Meire, P. & M. Tackx. 2010. Spatial spring distribution of the copepod *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in a restoring estuary, the Scheldt (Belgium). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 88, 116-124.
- Mialet, B., Gouzou, J., Azémar, F., Maris, T., Sossou, C., Toumi, N., Van Damme, S., Meire, P. & M. Tackx. 2011. Response of zooplankton to improving water quality in the Scheldt estuary (Belgium). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 93, 47-57.
- Middelburg, J.J. & P.M.J. Herman. 2007. Organic matter processing in tidal estuaries. *Marine Chemistry*, 106, 127-147.
- Montagna, P.A. 1995. Rates of metazoan meiofaunal microbivory: a review. *Vie et Milieu*, 45, 1-9.
- Montagna, P.A., Blanchard, G.F. & A. Dinet. 1995. Effect of production and biomass of intertidal microphytobenthos on meiofaunal grazing rates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 185, 149-165.
- Montagna, P. A., Coull, B. C. Herring, T. L. & B. W. Dudley. 1983. The relationship between abundances of meiofauna and their suspected microbial food (diatoms and bacteria). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 17: 381-394.
- Montoya, J.P. 2007. Natural abundance of ^{15}N in marine planktonic ecosystems. In : Michener, R. & K. Lajtha (Eds.). Stable isotopes in ecology and environmental science. Blackwell, Malden, pp. 176-201.

- Moreno, M., Ferrero, T.J., Gallizia, I., Vezzulli, L., Albertelli, G. & M. Fabiano. 2008. An assessment of the spatial heterogeneity of environmental disturbance within an enclosed harbour through the analysis of meiofauna and nematode assemblages. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 77, 565-576.
- Morgan, C.A., Cordell, J.R. & C.A. Simenstad. 1997. Sink or swim? Copepod population maintenance in the Columbia River estuarine turbidity-maxima region. *Marine Biology*, 129, 309-317.
- Morris, E.P. & J.C. Kromkamp. 2003. Influence of temperature on the relationship between oxygen- and fluorescence-based estimates of photosynthetic parameters in a marine benthic diatom (*Cylindrotheca closterium*). *European Journal of Phycology*, 38, 133-142.
- Morrisey, D.J., Hewitt, L., Underwood, A.J. & J.S. Stark. 1992. Spatial variation in soft-sediment benthos. *Marine Ecology Progress Series*, 81, 197-204.
- Mouny, P. 1998. Structure spatio-temporelle du zooplancton et du suprabenthos de l'estuaire de la Seine. Dynamique et rôle des principales espèces dans la chaîne trophique pélagique. Thèse Doct., Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Mouny, P. & J.C. Dauvin. 2002. Environmental control of mesozooplankton community structure in the Seine estuary (English Channel). *Oceanologica Acta*, 25, 13-22.
- Mouny, P., Dauvin, J.C. & S. Zouhiri. 2000. Benthic Boundary Layer fauna from the Seine Estuary (eastern English Channel, France): spatial distribution and seasonal changes. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom*, 80, 959-968.

N.

- Neveux, J. & F. Lantoiné. 1993. Spectrofluorometric assay of chlorophylls and phaeopigments using the least squares approximation technique. *Deep Sea Research I*, 40, 1747-1765.
- Ngo, X.Q., Smol, N. & A. Vanreusel. 2013. The meiofauna distribution in correlation with environmental characteristics in 5 Mekong estuaries, Vietnam. *Cahiers de Biologie Marine*, 54, 71-83.
- Nicolas, D., Chaalali, A., Drouineau, H., Lobry, J., Uriarte, A., Borja, A. & P. Boët. 2011. Impact of global warming on European tidal estuaries: some evidence of northward migration of estuarine fish species. *Regional Environmental Change*, 11, 639-649.
- Nowell, A.R.M., Jumars, P.A., Self, R.F.L. & J.B. Southard. 1989. The effects of sediment transport and deposition on infauna: results obtained in a specially designed flume In : Lopez, G.R., Taghon, G.L. & J.S. Levinton (Eds.). *Ecology of marine deposit feeders*. Springer-Verlag, New York, pp. 247-268.

Nzieleu Tchapgnoou, J.G. 2006. Étude du déterminisme du polymorphisme des Rotifères Brachionidae dans trois plans d'eau de Yaoundé : le Lac Municipal de Yaoundé, l'étang de Mélen et l'étang d'Éfoulan. Mémoire de DEA, Université de Yaoundé I, Cameroun, 62 p.

Nzigou, R. 2012. Production primaire et fonctionnement écologique en milieu estuarien turbide. Cas de l'estuaire de la Gironde (France). Thèse Doct., Université Bordeaux 1, 178 p.

P.

Palmer, M.A., Allan, J.D. & C.A. Butman. 1996. Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 322-326.

Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J.K., Thomas, C.D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W.J., Thomas, J.A. & M. Warren. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399, 579-583.

Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S. & A.L. Jackson. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation *PLoS ONE*, 5(3):e9672.

Pasquaud, S., Béguer, M., Hjort Larsen, M., Chaalali, A., Cabral, H. & J. Lobry. 2012. Increase of marine juvenile fish abundances in the middle Gironde estuary related to warmer and more saline waters, due to global changes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 104-105, 46-53.

Pasquaud, S., Elie, P., Jeantet, C., Billy, I., Martinez, P. & M. Girardin. 2008. A preliminary investigation of the fish food web in the Gironde estuary, France, using dietary and stable isotope analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78, 367-379.

Pearson, T.H. & R. Rosenberg. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanography and Marine Biology, an Annual Review* 16, 229-311.

Pejler, B. 1965. Regional-ecological studies of Swedish fresh-water zooplankton. *Zoologiska Bidrag från Uppsala*, 36, 407-515.

Perry, G.J., Volkman, J.K., Johns, R.B. & H.J. Bavor Jr. 1979. Fatty acids of bacterial origin in contemporary marine sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 43, 1715-1725.

Peterson, B.J. 1999. Stable isotopes as tracers of organic matter inputs and transfer in benthic food webs: A review. *Acta Oecologica*, 20, 479-487.

Platt, H.M., Shaw, K.M. & P.J.D. Lambshead. 1984. Neamtode species abundance patterns and their use in the detection of environmental perturbations. *Hydrobiologia*, 118, 59-66.

- Pourriot, R. 1965. Recherches sur l'écologie des rotifères. Imprimerie L. Jean. 227 p.
- Pritchard, D.W. 1967. What is an estuary: physical viewpoint. In : Lauff, G.H. (Ed.). Estuaries. American Association for the Advancement of Science, Washington, DC, pp. 3-5.
- Pronier, O. & E. Rochard. 1998. Fonctionnement d'une population d'éperlan (*Osmerus eperlanus*, Osmériformes Osmeridae) située en limite méridionale de son aire de répartition, influence de la température. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 350-351, 479-497.

Q.

- Quemeneur, M. 1992. Devenir des acides gras et des stérols issus des effluents urbains après leur rejet dans les environnements littoraux. Thèse Doct., Université de Bretagne Occidentale.

R.

- Rasmussen, M.B., Henriksen, K. & A. Jensen. 1983. Possible causes of temporal fluctuations in primary production of the microphytobenthos in the Danish Wadden Sea. *Marine Biology*, 73, 109-114.
- Ray, G.C. 2005. Connectivities of estuarine fishes to the coastal realm. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64, 18-32.
- Raybaud, V., Beaugrand, G., Goberville, E., Delebecq, G., Destombe, C., Valero, M., Davoult, D., Morin, P. & F. Gevaert. 2013. Decline in kelp in west Europe and climate. *PLoS ONE*, 8(6):e66044.
- Redfield, A.C., Ketchum, B.H. & F.A. Richards. 1963. The influence of organisms on the composition of sea-water. In : Hill, M.N. (Ed.). The sea, Vol. 2. John Wiley & Sons, New York, pp. 26-77.
- Reise, K., 1985. Tidal flat ecology. Springer Verlag, Berlin.
- Remane, A. 1934. Die Brackwasserfauna. *Verhandlungen der deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 36, 34-74.
- Richard, P., Riera, P. & R. Galois. 1997. Temporal variations in the chemical and carbon isotope compositions of marine and terrestrial organic inputs in the Bay of Marennes-Oléron, France. *Journal of Coastal Reserach*, 13, 879-889.
- Richoux, N. & P. Froneman. 2008. Trophic ecology of dominant zooplankton and macrofauna in a temperate, oligotrophic South African estuary: a fatty acid approach. *Marine Ecology Progress Series*, 357:121-137.

- Rieger, R. & S. Tyler. 1979. The homology theorem in ultrastructural research. *American Zoologist*, 19, 655-664.
- Riera, P., Richard, P., Grémare, A., & G. Blanchard. 1996. Food source of intertidal nematodes in the Bay of Marennes-Oléron (France), as determined by dual stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 142, 303-309.
- Riera, R., Monterroso, O., Rodríguez, M. & E. Ramos. 2011. Biotic indexes reveal the impact of harbour enlargement on benthic fauna. *Chemistry and Ecology*, 27, 311-326.
- Rochard, E., Lepage, M., Dumont, P., Tremblay, S. & C. Gazeau. 2001. Downstream migration of juvenile European sturgeon *Acipenser sturio* L. in the Gironde estuary. *Estuaries*, 24, 108-115.
- Roff, J. C., Middlebrook, K. & F. Evans. 1988. Long-term variability in North Sea zooplankton off Northumberland coast: productivity of small copepods and analysis of trophic interactions. *Journal of the marine Biological Association of the United Kingdom*, 68: 143-164.
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Ibañez, F., Gasparini, S., Chiba, S. & L. Legendre. 2009. Global latitudinal variations in marine copepod diversity and environmental factors. *Proceedings of the Royal Society B* 276, 3053-3062.
- Rose, G.A. 2005. On distributional responses of North Atlantic fish to climate change. *ICES Journal of Marine Science*, 62, 1360-1374.
- Rosenberg, R., Agrenius, S., Hellman, B., Nilsson, H.C., Norling, K. 2002. Recovery of marine benthic habitats and fauna in a Swedish fjord following improved oxygen conditions. *Marine Ecology Progress Series*, 234, 43-53.
- Rosso-Darmet A., Lafont, M. & A. Durbec. 1997a. Synthèse bibliographique sur l'intérêt des oligochètes comme indicateurs de la qualité du milieu et de la contamination métallique et micro-organique. Acquisition des données biologiques et résultats des inventaires d'oligochètes. Rapport BURGEAPK Cemagref Lyon/Agence de l'Eau Artois-Picardie, 14 p.
- Rosso-Darmet A., Lafont, M. & J. Mouthon. 1997b. Utilisation des peuplements d'oligochètes et de mollusques comme descripteurs du degré de pollution des sédiments. Rapport Cemagref Lyon/Agence de l'Eau Adour-Garonne, 34 p.
- Rubal, M., Veiga, P. & C. Besteiro. 2009. Nematode/Copepod index: importance of sedimentary parameters, sampling methodology and baseline values. *Thalassas*, 25, 9-18.
- Ruellet, T., Bachelet, G., Barillé, A.L., Dauvin, J.C., Desroy, N. & J.P. Ducrottoy. 2009. Le macrobenthos en zone oligohaline dans les grands estuaires de la façade Manche Atlantique. Rapport projet BEEST.
- Ruellet, T. & J.C. Dauvin. 2008. Biodiversité des invertébrés aquatiques de la partie orientale de la baie et de l'estuaire de la Seine : la base de données CISA, deux siècles d'observations. *Comptes Rendus Biologies*, 331, 481-488.

- Runge, J.A. 1988. Should we expect a relationship between primary production and fisheries? The role of copepod dynamics as a filter of trophic variability. *Hydrobiologia*, 167/168, 61-71.
- Rybarczyk, H. & B. Elkaim .2003. An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58,775-791.
- S.**
- Salgado, J.P., Cabral, H.N. & M.J. Costa. 2007. Spatial and temporal distribution patterns of the macrozoobenthos assemblage in the salt marshes of Tejo estuary (Portugal). *Hydrobiologia*, 587, 225–239.
- Salomon, J.N. 2002. L'inondation dans la basse vallée de la Garonne et l'estuaire de la Gironde lors de la "tempête du siècle" (27-28 décembre 1999). *Géomorphologie : relief, processus, environnement*, 8, 127-134.
- Santos, P.J.P. 1995. Contribution à l'écologie du méiobenthos et du microphytobenthos dans la zone oligo-mésohaline de l'estuaire de la Gironde et dynamique de population et production secondaire du copépode Harpacticoide *Nannopus palustris* Brady, 1880. Thèse Doct., Université Bordeaux 1.
- Santos, P.J.P., Castel, J. & L.P. Souza-Santos. 1996. Seasonal variability of meiofaunal abundance in the oligo-mesohaline area of the Gironde Estuary, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43, 549-563.
- Santos, P.J.P., Castel, J. & L.P. Souza-Santos. 1997. Spatial distribution and dynamics of microphytobenthos biomass in the Gironde estuary (France). *Oceanologia Acta*, 20, 549-556.
- Sato, T., Miyajima, T., Ogawa, H., Umezawa, Y. & I. Koike. 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. & J. Castel. 1995. Comparative spring distribution of zooplankton in three macrotidal European estuaries. *Hydrobiologia*, 311, 139-151.
- Savoye, N., Aminot, A., Tréguer, P., Fontugne, M., Naulet, N. & R. Kérouel. 2003. Dynamics of particulate organic matter $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). *Marine Ecology progress Series*, 255, 27-41.
- Savoye, N., David, V., Morisseau, F., Etcheber, H., Abril, G., Billy, I., Charlier, K., Oggian, G., Derriennic, H. & B. Sautour. 2012. Origin and composition of particulate organic matter in a macrotidal turbid estuary: The Gironde Estuary, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 108, 16-28.

- Schäfer, J., Blanc, G., Lapaquellerie, Y., Maillet, N., Maneux, E. & H. Etcheber. 2002. Ten-year observation of the Gironde tributary fluvial system: fluxes of suspended matter, particulate organic carbon and cadmium. *Marine Chemistry*, 79, 229-242.
- Schratzberger, M., Rees, H.L. & S.E. Boyd. 2000. Effects of simulated deposition of dredged material on structure of nematode assemblages – the role of burial. *Marine Biology*, 136, 519-530.
- Schückel, U., Beck, M. & I. Kröncke. 2013. Spatial variability in structural and functional aspects of macrofauna communities and their environmental parameters in the Jade Bay (Wadden Sea Lower Saxony, southern North Sea). *Helgoland Marine Research*, 67, 121-136.
- Schückel, U. & I. Kröncke. 2013. Temporal changes in intertidal macrofauna communities over eight decades: A result of eutrophication and climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 117, 210-218.
- Selleslagh, J., Lobry, J., N’Zigou, A. R., Bachelet, G., Blanchet, H., Chaalali, A., Sautour, B. & P. Boët. 2012. Seasonal succession of estuarine fish, shrimps, macrozoobenthos and plankton: Physico-chemical and trophic influence. The Gironde estuary as a case study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 112, 243-254.
- Semprucci, F., Moreno, M., Sbrocca, S., Rocchi, M., Albertelli, G. & M. Balsamo. 2013. The nematode assemblage as a tool for the assessment of marine ecological quality status: a case-study in the Central Adriatic Sea. *Mediterranean Marine Science*, 14, 48-57.
- Seys, J., Vincx, M. & P. Meire. 1999. Spatial distribution of oligochaetes (Clitellata) in the tidal freshwater and brackish parts of the Schelde estuary (Belgium). *Hydrobiologia*, 406, 119-132.
- Sherk, J.A., O’Connor, J.M., Neumann, D.A., Prince, R.D. & K.V. Wood. 1974. Effects of suspended and deposited sediments on estuarine organisms, Phase II. Reference No. 74-20, Natural Resources Institute, University of Maryland, College Park.
- Smol, N., Willems, K.A., Govaere, J.C.R. & A.J.J. Sandee. 1994. Composition, distribution and biomass of meiobenthos in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). *Hydrobiologia*, 282/283, 197-217.
- Soetaert, K. & C. Heip. 1995. Nematode assemblages of deep-sea and shelf break sites in the North Atlantic and Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 125, 171-183.
- Sorbe, J.C. 1981. La macrofaune vagile de l’estuaire de la Gironde. Distribution et migration des espèces, modes de reproduction, régimes alimentaires. *Océanis*, 6, 579-592.
- Sottolichio, A. 1999. Modélisation de la dynamique des structures turbides (bouchon vaseux et crème de vase) dans l’estuaire de la Gironde. Thèse Doct., Université Bordeaux 1.
- Sottolichio, A. & P. Castaing. 1999. A synthesis on seasonal dynamics of highly concentrated structures in the Gironde estuary. *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Paris*, IIa, 329, 895-900.

- Sottolichio, A., Castaing, P., Etcheber, H., Maneux, E., Schmeltz, M. & S. Schmidt. 2011. Observations of suspended sediment dynamics in a highly turbid macrotidal estuary, derived from continuous monitoring. *Journal of Coastal Research*, SI 64, 1579-1583.
- Stockwell, J.D. & O.E. Johannsson. 1997. Temperature-dependent allometric models to estimate zooplankton production in temperate freshwater lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 2350-2360.
- Swan, C.M. & M.A. Palmer. 2000. What drives small-scale spatial patterns in lotic meiofauna communities? *Freshwater Biology*, 44, 109-121.

T.

- Tackx, M.L.M., Bakker, C., Francke, J.W. & M. Vink. 1989. Size and phytoplankton selection by Oosterschelde zooplankton. *Netherlands Journal of Sea Research*, 23, 35-43.
- Tackx, M.L.M., de Pauw, N., van Mieghem, R., Azémar, F., Hannouti, A., van Damme, S., Fiers, F., Daro, N. & P. Meire. 2004. Zooplankton in the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands. Spatial and temporal patterns. *Journal of Plankton Research*, 26, 133-141.
- Tackx, M.L.M., Herman, P.J.M., Gasparini, S., Irigoien, X., Billiones, R. & M.H. Daro. 2003. Selective feeding of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in temperate estuaries: model and field observations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56, 305-311.
- Tiffon, Y. 1956. Recherches sur la faune des eaux saumâtres de l'estuaire de la Gironde. *Procès-verbaux des Séances de la Société. Linnéenne de Bordeaux*, 96, 157-158.
- Travers, M. & K.T. Kim. 1988. Le phytoplancton du Golfe de Fos (Méditerranée Nord-Occidentale). *Marine Nature*, 1, 21-35.
- Tyler, S. 1977. Ultrastructure and systematics: an example from turbellarian adhesive organs. *Mikrofauna Meeresboden*, 61, 271-286.

U.

- Underwood, G.J.C. & D.M. Paterson. 1993. Seasonal changes in diatom biomass, sediment stability and biogenic stabilization in the Severn Estuary. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 73, 871-887.

V.

- Valle-Levinson, A. 2010. Definition and classification of estuaries. In : Valle-Levinson, A. (Ed.). Contemporary issues in estuarine physics. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-11.
- Van Beneden, P.J. 1861. Recherches sur les crustacés du littoral de Belgique. *Mémoires de l'Académie Royale Society de Belgique*, 33: 1-174.
- van Spaendonk, J.C.M., Kromkamp, J.C. & P.R.M. de Visscher. 1993. Primary production of phytoplankton in a turbid coastal plain estuary, the Westerschelde (The Netherlands). *Netherlands Journal of Sea Research*, 31, 267-279.
- Veyssy, E. 1998. Transferts de matières organiques des bassins versants aux estuaires de la Gironde et de l'Adour. Thèse Doct., Université Bordeaux 1.
- Veyssy, E., Etcheber, H., Lin, R.G., Buat-Menard, P. & E. Maneux. 1999. Seasonal variation and origin of Particulate Organic Carbon in the lower Garonne River at La Reole (southwestern France). *Hydrobiologia*, 391, 113-126.
- Vilas, C., Drake, P. & E. Pascual. 2009. Inter- and intra- specific differences in euryhalinity determine the spatial distribution of mysids in a temperate European estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 369: 165-176.
- Vijverberg, J. 1980. Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of Cladocera and Copepoda from Tjeukemeer, The Netherlands. *Freshwater Biology*, 10, 317-340.
- Vincx, M., Meire, P. & C. Heip. 1990. The distribution of Nematodes communities in the Southern Bight of the North Sea. *Cahiers de Biologie Marine*, 31, 107-129.
- Volkman, J.K., Jeffrey, S.W., Nichols, P.D., Rogers, G.I., & C.D. Garland. 1989. Fatty acid and lipid composition of 10 species of microalgae used in mariculture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 128, 219-240.

W.

- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O. & F. Bairlein. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389-395.
- Warwick, R. 1971. The meiofauna of the coast of Northumberland. II, Seasonal stability of the nematode population. *Journal of Marine Biology Assessment U.K.*, 51, 355-362.
- Warwick, R.M., 2001. Evidence for the effects of metal contamination on the intertidal macrobenthic assemblages of the Fal estuary. *Marine Pollution Bulletin*, 42, 145-148.
- Whitfield, A.K., Elliott, M., Basset, A., Blaber, S.J.M. & R.J. West. 2012. Paradigms in estuarine ecology – A review of the Remane diagram with a suggested revised model for estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 97, 78-90.

Y.

- Ysebaert, T., Meire, P., Herman, P.M.J. & H. Verbeek. 2002. Macrobenthic species response surfaces along estuarine gradients: prediction by logistic regression. *Marine Ecology Progress Series*, 225, 79–95.

Approche intégrée des conditions physico-chimiques affectant les cortèges biologiques de la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde

RÉSUMÉ - Les estuaires, situés à l'interface entre les domaines continental et marin, constituent des zones essentielles dans les échanges de matières. Ils jouent dès lors un rôle capital pour les cycles biogéochimiques et biologiques et subissent, par ailleurs, des pressions climatiques et anthropiques croissantes depuis plusieurs décennies. Le présent travail a été focalisé sur les peuplements benthiques et pélagiques présents dans la partie fluviale (Garonne et Dordogne) de l'estuaire de la Gironde, zone à très faible salinité où ces peuplements n'avaient encore jamais été étudiés. Alors que la méiofaune, composée principalement de Nématodes, s'est avérée relativement abondante dans les domaines intertidal et subtidal, le macrobenthos est apparu composé essentiellement d'Oligochètes en intertidal et complètement absent en subtidal. La grande plasticité du copépode dominant *Eurytemora affinis* a été confirmée, celui-ci occupant une niche écologique différente dans la partie fluviale de l'estuaire par rapport à la zone haline. L'importance de la température plutôt que la qualité du pool nutritif sur la productivité d'*E. affinis* a été démontrée, mettant en évidence une fois de plus la grande adaptabilité de cette espèce dans un habitat très fluctuant. L'étude de l'habitat benthique et pélagique, notamment en terme de qualité du pool nutritif disponible pour les organismes, a démontré que la contribution de la matière organique réfractaire d'origine terrestre est dominante. La contribution du microphytobenthos à la composition de la matière organique sédimentaire et pélagique a aussi été mise en évidence. Enfin, l'étude des communautés planctoniques dans la partie fluviale de l'estuaire de la Gironde a montré que l'espèce *E. affinis* y occupe une position clef.

MOTS-CLÉS : Estuaire fluvial de la Gironde, communautés benthiques et pélagiques, *Eurytemora affinis*, pool nutritif, variabilité environnementale.

Integrated approach to the physico-chemical conditions affecting the biological components in the fluvial section of the Gironde estuary

ABSTRACT - Being at the interface between continental and marine systems, estuaries are essential areas for matter exchanges. Therefore, they play a crucial role in biological and biogeochemical cycles. In addition to natural fluctuations, these systems have also undergone increasing climate and anthropogenic pressures for several decades. The present work focused on the benthic and pelagic assemblages in the fluvial section (Garonne and Dordogne rivers) of the Gironde estuary, a low salinity area where these communities had never been studied. Meiofauna, mainly composed of nematodes, was found in relatively high abundance in both intertidal and subtidal zones. Macrozoobenthos was essentially composed of oligochaetes in the intertidal, while it was totally absent in the subtidal areas. The high plasticity of the dominant copepod *Eurytemora affinis* was confirmed, with a different ecological niche in the freshwater section of the estuary compared to the haline area downstream. The importance of temperature rather than the quality of the nutrient pool on the productivity of *E. affinis* was demonstrated, thereby confirming the great adaptability of this species to a highly fluctuating habitat. Study of benthic and pelagic habitat, especially in terms of quality of the nutrient pool available to the organisms, showed that the contribution of refractory organic matter with a terrestrial origin is dominant. A significant contribution of microphytobenthos to the composition of sedimentary and pelagic organic matter was also highlighted. Finally, the study of planktonic communities in the fluvial part of the Gironde estuary showed that the species *E. affinis* occupies a key position in this part of the estuary.

KEY-WORDS: Fluvial section of the Gironde estuary, benthic and pelagic communities, *Eurytemora affinis*, nutritive pool, environmental variability