



HAL
open science

Projet Seine-Aval 6 PHARESEE “ Productivité microphytobenthique des HABitats intertidaux en lien avec la dynamique sédimentaire, biogéochimique et les ingénieurs d’écosystème de la faune benthique : implication pour des enjeux de modélisation et de REhabilitation des vasières de la SEine Estuarienne ”

Francis Orvain, Arnaud Huguet, Jérôme Morelle, Bénédicte Thouvenin, Edith Parlanti, Olivier Maire, Anaïs Richard, Christiane Rakotomalala, Raphael Savelli, Benoit Lebreton, et al.

► **To cite this version:**

Francis Orvain, Arnaud Huguet, Jérôme Morelle, Bénédicte Thouvenin, Edith Parlanti, et al.. Projet Seine-Aval 6 PHARESEE “ Productivité microphytobenthique des HABitats intertidaux en lien avec la dynamique sédimentaire, biogéochimique et les ingénieurs d’écosystème de la faune benthique : implication pour des enjeux de modélisation et de REhabilitation des vasières de la SEine Estuarienne ”. [Rapport de recherche] GIP Seine-Aval. 2022. hal-03793605

HAL Id: hal-03793605

<https://hal.science/hal-03793605v1>

Submitted on 1 Oct 2022

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.

Projet Seine-Aval 6

PHARESEE

« Productivité microphytobenthique des HAbitats intertidaux en lien avec la dynamique sédimentaire, biogéochimique et les ingénieurs d'écosystème de la faune benthique : implication pour des enjeux de modélisation et de REhabilitation des vasières de la SEine Estuarienne »

Coordination : Francis Orvain & Arnaud Huguet

Co-Auteurs : Jérôme Morelle, Bénédicte Thouvenin, Edith Parlanti, Olivier Maire, Anaïs Richard, Christiane Rakotomalala, Raphael Savelli, Benoit Lebreton, Annet Laverman, Céline Roose-Amsaleg, Valérie Mesnage, Julien Deloffre, Nicolas Lecoq, Vincent Lefouest, Christine Dupuy, Florent Grasso, Luuk van den Heijden, Eric Viollier, Matthieu Sebilo, Katell Guizien

Avril 2022



TABLE DES MATIERES

RESUME EXECUTIF	4
REMERCIEMENTS	5
SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET	6
PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET	7
INTRODUCTION	8
CHAPITRE 1	12
1 Mesures <i>in situ</i> et suivi des processus hydro-sédimentaires, biogéochimiques et biologiques	12
1.1 Descriptif du suivi de la dynamique saisonnière et des expériences avec ensemencement en faune benthique	12
1.1.1 Mesures en continu	12
1.1.2 Dynamique saisonnière	13
1.1.3 Manipulation par ensemencement en quadrat de faune benthique	13
1.2 Manipulation sur l'impact des bioturbateurs (expérimentation <i>in situ</i>)	14
1.2.1 Variations des paramètres physiques	14
1.2.2 Variations des paramètres sédimentaires	17
1.2.3 Variations des paramètres microphytobenthiques	18
1.2.4 Variations des paramètres biogéochimiques et microbiologiques	23
1.2.5 Variation saisonnière de la macrofaune benthique et interaction avec les variables sédimentaires, biogéochimiques et microphytobenthiques	34
1.2.6 Devenir de la matière dans le réseau trophique de la vasière Nord	38
1.2.6.1. Sources trophiques	38
1.2.6.2. Rôle du microphytobenthos dans le fonctionnement du réseau trophique (collaboration avec le projet SA6-SENTINELLES)	40
1.2.7. Bilan de l'impact des bioturbateurs dans la vasière Nord	42
CHAPITRE 2	45
2 Mesure <i>en laboratoire</i> de l'effet de la bioturbation et de la consommation primaire sur les flux biogéochimiques et la production primaire microphytobenthique	45
2.1.1 Plan d'expérience	45
2.2 Résultats et discussion	46
2.2.1 Mesures de bioturbation	47
2.2.2 Flux biogéochimiques	49

2.2.3	Mesure de production primaire microphytobenthique	51
2.2.4	Bilan de l'impact des bioturbateurs sur le MPB	57
CHAPITRE 3		59
3	Modélisation hydro-sédimentaire et biogéochimique dans une vasière intertidale de l'estuaire de la Seine	59
3.1	Contexte écologique	59
3.2	Développement et paramétrisation du modèle 1DV avec cycles biogéochimiques et production primaire microphytobenthique	62
3.2.1	Configuration du modèle	62
3.2.2	Résultats	63
3.2.3	Discussion	68
3.3	Application du modèle hydrosédimentaire cross-shore 2DV et confrontation aux données <i>in situ</i> d'une vasière intertidale de la Seine	71
3.3.1	Mise en place d'un modèle hydrosédimentaire cross-shore 2DV	71
3.3.2	Résultats du modèle hydro-sédimentaire	72
3.3.3	Effet de la bioturbation sur la dynamique sédimentaire	74
3.4	Modélisation des processus biogéochimiques et production primaire microphytobenthique par le modèle cross-shore MARS2DV	76
3.4.1	Résultats de la modélisation des processus biogéochimiques et de "minéralisation de la matière organique dans les sédiments"	76
3.4.2	Résultats de la modélisation de la production primaire microphytobenthique	85
	BILAN SUR LES FACTEURS DETERMINANTS DU FONCTIONNEMENT ECOLOGIQUE D'UNE VASIERE INTERTIDALE DE L'ESTUAIRE DE LA SEINE	90
	CONCLUSION	98
	LISTE DES ILLUSTRATIONS	101
	BIBLIOGRAPHIE	106
	ANNEXES 117	

RESUME EXECUTIF

L'estuaire de la Seine est soumis à divers stress anthropiques et hydro-climatiques. Cet écosystème côtier perd son caractère estuarien à cause d'aménagements qui ont eu comme conséquence de voir disparaître de vastes surfaces de vasières intertidales. Ces habitats fonctionnels jouent un rôle majeur dans le fonctionnement écologique des estuaires, car ils abritent des communautés méio- et macro-benthiques très diversifiées et représentent la principale zone d'alimentation de nombreux vertébrés dont certains d'intérêt écologique ou commercial majeur (e.g. poissons, oiseaux). La dynamique des vasières intertidales est fortement influencée par les processus hydro-sédimentaires estuariens, étant tantôt source, tantôt puits de sédiment. Elles constituent ainsi un élément essentiel des cycles biogéochimiques se déroulant au sein des estuaires. Les caractéristiques morphologiques et biogéochimiques de ces zones vont directement influencer les échanges de matière et d'énergie qui s'y déroulent. Il est donc impératif d'avoir une approche pluridisciplinaire pour comprendre leur fonctionnement.

Le projet PHARE-SEE avait pour objectif (i) de mieux comprendre le rôle des bioturbateurs et leur effet sur le microphytobenthos, les paramètres hydrosédimentaires et biogéochimiques dans les vasières de l'estuaire de Seine et (ii) de développer un modèle de production primaire microphytobenthique couplant l'ensemble des paramètres susmentionnés.

Le premier objectif du projet a été réalisé en couplant expériences sur le terrain et en laboratoire. Ainsi, des expériences d'exclusion/ensemencement de faune ont été menées sur la vasière Nord, à l'aval de l'estuaire de Seine, et sur 2 faciès sédimentaires contrastés, avec un suivi de la dynamique saisonnière du microphytobenthos et de l'ensemble des paramètres biogéochimiques et hydrosédimentaires. De plus, des expériences en laboratoire ont été réalisées, avec une évaluation des flux diffusifs de nutriments à 2 saisons contrastées (hiver/été) en fonction du mélange sablo-vaseux et de l'intensité de la bioturbation par la macrofaune benthique dominante de la vasière (le ver *Hediste diversicolor* et le bivalve *Scrobicularia plana*).

Les expériences de terrain ont montré que l'effet saisonnier était plus prononcé que celui des bioturbateurs sur l'ensemble des paramètres biogéochimiques dans le sédiment (matière organique sédimentaire, processus et biomasse microbiens). Contrairement à la matière organique sédimentaire, principalement d'origine terrigène, la matière organique dissoute présente dans les eaux interstitielles, majoritairement d'origine autochtone, est réactive et influencée par l'activité des bioturbateurs. Ces derniers ont une influence prononcée sur l'érodabilité, avec un rôle biostabilisateur efficace pour *Hediste diversicolor* en été comme en hiver et un rôle déstabilisateur pour *Scrobicularia plana* exclusivement en été. Malgré des processus de consommations primaires très élevés et des pertes par érosion, le niveau de production primaire microphytobenthique reste par ailleurs très important sur la vasière. Les analyses réalisées ont également révélé le rôle majeur du microphytobenthos dans le réseau trophique pour *H. diversicolor*, *S. plana* et la méiofaune (analyses isotopes stables, collaboration projet SA6 [SENTINELLES](#)).

Les expériences en mésocosme, complémentaires de celles réalisées sur le terrain, ont montré que l'activité de bioturbation des deux ingénieurs d'écosystème diffère quelle que soit la saison. Ainsi, le processus de transport d'eau et des composés dissous (bioirrigation) domine chez *H. diversicolor*, alors que l'activité de *S. plana* est dominée par le remaniement

sédimentaire. Les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment sont principalement influencés par la bioirrigation. Enfin, il a été observé que *S. plana* consomme très activement les biofilms microphytobenthiques et limite fortement leur capacité de développement, alors que la biomasse microphytobenthique n'est pas affectée par les activités de *Hediste*. Cela démontre que la consommation herbivore est totalement compensée par des effets positifs liés probablement à la bioirrigation, activée de manière générale plus de 40 fois par *Hediste*.

Dans un second temps, ce projet proposait de modéliser la production primaire microphytobenthique en relation avec la dynamique sédimentaire et les processus biogéochimiques. Les données acquises via expériences en laboratoire et sur le terrain ont servi à développer ce modèle. Ainsi, le modèle MARS3D en version Cross-shore 2DV a été implémenté sur la vasière intertidale étudiée avec une très bonne qualité des simulations des processus hydrosédimentaires et des variations altimétriques. L'intégration de l'effet de la bioturbation et de la régulation de l'érodabilité des sédiments a permis d'améliorer encore la qualité des simulations. Un modèle de diffusion thermique a été intégré, testé et amélioré en termes d'interaction avec la composition sédimentaire. Le modèle biogéochimique BLOOM a été intégré également dans le modèle MARS3D avec une dynamique biogéochimique saisonnière bien représentée. Le modèle prend en compte le rôle des bioturbateurs sur les flux diffusifs, mais une perspective d'amélioration doit être envisagée pour mieux reproduire les flux à l'interface eau-sédiment et l'assimilation du NH_4^+ par le microphytobenthos en surface. Enfin, le modèle de la production primaire microphytobenthique a été implémenté dans le code MARS3D et fournit des simulations de la dynamique spatio-temporelle des biomasses microphytobenthiques intéressantes, même si les flux sont encore sous-estimés dans le modèle et les interactions avec la faune doivent encore être améliorées.

Au final, les très nombreuses données issues du projet PHARESEE et le modèle associé serviront à comprendre et relier les nombreux facteurs influençant le fonctionnement des vasières et leurs rôles écosystémiques essentiels – rôle physique, de régulation sur les cycles biogéochimiques et rôle de productivité biologique et soutien au réseau trophique. Des travaux de synthèse ont été engagés en particulier pour tenter d'expliquer le haut niveau de productivité actuel du système en lien avec la bonne santé des espèces sentinelles (ingénieurs d'écosystèmes) de la macrofaune benthique.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient le GIP Seine Aval pour avoir soutenu et financé ce projet.

SCIENTIFIQUES AYANT PARTICIPE AU PROJET

Equipe 1 : UMR 7208 BOREA, Université de Caen

Coordination scientifique : Francis Orvain

Autres chercheurs (ou équivalents) : Jérôme Morelle, Christiane Rakotomalala

Equipe 2 : UMR 7619 METIS, Sorbonne Université

Coordination scientifique : Arnaud Huguet

Autres chercheurs (ou équivalents) : Sylvie Derenne

Equipe 3 : IFREMER DYNECO

Coordination scientifique : Bénédicte Thouvenin

Autres chercheurs (ou équivalents) : Pierre Le Hir, Florent Grasso

Equipe 4 : UMR 6143 M2C, Université de Rouen

Coordination scientifique : Valérie Mesnage

Autres chercheurs (ou équivalents) : Julien Deloffre, Nicolas Lecoq

Equipe 5 : UMR 5805 EPOC, Université de Bordeaux

Coordination scientifique : Olivier Maire

Autres chercheurs (ou équivalents) : Edith Parlanti, Anaïs Richard

Equipe 6 : UMR 6553 ECOBIO, Université de Rennes 1

Coordination scientifique : Anniet Laverman

Autres chercheurs (ou équivalents) : Céline Roose-Amsaleg

Equipe 7 : UMR 8222 Laboratoire d'Ecogéochimie des Environnements Benthiques, Sorbonne Université

Coordination scientifique : Katell Guizien

Equipe 8 : UMR 7266 LIENSs, Université de La Rochelle

Coordination scientifique : Vincent Le Fouest

Autres chercheurs (ou équivalents) : Benoit Lebreton, Christine Dupuy, Raphaël Savelli, Luuk van den Heijden

Equipe 9 : UMR 7154 IPGP, Paris

Coordination scientifique : Eric Viollier

Equipe 10 : UMR 7618 IEES, Paris

Coordination scientifique : Mathieu Sebilo

Equipe 11 : Maison de l'estuaire

Coordination scientifique : Thomas Lecarpentier

PARTICIPANTS AU SUIVI DE PROJET

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

GIP Seine-Aval : Elise Avenas, Manuel Muntoni, Cédric Fisson, Jean-Philippe Lemoine, Nicolas Bacq

Acteurs de l'estuaire : Barbara Leroy, Fanny Olivier, Yann Joncourt (AESN), Guylain Théon (DREAL)

Scientifiques : Sami Souissi (Université de Lille), Pascal Claquin (Université de Caen), Aurélie Foveau (Ifremer).

INTRODUCTION

L'estuaire de la Seine est soumis à divers stress anthropiques et hydro-climatiques. Cet écosystème côtier perd son caractère estuarien à cause d'aménagements qui ont eu d'importantes conséquences écologiques et notamment la régression de vastes surfaces de vasières intertidales et une baisse des régimes de crue découlant du réchauffement climatique (Lesourd et al. 2016). Ces habitats fonctionnels jouent un rôle essentiel et fournissent de très nombreux services écosystémiques associés. Ces vasières sont de plus en plus menacées et deviennent progressivement des zones à mélange sablo-vaseux. Il est donc impératif d'avoir une approche pluridisciplinaire pour comprendre comment cette évolution morpho-sédimentaire agit sur le fonctionnement de l'écosystème. Il faut comprendre quelles sont les réponses biogéochimiques et biologiques au sein du compartiment benthique de ces milieux sédimentaires à dominantes de mélanges sablo-vaseux. Les questions appliquées aux trajectoires d'écosystèmes, à l'étude de la résilience des populations benthiques et de la lutte contre l'érosion sont centrales et nécessitent une approche intégrée entre les différentes disciplines scientifiques. Le projet PHARESEE a permis, autour d'une stratégie d'échantillonnage et d'outils communs entre sédimentologues, modélisateurs, biogéochimistes et biologistes, de mieux comprendre ces interactions complexes pour mieux guider l'expertise scientifique et répondre aux enjeux sociétaux du devenir des vasières de l'estuaire de la Seine et de leur restauration écologique.

Le fonctionnement des vasières côtières participe à de nombreuses fonctions écologiques dont i) un rôle morpho-sédimentaire et de régulation des flux hydriques (protection contre l'érosion), ii) un rôle épurateur pour la qualité de l'eau, iii) la provision de ressources alimentaires et un rôle de nourricerie pour de très nombreuses espèces (des invertébrés benthiques jusqu'aux oiseaux et poissons), et iv) un rôle de refuge/nurserie pour certaines étapes du cycle de vie de nombreuses espèces migratrices. Les travaux menés durant ces 30 dernières années sur le fonctionnement des vasières intertidales ont mis en évidence le caractère particulièrement productif de ces habitats, soutenu en grande partie par les microalgues benthiques. La production primaire dans les estuaires est essentiellement microphytique et soutenue par 2 guildes de microalgues : le phytoplancton et le microphytobenthos. Le microphytobenthos constitue *a priori* le premier maillon du réseau trophique benthique dans les sédiments meubles intertidaux et représente la première source de carbone pour la méiofaune, la macrofaune et les communautés procaryotes du sédiment.

La production primaire du microphytobenthos (MPB) est régie par la durée de la période intertidale avec un gradient de productivité du bas vers le haut d'estran car les périodes d'exondation à marée basse sont les fenêtres temporelles où les microalgues benthiques accèdent à la lumière (Serodio 2004). La nature du sédiment joue aussi un rôle direct sur les biomasses chlorophylliennes qui peuvent être fortes sur les zones envasées de manière naturelle (slikke) ou sur les zones de conchyliculture riches en biodépôts d'huîtres (Orvain et al., 2012a). L'effet positif du taux d'envasement sur la croissance du MPB s'explique par la quantité de nutriments qui est abondante dans les eaux interstitielles des vases, contrairement aux sables. En effet, dans les vases, il existe une intense reminéralisation de la matière organique adsorbée sur les sédiments fins (silt) liée à l'activité des bactéries (Mallet et al., 2014). Malgré le renouvellement continu en éléments nutritifs par la boucle microbienne des vasières, la production primaire dépend directement de l'intensité des apports de matière

organique par les dépôts de surface et les flux de reminéralisation des nutriments, notamment azotés.

Les microalgues benthiques ont longtemps été considérées comme peu limitées par les nutriments, par comparaison aux algues phytoplanctoniques. Il est désormais clairement établi que l'accès aux sels nutritifs conditionne la migration verticale du microphytobenthos (Ni Longphuir et al., 2009), la sécrétion d'exopolysaccharides (EPS) et donc la productivité microphytobenthique (de Brouwer & Stal, 2001 ; Orvain et al., 2003). Il est donc impératif de coupler les modèles de production primaire benthique avec les facteurs clés régulant les flux de nutriments à l'interface eau-sédiment et le long de la colonne sédimentaire c'est-à-dire les cycles biogéochimiques, eux-mêmes stimulés par la faune bioturbatrice (méiofaune, macrofaune).

En Seine, il est probable que les apports de matière organique (MO) sont majoritairement allochtones et que la production phytoplanctonique reste faible dans la partie estuarienne comparé à la zone avale sous influence de la baie de Seine et la partie amont du bouchon vaseux, mais cela reste à prouver clairement par des mesures des régimes alimentaires des consommateurs (par les méthodes isotopiques). Le régime hydrodynamique induit un turnover des masses d'eaux et des niveaux de turbidité très élevés (notamment autour du bouchon vaseux), ces 2 facteurs limitant fortement la production primaire phytoplanctonique, malgré la disponibilité des nutriments dans la colonne d'eau (Morelle et al., 2018b, Morelle, 2020). Les mesures de photosynthèse des biofilms microphytobenthiques montrent que les aires de transition sablo-vaseuses, dans la gamme de 40-60 % de vases fines, forment les habitats les plus productifs pour le MPB avec des structures verticales révélant des biofilms bien établis dans ces mélanges (Morelle et al., 2020). Les EPS permettent au biofilm de se maintenir productif et stable (Ubertini et al., 2015), car la colonisation de la surface liée à la mobilité/migration des cellules est plus difficile dans des sables vaseux que dans les vases pures. Cela suggère que, dans les études de la structure spatiale complexe du MPB, les mélanges sablo-vaseux ont pu être négligés par le passé, ainsi que le rôle particulier de la biostabilisation sédimentaire par les EPS. Ce résultat indique **que la prédiction de la production primaire microphytobenthique ne peut pas être faite par des méthodes d'interpolation simple, mais qu'il est nécessaire de coupler les processus entre dynamique sédimentaire, diagenèse précoce de la MO, rôle structurant de la bioturbation et production primaire benthique.**

Le niveau général de production microphytobenthique reste donc relativement fort, comparé à d'autres écosystèmes, malgré des biomasses faibles, ce qui laisse supposer un forçage top-down important. En effet, une production forte associée à des biomasses faibles (à l'équilibre) laisse suggérer des fortes valeurs de flux exportateurs de biomasse (pertes), soit par érosion (le forçage hydrodynamique de la Seine étant exceptionnellement élevé), soit par consommation directe par la faune dépositivore. Il est donc impératif de modéliser les lois décrivant la production primaire microphytobenthique en décomposant les processus de remaniement sédimentaire par bioturbation et ceux modifiant les flux diffusifs de nutriments à l'interface eau-sédiment par bioirrigation/bioturbation (Kristensen et al., 2012) pour une véritable prédiction pertinente de la production primaire microphytobenthique (Rakotomalala et al., 2019).

Objectifs

Le projet PHARE-SEE s'intègre à l'axe « Influence de la disponibilité et de la qualité des habitats sur la dynamique des populations d'espèces aquatiques » puisque la productivité du MPB est le processus-clé de la qualité de cet habitat en termes de transfert trophique en relation avec la capacité de la vase à produire et à alimenter une faune active. Ce projet avait pour objectif de fournir des éléments de réponse autour de l'axe « Influence de la dynamique sédimentaire sur le fonctionnement écologique de l'embouchure » de l'appel à projets. Les objectifs étaient les suivants :

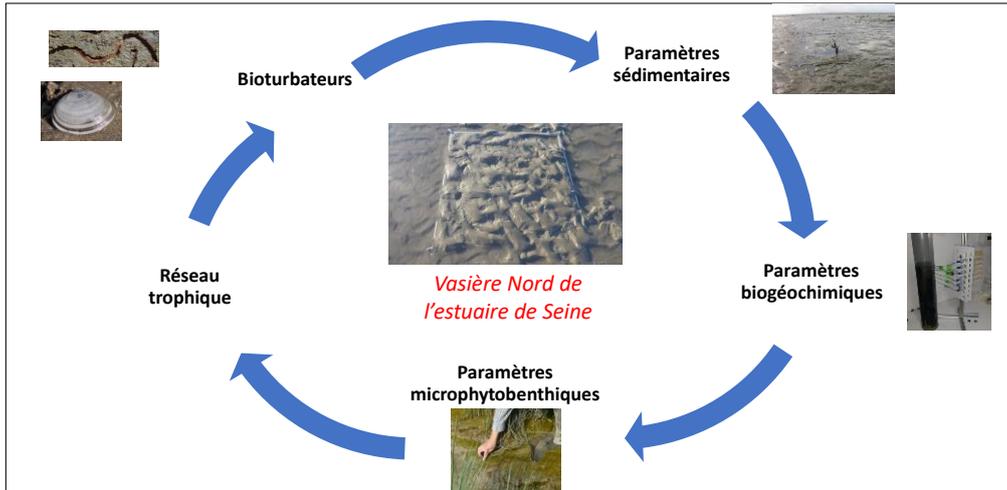
- Evaluer les flux sédimentaires et biogéochimiques à une échelle saisonnière et mieux comprendre le rôle des bioturbateurs par des expérimentations de terrain et en laboratoire.

- Développer un modèle hydro-sédimentaire intégrant la production primaire microphytobenthique couplé à la biogéochimie des sédiments superficiels dans un modèle discrétisé de manière fine sur la verticale et décrivant aussi les cycles érosion/dépôt en prenant en compte à la fois les facteurs hydro-morpho-sédimentaires, thermiques, les processus de transformation-dégradation de la MO mais aussi le rôle des espèces sentinelles (ingénieurs d'écosystème) de la communauté benthique.

- Paramétrer le modèle général pour l'appliquer en Seine en prenant en compte la variabilité des faciès sédimentaires sur i) la conductivité thermique ii) la biodiffusion de l'azote en fonction du gradient sablo-veux et de la bioturbation par la faune benthique (méiofaune et macrofaune). Ce nouveau modèle MARS/MUSTANG est un nouvel outil 2DV d'analyse des interactions entre processus hydrodynamique, sédimentaire, bioturbation, cycles biogéochimiques et production primaire benthique pendant une année de référence de mesure sur le terrain (2018).

Le projet proposé répond à plusieurs des objectifs prioritaires identifiés pour la sixième phase du programme Seine-Aval, à savoir « (i) améliorer la connaissance des flux de matière influençant le fonctionnement de l'embouchure de l'estuaire, (ii) apporter des éléments de connaissance sur le fonctionnement des zones intertidales en lien avec les processus de transfert de matière et d'énergie et (iii) conceptualiser et modéliser les interactions entre la dynamique hydro-morpho-sédimentaire et les processus écologiques au sein de l'écosystème».

Les objectifs du projet PHARE-SEE et les trois axes principaux qui en découlent, correspondant aux chapitres de ce rapport de synthèse, sont résumés en Figure 1. Le chapitre 1 correspond aux résultats des expérimentations menées *in situ* sur la vase Nord avec un enrichissement en macrofaune benthique. Les effets de ces enrichissements sur les paramètres sédimentaires, biogéochimiques et microbiologiques ont été étudiés. Le chapitre 2, complémentaire du précédent, propose des expérimentations en laboratoire permettant de déterminer l'effet des bioturbateurs sur la production primaire microphytobenthique et les flux biogéochimiques. Enfin, ces expérimentations ont servi au développement d'un modèle de production primaire microphytobenthique couplée aux paramètres hydrosédimentaires et biogéochimiques, présenté dans le chapitre 3.



Chapitre 1 :
Expérimentations *in situ* -
 enrichissement en bioturbateurs et
 suivi des différents processus
 hydrosédimentaires, biogéochimiques
 et biologiques

+

Chapitre 2 :
**Expérimentations
 en laboratoire** -
 effet des bioturbateurs sur la
 production primaire
 microphytobenthique et les flux
 biogéochimiques

=

Chapitre 3 :
Modélisation -
 Modèle de production primaire
 microphytobenthique couplée aux
 paramètres biogéochimiques et
 hydrosédimentaires

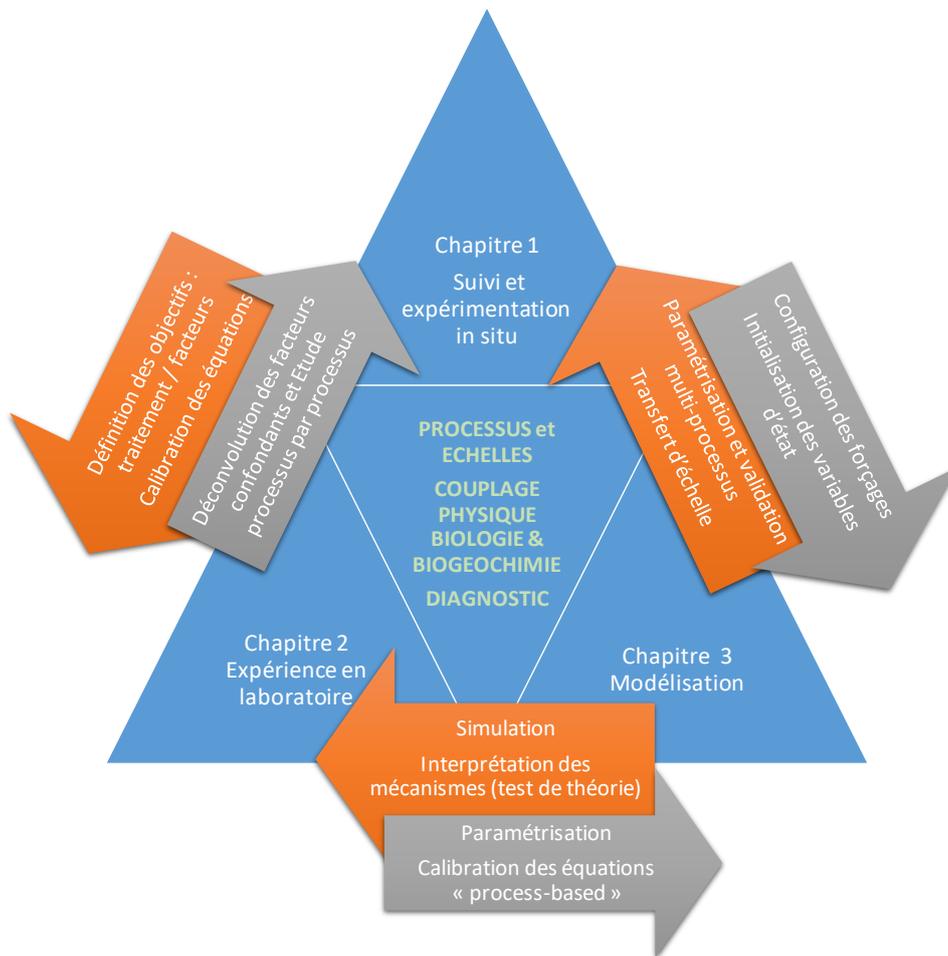


Figure 1 : Schémas de synthèse présentant les objectifs du projet PHARE-SEE et les chapitres du rapport.

CHAPITRE 1

1 Mesures *in situ* et suivi des processus hydro-sédimentaires, biogéochimiques et biologiques

1.1 Descriptif du suivi de la dynamique saisonnière et des expériences avec ensemencement en faune benthique

1.1.1 Mesures en continu

Deux sites de prélèvements *in situ* localisés au niveau de l'ancienne radiale IV de la base MABES (Fig. 2) ont été suivis : un site sablo-vaseux (site 2 ; coordonnées GPS : N 49°27'04.0"E 00°12'23.9 ; niveau bathymétrique de 5,28m en référence CMH) et un site vaso-sableux (Site 1 ; coordonnée GPS : N 49°27'00.6"E 00°12'23.9 ; niveau bathymétrique de 5,62m en référence CMH). La durée d'exondation a été estimée à partir des heures de recouvrement par ALTUS à une valeur entre 5h et 5h30 environ sur le site 2 (et 15 minutes de plus sur le site 1 environ).

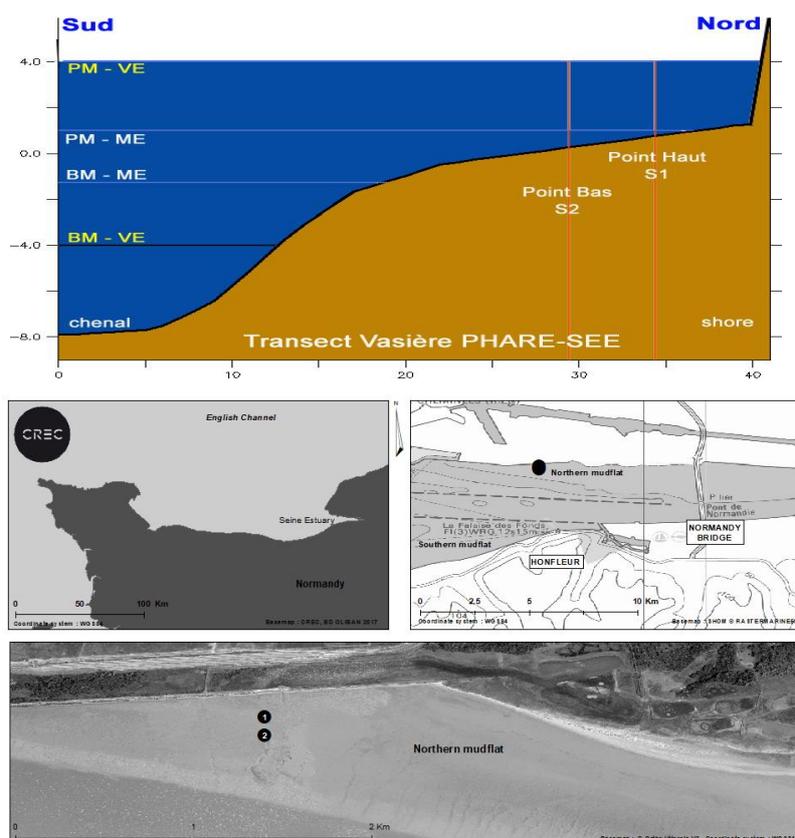


Figure 2 : Position de l'estuaire de la Seine (Normandie) avec 2 sites d'étude situés sur la vasière nord de l'estuaire aval de la Seine aux abords du Havre (49° 27' 01.6" N ; 0° 12' 20.0" E). Le site 1 situé plus haut sur la vasière supérieure (proche des terres) était plus riche en vase que le site 2 situé plus en bas (proche du fleuve).

Pendant un an, des mesures hydrosédimentaires et altimétriques (ALTUS) à haute fréquence ont permis de suivre les variations temporelles de la profondeur d'eau, des vitesses de courant ainsi que des variations topographiques. Les mesures de hauteur d'eau ont été réalisées grâce à un capteur de pression, à 10 cm au-dessus de la surface à une fréquence de 64 mesures/seconde. Les variations temporelles de la température et de l'irradiance ont également été réalisées à l'interface eau-sédiment et en subsurface suivant un profil vertical (+2, 0, -2, -4 et -6 cm) à l'aide de sondes HOBO.

1.1.2 Dynamique saisonnière

Pour chaque site de prélèvement et chacune des 4 saisons, des carottes de sédiment (profondeur 20 cm) ont été prélevées. L'eau porale a été récupérée à l'aide de rhizons (filtration < 0,2 µm) positionnées à 6 profondeurs selon les tranches 0-1 ; 1-2 ; 2-3,5 ; 3,5-5,5 ; 5,5-7,5 ; 7,5-10 cm. Chaque échantillon d'eau porale a été divisé en aliquotes, conservés à -20°C pour les mesures des concentrations en nutriments et en carbone organique dissous et, d'autre part, stockés à l'obscurité à 4°C avant les analyses spectroscopiques de la matière organique dissoute. Les tranches de sédiments décrites ont ensuite été découpées et congelées à -20 °C. Des échantillons de chaque tranche ont permis de réaliser des analyses granulométriques le long de profils verticaux, alors que d'autres ont été lyophilisées, broyées à l'aide d'un mortier et tamisées à 2 mm de manière à obtenir un échantillon homogène et caractériser la matière organique sédimentaire. Les sédiments et les eaux porales associées ont ainsi permis de suivre les différents paramètres biogéochimiques (quantité et qualité de la matière organique, sels nutritifs). L'ensemble des protocoles de mesures des variables sédimentaires, biogéochimiques et microphytobenthiques sont regroupés dans l'annexe 1.

1.1.3 Manipulation par ensemencement en quadrat de faune benthique

Lors de deux campagnes, hivernale (du 23 février au 3 mars 2018) et en début d'automne (du 01 au 08 octobre 2018), des expériences avec ensemencement de faune ont été réalisées dans des quadrats sur les 2 sites afin de mesurer *in situ* l'influence des organismes bioturbateurs sur les dynamiques sédimentaire, biogéochimique et microphytobenthique. A chaque saison, 15 jours avant le début des mesures, 24 quadrats en inox (50 x 50 x 10 cm) ont été installés (12 par site - fig. 3).

Pour chaque site, 5 traitements en tripliquât ont été considérés : (i) témoin (quadrat + sédiment remanié manuellement ; QT), (ii) défauné par remaniement sédimentaire (QD), (iii) enrichi en annélides *Hediste diversicolor* après remaniement (QH), (iv) enrichi en bivalves *Scrobicularia plana* après remaniement (QS) et enfin (v) un traitement dit naturel sans quadrat et sans perturbation sédimentaire (QN). L'ensemencement des quadrats en bioturbateurs (35 ind. en hiver et 110 ind. par quadrat en été pour les 2 espèces) a été réalisé 7 jours avant le début des mesures. Au sein de chaque quadrat, en plus de l'ensemble des paramètres précédemment décrit (1.1.2.), la variation du niveau de l'interface eau-sédiment a été estimée par mesure altimétrique, en 16 points équidistants, de la distance entre la surface du sédiment et un référentiel fixe venant se superposer à l'armature des quadrats. L'élévation sédimentaire a été ainsi mesurée par rapport au référentiel 7 jours plus tôt.

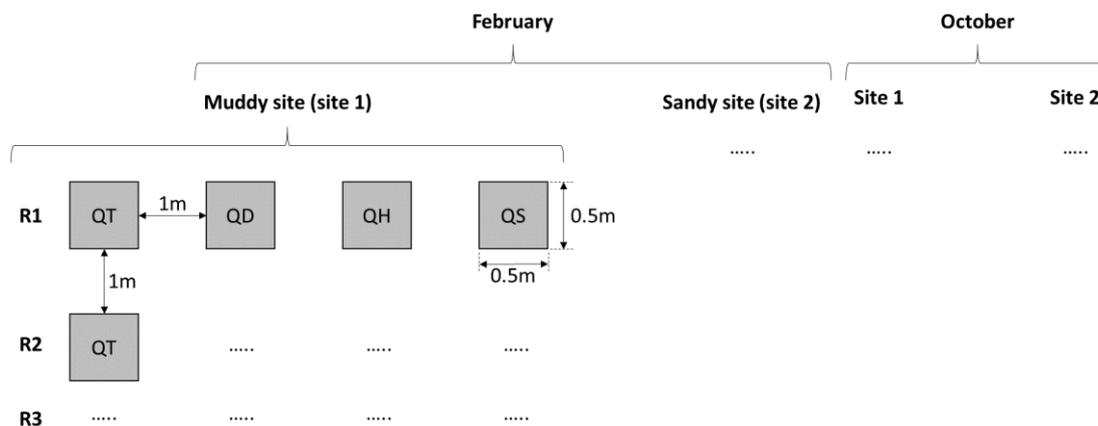


Figure 3 : Diagramme de plan d'expérience. Lors des 2 campagnes (Février et octobre), 12 quadrats en acier inoxydable (50 × 50 × 10 cm) ont été installés pour différencier 5 traitements : défauné (QD), non défauné mais remanié (QT), les traitements avec 2 types contrastés d'ingénieurs d'écosystèmes : le ver annélide *Hediste diversicolor* (QH) et le mollusque bivalve *Scrobicularia plana* (QS).

1.2 Manipulation sur l'impact des bioturbateurs (expérimentation *in situ*)

Les valeurs de chaque paramètre mesuré ont été comparées entre le traitement QN et QT afin d'observer l'impact de l'installation des quadrats et du remaniement des sédiments. Pour chaque saison et chaque site, aucune différence significative n'a été observée entre les valeurs de chacun des paramètres suivis pour les deux traitements (test t; valeurs $p > 0,05$). Ce résultat confirme que l'installation des quadrats et le remaniement des sédiments n'ont pas eu d'impacts directs sur les variations sédimentaires et biologiques observées sur chaque site et pour chaque saison.

1.2.1 Variations des paramètres physiques

Les valeurs de courant de marée étaient dans la gamme de 0,2 à 0,5 m.s⁻¹ sur le site 2 (bas) et de 0,1 à 0,4 m.s⁻¹ sur le site 1 (haut). En termes de salinité (données obtenues par mesure avec un réfractomètre), les valeurs de salinité dans l'eau interstitielle du 1^{er} centimètre de sédiment étaient typiquement estuariennes avec les moyennes suivantes : en février : 24,4 ± 1,1 PSU sur le site 1 et 20,7 ± 2,6 PSU sur le site 2 et, en octobre, 25,5 ± 2,1 sur le site 1 et 25,6 ± 2,6 sur le site 2. Les variations altimétriques ont été relativement faibles pendant l'année 2018 sur cette vasière (Fig. 4). En début d'année, le site situé en bas d'estran (site 2) montre des variations de l'ordre du centimètre gagné ou perdu par érosion en fonction de la hauteur d'eau. Le site situé en haut de vasière (site 1) a subi des variations morphosédimentaires plus importantes avec une période d'érosion lors du 1^{er} mois jusqu'à début mars et un retour avec une augmentation du niveau de 3 cm jusqu'à début mai. Les appareils ont été remis sur les sites en début d'été et un épisode de forte érosion s'est déroulé entre la mi-août et la mi-septembre, probablement en raison de la présence de vagues sur la vasière Nord, mais peut être aussi à cause de l'influence de la communauté bioturbatrice (voir chapitre 3). Les variations altimétriques ont alors atteint 5 cm et 7 cm au point haut.

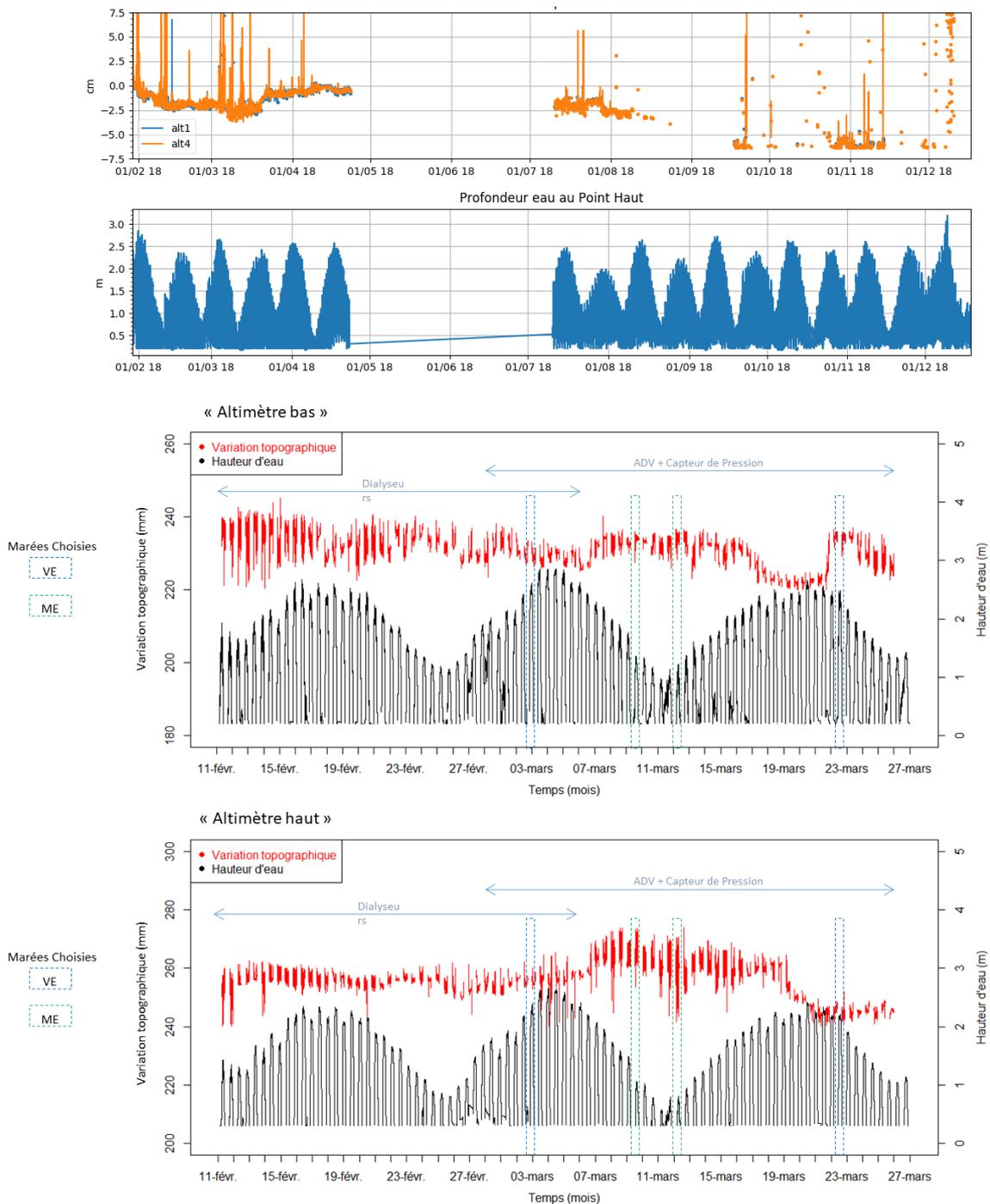


Figure 4 : En haut, Mesures annuelles des variations altimétriques (élévation sédimentaire en cm) et de profondeur d'eau (m) sur le site 1 (haut de vasière). Les mêmes mesures ont été effectuées sur le site 2 (voir partie modélisation Cross-shore 2DV – chp3). En bas, variations topographiques et de hauteur d'eau avec un zoom sur 3 cycles morte eau / Vive eau en février et mars sur les 2 sites.

Pendant la campagne de février (haute fréquence), le niveau d'irradiance a varié d'après un cycle nyctéméral jusqu'à $3000 \mu\text{mol}$ de photons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sauf pour le 6^{ème} jour d'échantillonnage où l'irradiance était faible avec un maximum de $305 \mu\text{mol}$ de photons $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig. 5a).

En février, les valeurs d'irradiance moyenne (intégrée sur la période d'exondation) étaient sur le site 2 de 1417 , 1857 et $1676 \mu\text{mol}$ de photons. $\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ les 24, 25 et 26 février (pour des coefficients de marée de 52, 48 et 54). Ce cycle a induit des variations de température allant de $-5,5$ à $13,8$ °C avec des valeurs maximales observées au zénith et des valeurs minimales

observées pendant la marée basse nocturne (Fig.5a). En profondeur, la gamme de variation était plus faible qu'en surface avec des valeurs comprises entre -1,3 et +7,2 °C sous 2 cm de profondeur.

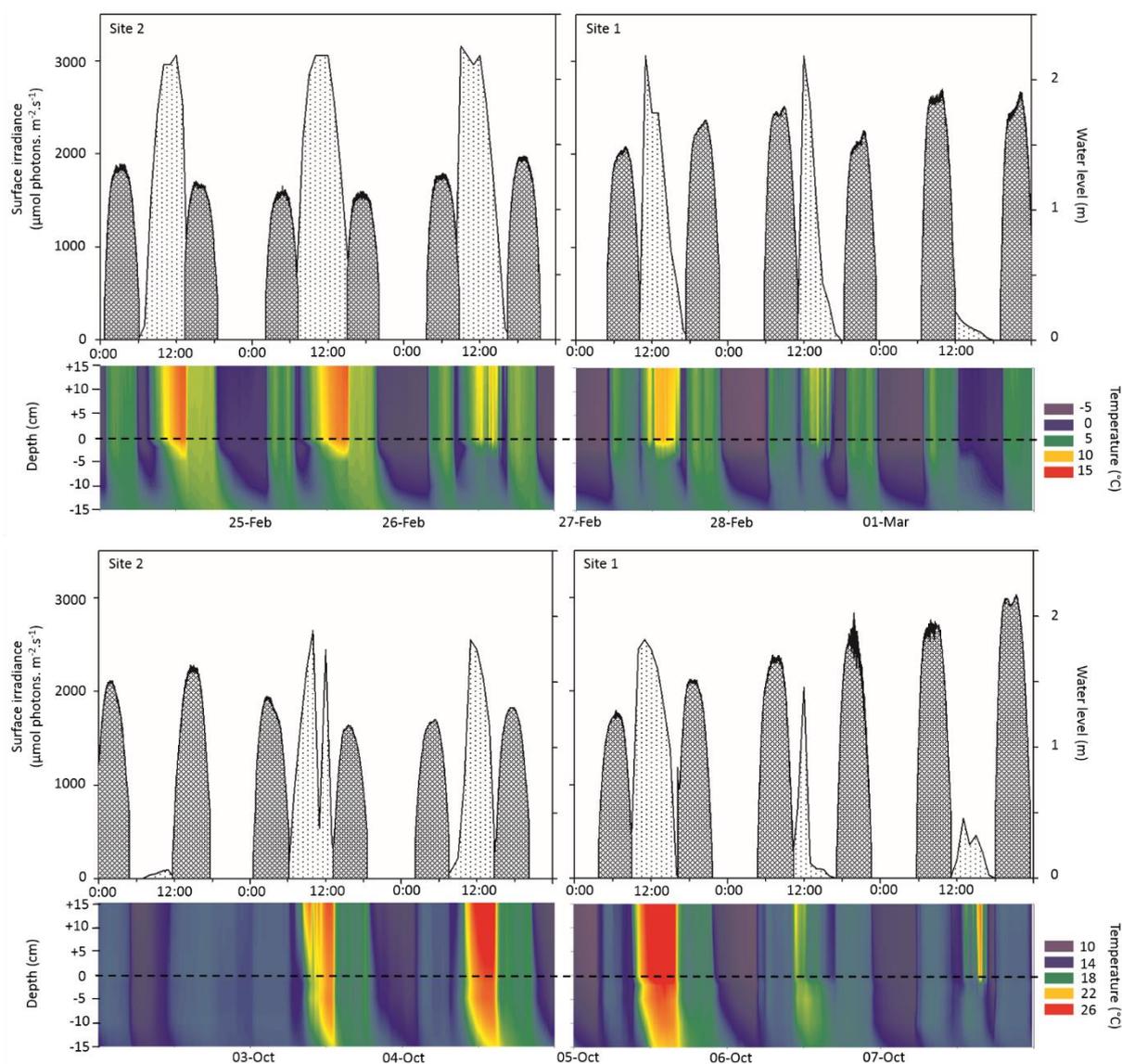


Figure 5 : Variation des paramètres environnementaux sur les sites 1 et 2 lors de l'échantillonnage de février (en haut) et en octobre (en bas) avec profil de profondeur de température dans les sédiments (°C), irradiance de surface ($\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) et niveau d'eau (m).

Pendant la campagne de début octobre, le niveau d'irradiance était plus faible. Il est monté jusqu'à $2600 \mu\text{mol de photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ sauf le 1^{er} et le 6^{ème} jour où les valeurs d'irradiance ont atteint respectivement un maximum de 95 et $637 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ à cause de la présence de nuages très denses (Fig. 5b). Par exemple, les valeurs d'irradiance moyenne (intégrée sur la période d'exondation) étaient sur le site 2 de 971 et $931 \mu\text{mol de photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ les 3 et 4 octobre (pour des coefficients de marée de 47 et 45). La température variait de 9,7 à $35,1 \text{ °C}$ avec des valeurs extrêmes également mesurées lors du zénith ou des marées basses nocturnes (Fig. 5b). La même observation qu'en février peut être faite avec des valeurs comprises entre 11,3 et $25,1 \text{ °C}$ sous 2 cm de profondeur.

1.2.2 Variations des paramètres sédimentaires

Les deux sites étudiés ont été initialement choisis en raison de leurs différences potentielles dans la structure sédimentaire. En février, aucune différence significative de granulométrie (% des particules < 63µm) n'a été observée entre les traitements pour S1 (ANOVA) et pour S2 (Kruskall-Wallis ; $p > 0,05$). Cependant, une différence significative (Kruskall-Wallis : $p < 0,001$) a été observée entre les sites avec en moyenne $28,6 \pm 8\%$ de particules fines (<63 µm) pour le site 1 et $14,4 \pm 6,3\%$ pour le site 2. Au contraire, en octobre, lors de la campagne de début d'automne aucune différence significative n'a été observée entre les sites (Kruskall-Wallis : $p > 0,05$) avec respectivement pour les sites 1 et 2, des valeurs de $31,4 \pm 7,3\%$ et $27,7 \pm 4,9\%$. Cependant, des différences significatives ont été observées entre les traitements. Ainsi, sur le site 1, le traitement QT ($40,7 \pm 3,5\%$ de particules fines) a montré un sédiment plus fin (ANOVA & test de Tukey; $p < 0,05$) que les 2 autres traitements, et sur le site 2, le traitement QS ($22,9 \pm 3,3\%$ de particules fines) a montré un sédiment plus grossier (ANOVA & test de Tukey : $p < 0,05$) que le traitement QH ($30,7 \pm 4,8\%$ de particules fines). Les autres paramètres sédimentaires mesurés étaient fortement corrélés aux valeurs granulométriques telles que la teneur en eau ($p < 0,001$; $r = 0,75$) et la densité sèche ($p < 0,001$; $r = -0,75$).

Tableau 1 : Résultats des variables sédimentaires obtenus aux 2 périodes, avec moyennes et erreur-type dans les 4 traitements ou quadrats (N : naturel ; T : témoin ; H : Hediste ; S : Scrobiculaire). Les niveaux de significativité ont été obtenus par ANOVA et test de Tukey en référence au contrôle T_T ($p < 0,05$: *; $p < 0,01$: **; $p < 0,001$: *).**

Traitement	n	Q _N	Q _T	Q _H	Q _S
SITE 2 (le plus bas)					
24-25-26 février 2018					
Teneur en particules fines (< 0.63µm) content (%)	9	14.9 ± 4.09	13.0 ± 6.4	14.3 ± 6.4	14.7 ± 4.0
Teneur en eau (%)	9	24.7 ± 3.22	23.1 ± 0.7	23.8 ± 1.3	22.9 ± 1.2
Densité sèche (Csed: kg m ⁻³)	9	1611.8 ± 89.86	1644.1 ± 18.6	1626.2 ± 35.3	1650.2 ± 31.0
2-3-4 octobre 2018					
Teneur en particules fines (< 0.63µm) content (%)	9	30.7 ± 4.2	29.7 ± 4.5	30.7 ± 3.5	22.9 ± 2.9*
Teneur en eau (%)	9	43.2 ± 2.5	41.42 ± 3.1	41.4 ± 2.6	36.4 ± 1.6*
Densité sèche (Csed: kg m ⁻³)	9	1237.9 ± 39.0	1266.1 ± 49.0	1266.8 ± 42.8	1349.4 ± 30.3*
SITE 1 (le plus haut)					
27-28 février et 1 ^{er} mars 2018					
Teneur en particules fines (< 0.63µm) content (%)	9	26.8 ± 19.5	32.3 ± 22.5	24.0 ± 19.3	26.7 ± 39.5
Teneur en eau (%)	9	30,4 ± 0.6	38,3 ± 1.1	32,5 ± 0.5	34,9 ± 0.8
Densité sèche (Csed: kg m ⁻³)	9	1483. ± 0 5.7	1319.8 ± 4.2	1428.8 ± 3.4	1385.5 ± 4.8
5-6-7 octobre 2018					
Teneur en particules fines (< 0.63µm) content (%)	9	32.4 ± 4.5	40.7 ± 3.5	30.4 ± 4.5**	29.3 ± 8.5**
Teneur en eau (%)	9	44.2 ± 5.0	48.3 ± 2.5	47.4 ± 2.0	43.4 ± 5.6
Densité sèche (Csed: kg m ⁻³)	9	1228.3 ± 77.7	1163.9 ± 34.6	1175.9 ± 28.3	1239.9 ± 85.5

L'évolution du niveau altimétrique (Fig. 6) relevé dans les quadrats ($n=48$ dans chaque unité expérimentale) a montré une accumulation de particules sédimentaires en février (en moyenne $+0,7 \pm 0,6$ cm pour tous les traitements et sites) tandis qu'en octobre, tous les traitements ont montré une érosion des sédiments (en moyenne $-1,63 \pm 1,65$ cm). De plus, pour chaque site, le traitement QH a montré une accumulation de sédiments significativement plus élevée en février (en moyenne $+1,2 \pm 0,5$ cm pour les deux sites) et le traitement QS a montré une érosion significativement plus élevée en octobre (en moyenne $-3,51 \pm 2,3$ cm pour les deux sites ; Fig. 6).

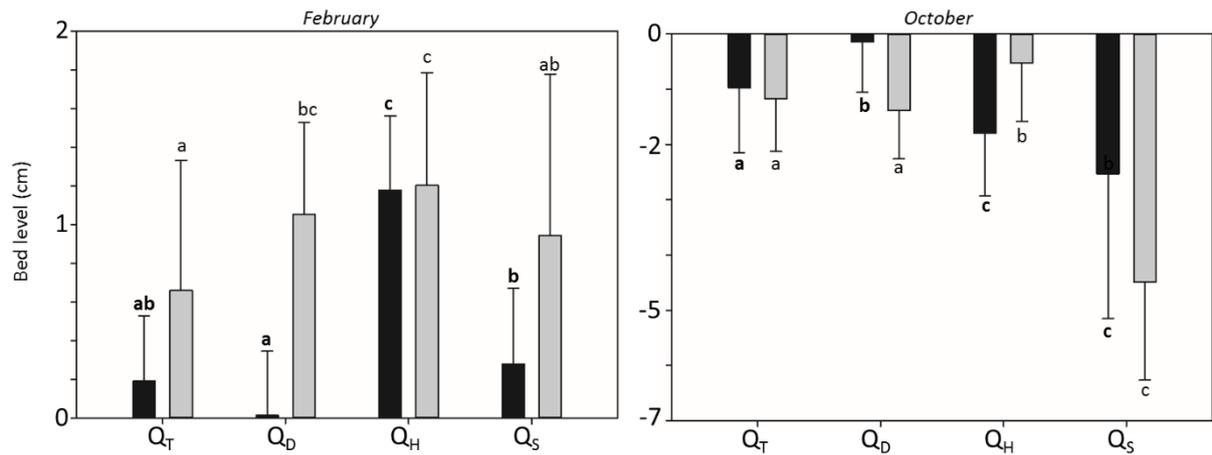


Figure 6 : Variation des valeurs de niveau altimétrique dans les quadrats (cm) en février (graphique de gauche) et octobre (graphique de droite) en fonction du site de prélèvement (site 1 en noir et site 2 en gris) et des différents traitements considérés (QT, QD, QH et QS).

Il semble que la variation des paramètres physico-chimiques à l'échelle saisonnière joue un rôle sur la stabilité des sédiments puisque nous avons observé une accumulation de sédiments sur tous les traitements en février alors que tous ont montré une érosion en octobre. Ce résultat s'explique aisément par la dynamique hydrosédimentaire de la Seine puisqu'en hiver, le fort débit fluvial transporte les sédiments en suspension, retenus dans la zone de turbidité maximale (MTZ), en aval à l'embouchure de l'estuaire et jusqu'aux vasières. A l'inverse, en été, avec les faibles débits de la rivière, les particules sédimentaires en suspension sont retenues plus en amont dans le MTZ. Ainsi, ce résultat permet d'affirmer que la saison hivernale est propice à la recharge des sédiments des vasières, alors que la saison estivale est propice aux rejets de ces derniers. Ce phénomène de recharge des particules de sédiments pendant la saison hivernale a conduit à un changement des valeurs granulométriques des sites, avec des sédiments plus fins observés en octobre et une similitude des caractéristiques des sédiments entre les sites pendant la saison estivale.

Principales conclusions :

- ✓ Les paramètres sédimentaires varient de manière saisonnière entre les deux sites étudiés, avec des sédiments plus fins au niveau du site 1 qu'au niveau du site 2 en hiver uniquement et des caractéristiques comparables en été.
- ✓ L'accumulation de sédiments provenant de l'amont de l'estuaire durant la saison hivernale et le rejet de ces derniers pendant l'été peuvent expliquer les variations d'érosion/dépôt observées à l'échelle saisonnière.
- ✓ L'impact des ingénieurs d'écosystèmes sur l'érodabilité des sédiments et l'élévation sédimentaire est très prononcé sur cette vasière et en particulier le rôle biostabilisateur du ver *Hediste* en hiver comme en été, ainsi que le rôle déstabilisateur du bivalve *Scrobicularia* en été.

1.2.3 Variations des paramètres microphytobenthiques

La chl a mesurée sur les différents traitements a montré une différence saisonnière significative (Kruskall-Wallis : $p < 0,001$) entre les périodes d'échantillonnage avec en moyenne

2,8 ± 0,4 µg gPS⁻¹ en février et 5,8 ± 1,2 µg gPS⁻¹ en octobre (Fig. 7). En février, des chl a plus élevées sur le site 1 (2,9 ± 0,4 µg gPS⁻¹) que sur le site 2 (2,6 ± 0,5 µg gPS⁻¹) ont été enregistrées et aucun effet du traitement n'a été détecté pour les deux sites (Kruskall-Wallis : p > 0,05). En octobre, aucune différence significative n'a été observée entre les sites (ANOVA : p > 0,05).

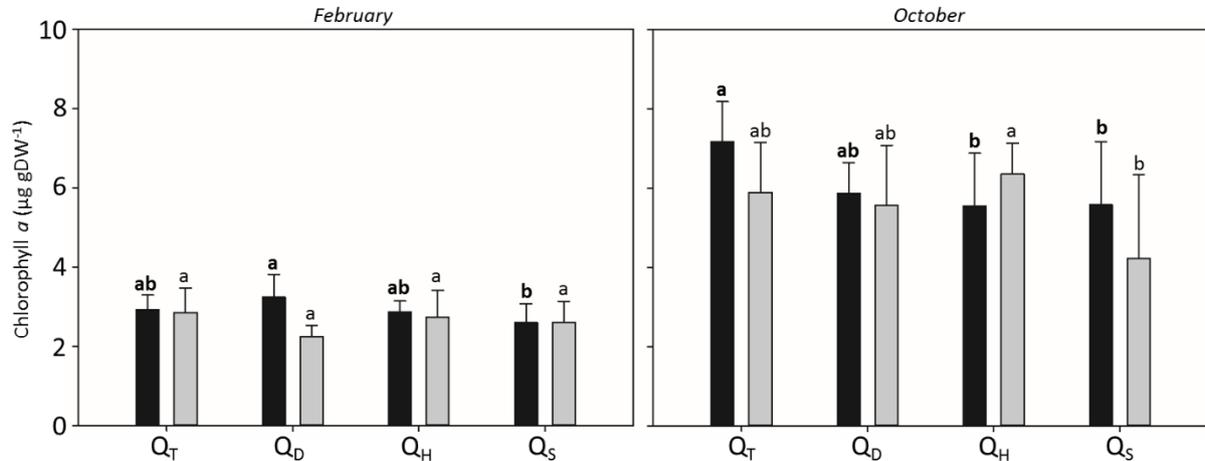


Figure 7 : Variation des valeurs de chlorophylle a (µgchl a gPS⁻¹) en février (graphique de gauche) et octobre (graphique de droite) en fonction du site de prélèvement (site 1 en noir et site 2 en gris) et des différents traitements (QT, QD, QH et QS).

En février, aucune différence significative n'a été observée en ce qui concerne l'effet des traitements (ensemencement en faune). Cependant, sur le site 1 en octobre, le traitement QT (7,2 ± 0,8 µg gPS⁻¹) a montré des valeurs de chl a significativement plus élevées (Tukey : p < 0,05) que le traitement QH (5,5 ± 1,1 µg gPS⁻¹) et QS (5,6 ± 1,3 µg gPS⁻¹). Sur le site 2, le traitement QS (4,2 ± 2,1 µg gPS⁻¹) a montré des valeurs de chl a significativement plus faibles (Tukey : p < 0,05) que le traitement QH (6,4 ± 0,8 µg gPS⁻¹), ce qui indique l'impact de la consommation herbivore exercée par ces bivalves en début d'automne, au moment où l'activité de la faune est la plus forte en termes d'activité métabolique (Brey, 2001).

D'une saison à l'autre, le principal facteur de variabilité semble être lié à la température qui a montré une différence d'une quinzaine de degrés entre février et octobre alors que l'intensité lumineuse était moins différente et surtout plus forte en février, sans doute à cause des aléas météorologiques (valeurs moyenne de 1650 µmol de photons m⁻² s⁻¹ en février pendant l'exondation à coefficient de 50 environ et 950 µmol photons m⁻² s⁻¹ en octobre dans les mêmes conditions). Cette différence de température semble donc à l'origine d'une baisse de la croissance des biofilms microphytobenthiques conduisant à un niveau de biomasse 2 fois plus faible en février qu'en octobre. En effet, à basse température, une diminution de l'activité photosynthétique a été très souvent observée et le facteur thermique est identifié comme le facteur le plus déterminant à une échelle saisonnière et globale pour faire varier les taux de croissance des diatomées benthiques (Falkowski et al., 1992 ; Blanchard et al, 1996, Guarini et al., 2000 ; Savelli et al. 2018).

Aucune différence significative pour les différents paramètres photosynthétiques – rendement quantique maximal de fluorescence (F_v/F_M), efficacité photosynthétique maximale, irradiance optimale pour la photosynthèse (E_{opt} ; photons µmol m⁻² s⁻¹) et taux relatif de transport d'électrons maximal (rETR_{max}; unité rel.) – n'a été observée entre les traitements et donc en fonction du type de bioturbation (Fig. 8). En février, les valeurs de l'ensemble des

paramètres photosynthétiques sont apparues significativement plus faibles au niveau du site 1 par rapport au site 2. Au mois d'octobre, le site 2 a montré des valeurs significativement plus élevées de l'efficacité photosynthétique maximale (Fig. 8C) par rapport au site 1. Pour les trois autres paramètres mesurés, aucune différence significative n'a été observée entre les sites début octobre (Figs. 8A, B et D).

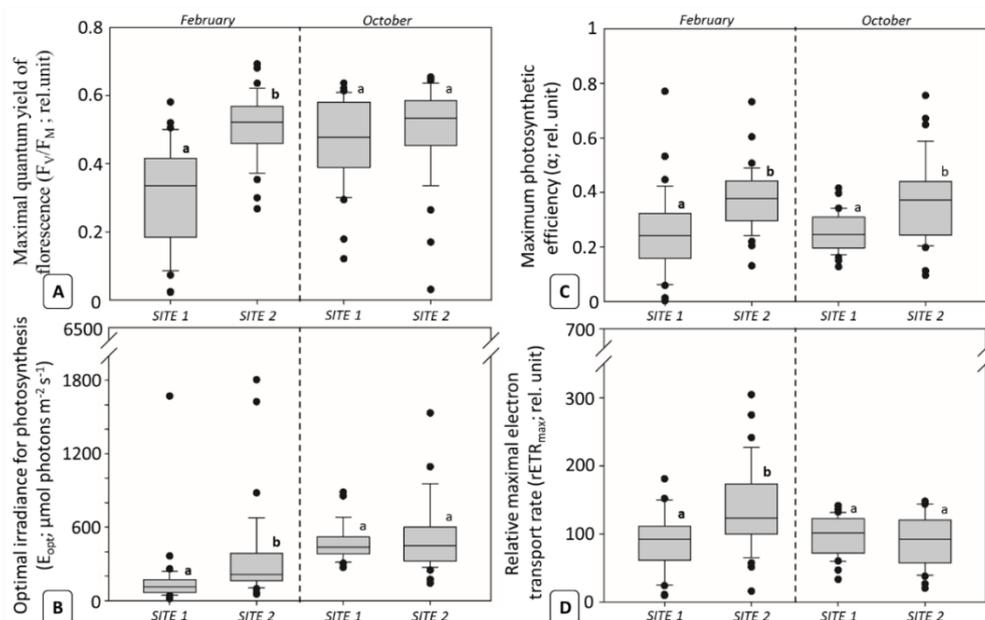


Figure 8 : Variation (A) du rendement quantique maximal de fluorescence (F_v/F_M ; unité relative); (B) de l'efficacité photosynthétique maximale (α , unité relative); (C) de l'irradiance optimale pour la photosynthèse (E_{opt} ; $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et (D) du taux de transport d'électrons maximal relatif ($rETR_{max}$; unité rel.). Les graphiques présentent les résultats des campagnes de février (à gauche) et octobre (à droite) en fonction du site d'échantillonnage (sites 1 et 2) et en considérant tous les traitements (QT, QD, QH et QS).

Le rapport F_v/F_M représente un indice de l'état physiologique des cellules chlorophylliennes. Un bon état physiologique est caractérisé par des valeurs comprises entre 0,5 et 0,6. Cet indice reflète tout d'abord un effet des conditions de température et lumière avec des valeurs plus faibles en février qu'en octobre ce qui est particulièrement le cas sur le site 1. La productivité des microalgues benthiques semble donc être plus élevée en octobre qu'en février. Le rapport F_v/F_M était plus faible dans les sites vaseux ($0,31 \pm 0,13$) que dans les sites sableux ($0,51 \pm 0,07$), ce qui ne va pas dans le sens d'un impact d'une limitation en sels nutritifs, qui sont généralement plus concentrés dans les sédiments cohésifs superficiels. Nous évoquons comme hypothèse un stress qui serait plus élevé sur le site 1 (le plus vaseux) qui pourrait s'expliquer par la plus forte présence d'une faune prédatrice à cette saison, en particulier le bivalve *Scrobicularia plana* (voir section 1.2.5). En effet, les biofilms de microphytobenthos soumis à un niveau de prédation très élevé par des scrobiculaires finissent par éprouver des difficultés physiologiques car le biofilm doit être reconstruit à chaque marée basse et les microalgues doivent épuiser une grande partie de leur énergie (excrétion d'EPS) à regagner la surface exposée à la lumière par migration, à cause des couches de pseudofécès rejetés continuellement à la surface du sédiment pendant les phases d'exondation (Hughes, 1969). Le remaniement sédimentaire très efficace pour *Scrobicularia* (voir chapitre 2) disperserait les diatomées sur des épaisseurs de plusieurs centimètres voire dizaines de centimètres. Cette différence entre site 1 et site 2 ne s'est pas retrouvée en octobre car les conditions étaient globalement plus optimales pour la bonne santé des microalgues.

Nous émettons donc l'hypothèse que l'environnement vaseux en février était plus impacté par la prédation et moins favorable au développement de biofilms microphytobenthiques.

De même, en moyenne, l'efficacité photosynthétique (α) était 35% plus faible, l'irradiance optimale (E_{opt}) 52% plus faible, et le taux de transport d'électrons maximal relatif ($rETR_{max}$) de 28% plus faible sur site vaseux (site 1) que sur le site un peu plus sableux (site 2). Les valeurs plus faibles au niveau du site 1 suggèrent des conditions stressantes dans un environnement vaseux, bien que cela n'ait pas été observé pendant l'échantillonnage d'octobre lorsque les conditions sédimentaires étaient similaires. La combinaison d'un site vaseux avec des conditions environnementales hivernales, et une forte pression de prédation par broutage semble donc être responsable de ces faibles valeurs. En effet, les milieux vaseux présentaient une teneur en eau plus élevée (teneur en eau sur le site 1 = $36,2 \pm 4,9\%$) et, compte tenu des températures observées en février, auraient pu être plus sensibles au gel que l'environnement sableux (teneur en eau sur le site 2 = $23,4 \pm 1,4\%$). De plus, la structure sédimentaire, plus cohésive sur le site 1, limiterait la pénétration de la lumière et la profondeur de la couche euphotique au dessous de l'interface eau-sédiment, ce qui limiterait donc également la photosynthèse (Kuhl et al., 1994 ; Morelle et al, 2018a).

Les paramètres photosynthétiques et leurs variations spatio-temporelles ont été analysés sur cette vasière et dans les différents traitements sans avoir cherché à faire le lien avec le détail de la composition plurispécifique des microalgues au sein des biofilms microphytobenthiques. Nous avons donc cherché à estimer les fonctions écologiques globales (comme les taux photosynthétiques), mais sans faire le lien diversité-fonction dans cette étude. Il s'agit d'une limite à notre étude expérimentale de terrain et il serait pertinent de chercher à analyser finement la diversité fonctionnelle, mais ces traits de vie doivent varier à toutes les échelles de temps imbriquées de manière complexe. Cela n'empêche pas, dans une approche globale, de chercher à caractériser les indicateurs généraux de santé photobiologique de ces biofilms et de quantifier les grandes fonctions afin de les interpréter en fonction des facteurs écologiques, ce que nous proposons de faire dans les paragraphes suivants. Des études ont montré que, même s'il existe des successions écologiques en termes de dominance d'espèce dans les biofilms microphytobenthiques, le rôle de la diversité spécifique des diatomées benthiques ne joue qu'un rôle mineur en termes de production primaire (Hautbois et al 2005).

Les concentrations en glucides et protéines des EPS ont été mesurées. 30,4% des EPS glucidiques étaient colloïdaux, le reste étant soit lié ou interne aux cellules (Fig. 9). Concernant les EPS protéiques, les composés colloïdaux représentaient en moyenne 28,1% en février et 40,7% en octobre par rapport aux liés et internes. Peu de différences de concentrations en EPS ont été observées entre les traitements. Pour les EPS glucidiques, seule une différence significative a été observée en octobre sur le site 2, avec des concentrations inférieures pour le traitement QH par rapport à QS et QD. De même, pour les EPS protéiques, seule une différence significative a été observée en février sur le site 1 où les concentrations pour le QD étaient plus élevées que celles du traitement QS et QH. Les concentrations en EPS glucidiques montrent par contre des valeurs significativement plus élevées ($p < 0,001$) en octobre ($280,2 \pm 27,3 \mu\text{g gPS}^{-1}$ pour le site 1 et $255,9 \pm 20,5 \mu\text{g gPS}^{-1}$ pour le site 2) qu'en février ($87,9 \pm 18,6 \mu\text{g gPS}^{-1}$ pour le site 1 et $67,6 \pm 19,4 \mu\text{g gPS}^{-1}$ pour le site 2 ; Fig. 9). Les concentrations en protéines des EPS révèlent une dynamique saisonnière inverse avec des valeurs significativement plus élevées ($p < 0,001$) en février ($13,1 \pm 2,1 \mu\text{g gPS}^{-1}$ pour le site 1



et $10 \pm 1 \mu\text{g gPS}^{-1}$ pour le site 2) qu'en octobre ($6,3 \pm 0,9 \mu\text{g gPS}^{-1}$ pour le site 1 et $6 \pm 1,2 \mu\text{g gPS}^{-1}$ pour le site 2 ; Fig. 9).

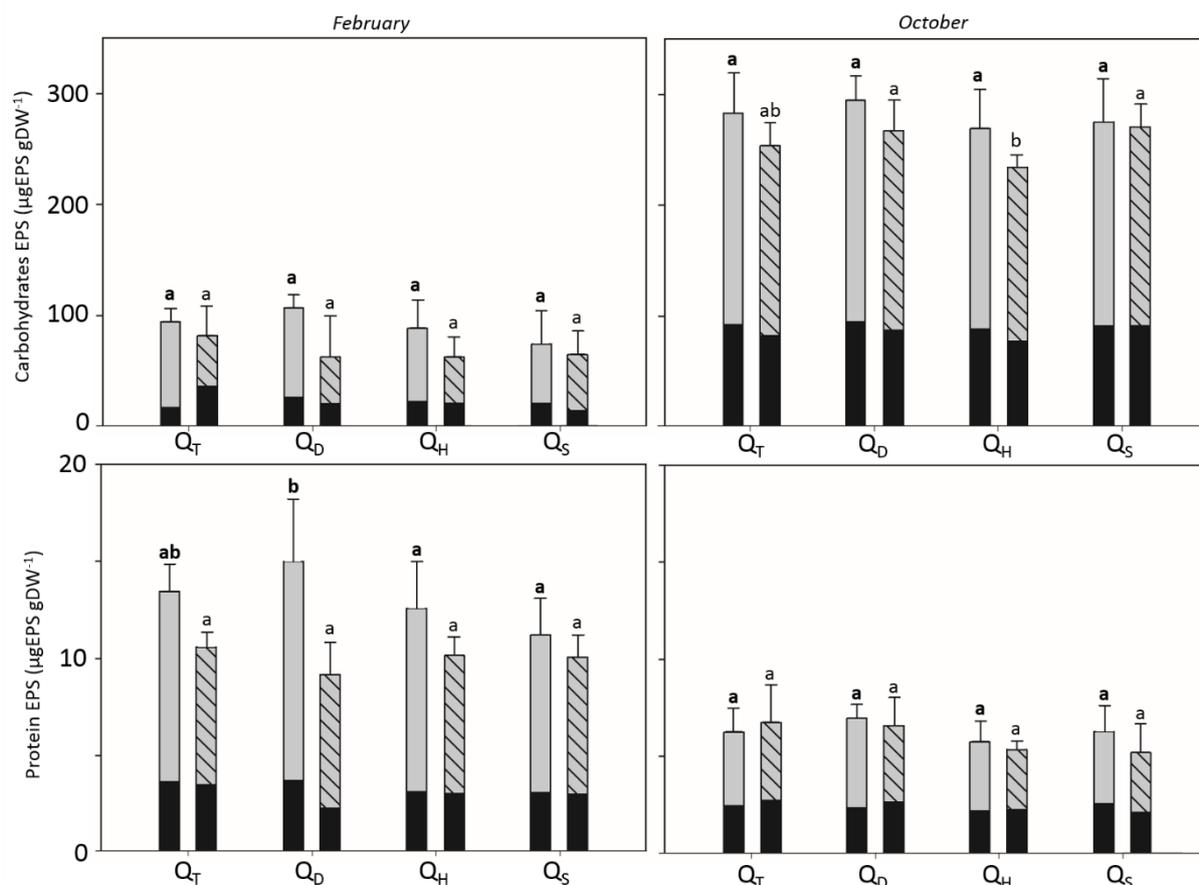


Figure 9 : Variation des concentrations en glucides ($\mu\text{g gPS}^{-1}$; en haut) et en protéines des EPS ($\mu\text{g gPS}^{-1}$; en bas) en février (à gauche) et octobre (à droite) en fonction du site de prélèvement (site 1 non hachuré et site 2 en hachuré site 2) en tenant compte de tous les différents traitements (QN, QT, QD, QH et QS). Les EPS colloïdaux étaient représentés en noir tandis que les EPS liés et internes étaient représentés en gris.

La plus grande concentration d'EPS protéiques en février est une bonne illustration du stress causé par les conditions environnementales hivernales. Il est probable que les concentrations d'EPS protéiques reflètent un mélange d'EPS internes et sécrétées. D'une part, de fortes lyses cellulaires auraient pu se produire en raison des conditions environnementales conduisant à la dispersion des protéines internes, en particulier pendant la marée basse nocturne avec des épisodes de gel à la surface des sédiments et des températures atteignant $-5 \text{ }^\circ\text{C}$. D'autre part, ces teneurs élevées en protéines pourraient indiquer les premières phases de colonisation d'un nouveau biofilm en favorisant l'attachement cellulaire (Orvain et al., 2014) et / ou jouer un rôle dans la protection des enzymes de la désactivation thermique.

La concentration plus élevée d'EPS glucidiques mesurée en octobre illustre quant à elle de meilleures conditions de croissance et une activité microphytobenthique liée à la photosynthèse. En effet, il apparaît qu'une grande partie du carbone fixé lors du processus de photosynthèse est excrétée sous forme de glucides extracellulaires et que les concentrations en glucide sont positivement corrélées avec les quantités de chlorophylle *a* dans les sédiments ($p < 0,001$; $r = +0,76$), comme précédemment observé dans la littérature (De Brouwer & Stal, 2001). Ce résultat confirme qu'en octobre le biofilm de microphytobenthos était

photosynthétiquement actif et qu'il joue un rôle clef en tant que producteur primaire disponible comme ressource trophique pour la faune et les procaryotes (Middelburg et al., 2000).

Principales conclusions :

- ✓ Les variables microphytobenthiques sont fortement influencés par la saison en particulier la biomasse de chla et les concentrations en EPS. Les mesures au PAM (et en particulier celles des rendements photosynthétiques) montrent une tendance saisonnière similaire mais uniquement sur le site le plus haut sur la vasière.
- ✓ En hiver, les sédiments vaseux, plus cohésifs avec une plus forte teneur en eaux et exondés plus longtemps limitent d'autant plus la photosynthèse et le développement du microphytobenthos par rapport aux sédiments plus sableux en raison des conditions environnementales.
- ✓ Le biofilm microphytobenthique est actif en octobre et disponible comme ressource trophique. En hiver, il est productif mais les températures froides sont plus stressantes et ralentissent la croissance des biofilms microphytobenthiques.
- ✓ Les bioturbateurs n'ont pas d'effet majeur sur les paramètres microphytobenthiques photosynthétiques, mais jouent un rôle sur la biomasse de ces biofilms.

1.2.4 Variations des paramètres biogéochimiques et microbiologiques

1.2.4.1. pH et sels nutritifs

Le pH des sédiments de surface des carottes prélevées en février 2018 varie entre 7,3 et 7,5 pour les deux sites de prélèvement (Fig. 10). Au niveau du site 1, le profil de pH varie peu avec la profondeur, suggérant une faible dégradation de la MO. A l'inverse, le pH diminue avec la profondeur au niveau du site 2, probablement en lien avec une plus forte dégradation et minéralisation de la MO.

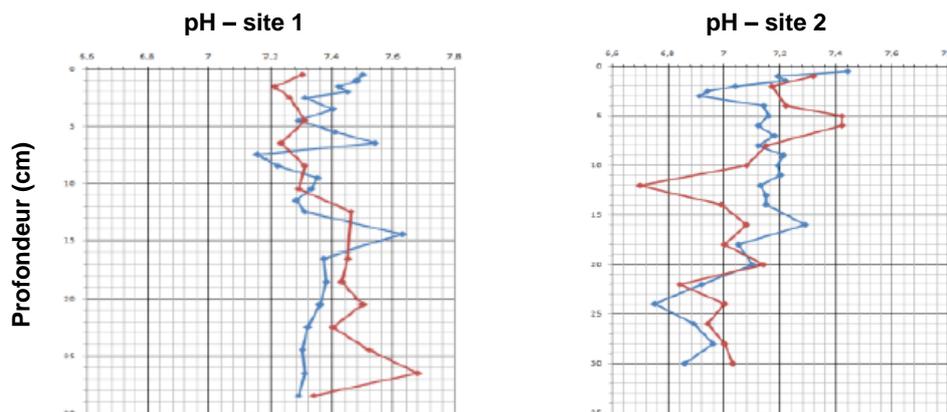


Figure 10 : Profils de pH dans le sédiment naturel en fonction de la profondeur (février 2018).

Les profils des sels nutritifs (C, N et P) dans l'eau interstitielle ont été mesurés à l'aide de dialyseurs et montrent des variations spatiales et/ou temporelles qui diffèrent selon l'élément nutritif considéré :

Pour le carbone organique dissous (COD ; Fig. 11), il apparaît de fortes variations de concentrations entre les deux saisons étudiées. Ainsi, les concentrations à l'interface eau-sédiment ne dépassent pas 10 mg/L en hiver, alors qu'elles peuvent atteindre 60 à 80 mg/L en été. Ceci pourrait s'expliquer par la plus forte production primaire en été, avec des teneurs en MO (et donc en COD) plus élevées dans la colonne d'eau et les sédiments de surface. De plus, les taux de reminéralisation augmentent avec la température (loi d'Arrhénius), faisant probablement augmenter les concentrations en COD.

Les valeurs de COD varient également spatialement en été et apparaissent plus élevées à l'interface eau-sédiment au niveau du site 1 par rapport au site 2. Ces différences doivent cependant être interprétées avec précaution, car l'on observe également une forte variabilité des teneurs en COD pour un site et une saison donnée entre les dialyseurs servant de répliqués. Les plus fortes valeurs de COD au niveau du site 1 ont en particulier été obtenues pour seulement l'un des dialyseurs. La question de la représentativité de l'échantillonnage dans ce cas particulier peut être discutable puisque seuls 3 dialyseurs ont été prélevés (alors que le nombre de carottiers utilisés pour l'analyse des eaux porales étaient plus élevés au sein des différents quadrats). Les teneurs en COD tendent par ailleurs à augmenter avec la profondeur du sédiment dans les dialyseurs.

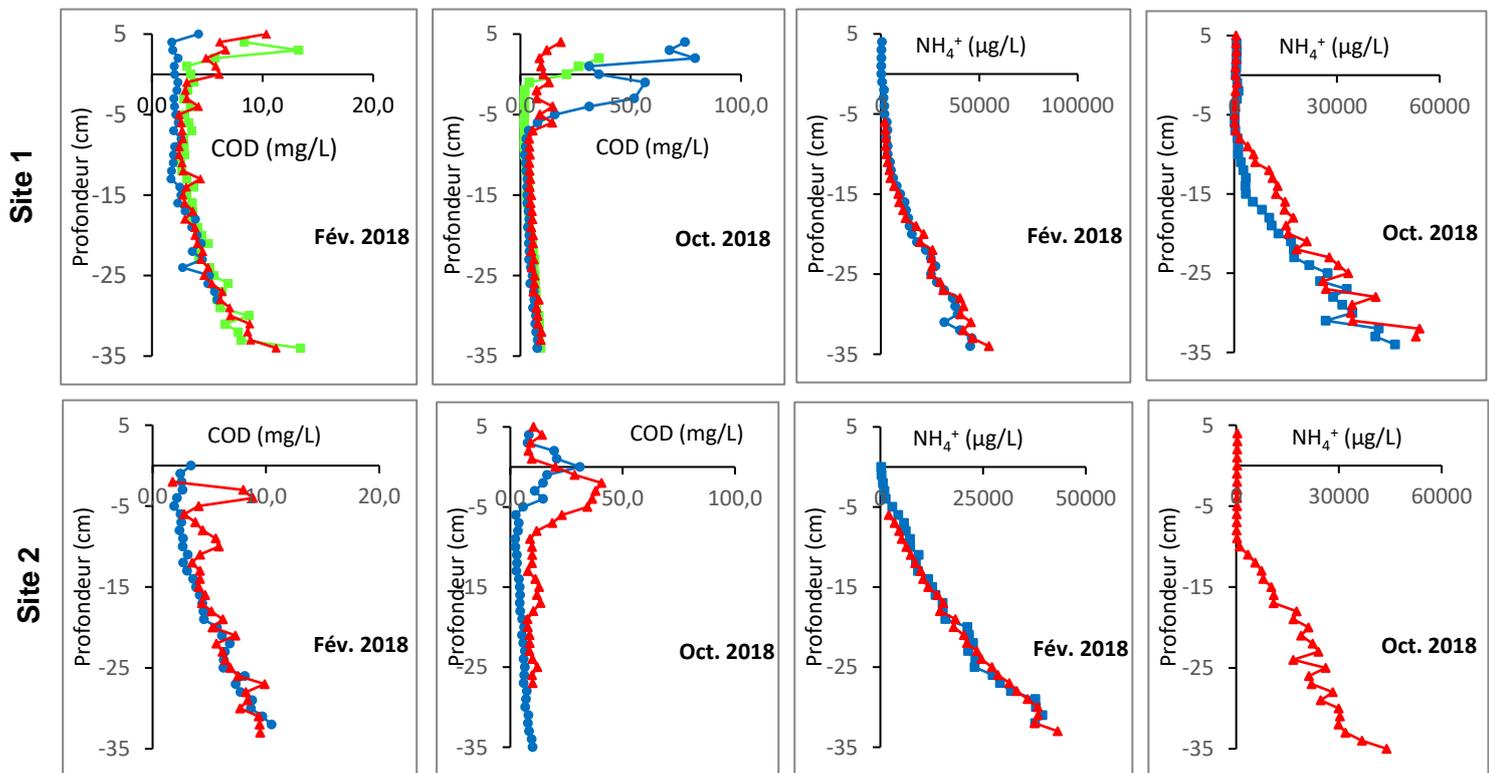


Figure 11 : Profils verticaux du carbone organique dissous (COD) et de l'ammonium en février et octobre 2018 pour les sites 1 (haut) et 2 (bas). Chaque courbe représente les données issues d'un dialyseur.

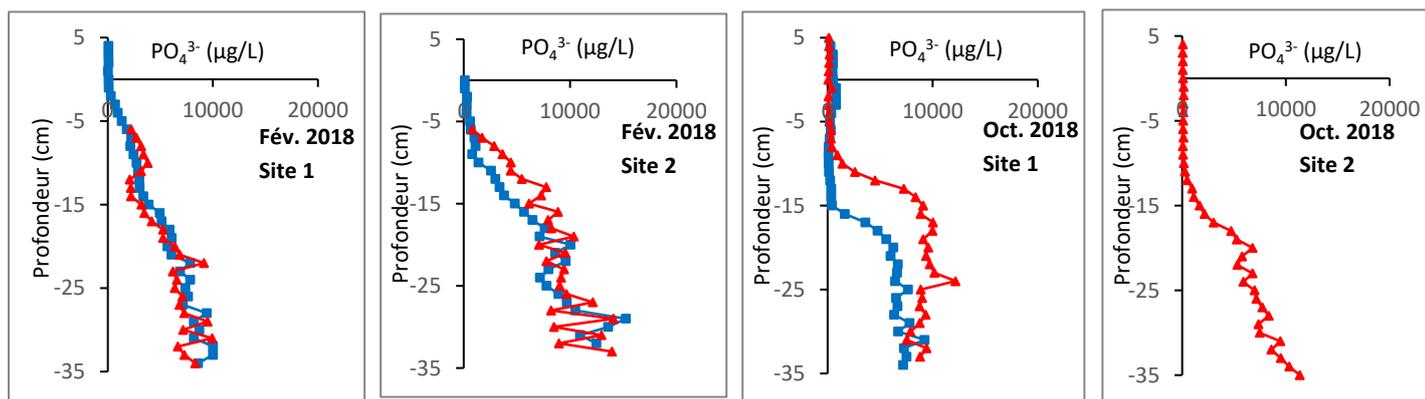


Figure 12 : Profils verticaux des phosphates en février et octobre 2018 pour les sites 1 et 2. Chaque courbe représente les données issues d'un dialyseur.

Les profils de concentration en NH_4^+ (Fig. 11) varient nettement avec la profondeur. Ainsi, pour les 2 sites et les 2 saisons, apparaissent des gradients de concentration réguliers à partir de 10-15 cm sous l'interface du sédiment jusqu'à -35 cm (profondeur maximale étudiée avec les dialyseurs). Les profils montrent des valeurs faibles et sans gradient dans les 1^{ers} centimètres. Les concentrations en NH_4^+ atteignent 40 mg/L à cette profondeur. Les concentrations en NH_4^+ sur les 5 à 10 premiers centimètres de sédiment sont très faibles, comme classiquement dans les estuaires macrotidaux. Les ordres de grandeur des concentrations en NH_4^+ et l'allure des profils sont comparables à ceux précédemment observés sur la vasière d'embouchure (Bally, 2003; Vennin, 2018).

Pour le phosphate (PO_4^{2-} ; Fig. 12), les profils de concentration avec la profondeur ressemblent à ceux de l'ammonium avec de faibles valeurs dans la colonne d'eau et les 10 premiers centimètres de sédiment (pas de gradient dans les 10 premiers centimètres). Le gradient de concentration n'apparaît qu'à cette profondeur pour atteindre des concentrations de l'ordre de 10 mg/L à -35 cm. Il n'existe pas de variation temporelle été-hiver marquée pour cet élément.

Une étude plus détaillée des formes du phosphore dans le sédiment par fractionnement chimique a été réalisée. Ces mesures permettent de connaître la mobilité du phosphore piégé dans les sédiments. Les données obtenues servent à alimenter le modèle de diagenèse précoce basé sur les fractions de P avec des taux de reminéralisation différents.

Le phosphore total est 4 fois plus abondant dans les sédiments profonds que dans ceux de surface (Fig. 13), à l'inverse des tendances habituellement observées, avec des concentrations plus élevées en surface en lien avec les apports de P de la colonne d'eau. La forme de P la plus abondante est la fraction P-FeOOH, ce qui traduit une mobilité potentielle importante pour le P. En effet, lors d'une baisse du potentiel redox, les hydroxydes de fer (FeOOH) seront réduits (redox = -200 mV) et les phosphates associés seront relargués. La seconde forme de phosphore la plus représentée est celle liée au carbonate de Calcium (P-CaCO₃) ; cette forme a une mobilité potentielle lors de la baisse du pH (Fig. 13). Deux formes de phosphore liées à la MO sédimentaire ont été détectées, en plus faible quantité : (i) l'ASOP (Acid Soluble Organic P), forme organique biodégradable) et (ii) le ROP (Residual Organic P), forme réfractaire qui va constituer un puits de P organique.

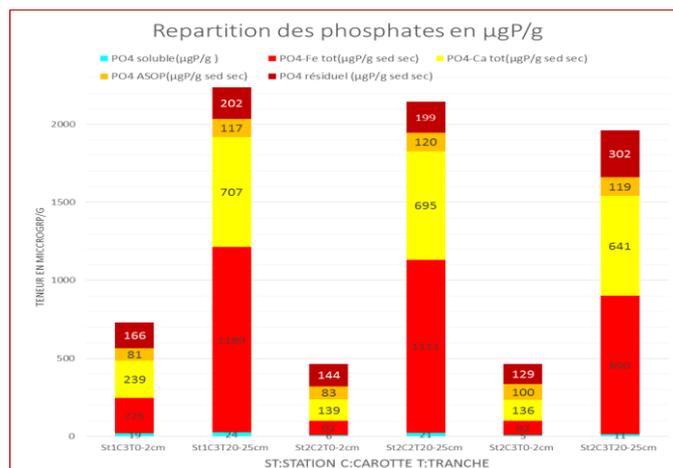


Figure 13 : Formes du P dans les sédiments de surface (0-2 cm) et profonds (20-25 cm) des sites 1 et 2 prélevés en février 2018.

1.2.4.2. Matière organique sédimentaire (MOS)

La composition élémentaire (carbone organique et N) et isotopique des sédiments de surface (0-1 cm) et profonds (7,5-10 cm) a été déterminée pour les sites 1 et 2 et l'ensemble des traitements en février et octobre 2018, et pour les échantillons prélevés hors traitement (suivi saisonnier) en juin et août 2018. Les analyses élémentaires montrent que la teneur en azote des différents sédiments est très faible (< 0,5%). Les teneurs en carbone organique (C_{org}) sont, elles, globalement comprises entre 0,5 et 3%, et généralement plus élevées en profondeur qu'en surface, indiquant une accumulation de C dans les sédiments profonds. Par ailleurs, en février, les concentrations en C_{org} sont globalement supérieures au niveau du site 1 (0,65 % en moyenne en surface) par rapport au site 2 (0,29 % en moyenne), en lien avec la nature plus sableuse du sédiment au site 2 (cf. paragraphe 1.3.1). Par contraste, les teneurs en C_{org} dans les sédiments prélevés en octobre 2018 au niveau des sites 1 et 2 sont du même ordre de grandeur (1,2 à 1,4 % en moyenne), en accord avec les granulométries comparables des différents échantillons.

Le $\delta^{13}C$ des sédiments est compris entre -24 et -28 ‰, valeurs caractéristiques des plantes terrestres ou du phytoplancton (Fig. 14). Par ailleurs, les valeurs en C/N des différents échantillons (7 à 12) semblent refléter une origine mixte (aquatique/terrigène) de la MOS. Cependant, ces valeurs sont très probablement faussées par les très faibles teneurs en N des sédiments. Les analyses élémentaires et isotopiques ne permettent donc pas de caractériser de manière univoque les sources de la MO sédimentaire dans les différents échantillons. Des analyses moléculaires ont été réalisées pour remédier à cela.

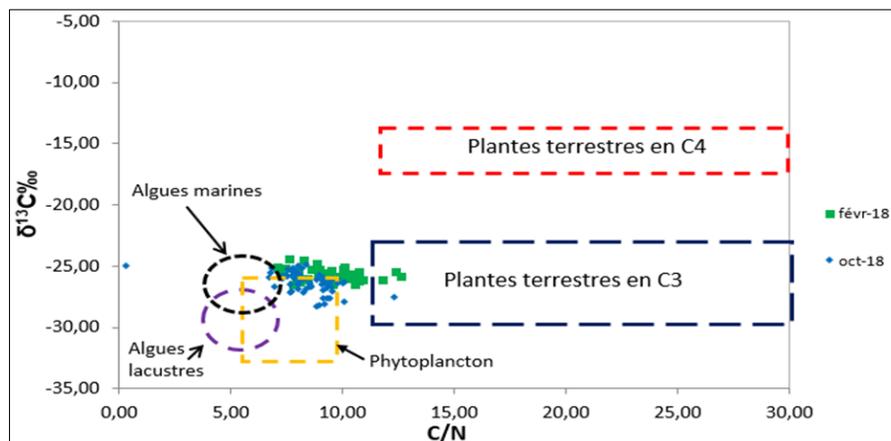


Figure 14 : Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et C/N de la MO sédimentaire pour les échantillons prélevés en février (vert) et octobre 2018 (bleu) et celles observées pour les différents types de MO dans la littérature (Meyers et al., 1997).

L'abondance relative de certains constituants spécifiques de la MO, comme les *n*-alcanes et les *n*-alcools, peut en effet être utilisée pour caractériser les sources de la MO dans les environnements naturels. Ainsi, les végétaux terrestres sont principalement constitués (i) de *n*-alcanes à longues chaînes impaires ($\text{C}_{23}\text{-C}_{35}$), les homologues C_{27} , C_{29} et C_{31} étant prédominants (Bianchi et Canuel, 2011) et (ii) de *n*-alcools à longues chaînes paires ($\geq\text{C}_{20}$; Eglinton et Hamilton, 1967). Par contraste, les algues et les bactéries sont dominées par des *n*-alcanes à courtes chaînes impaires (principalement C_{15} , C_{17} , C_{19}) et des *n*-alcools à courtes chaînes ($\text{C}_{12}\text{-C}_{18}$). Les macrophytes submergés ont une composition intermédiaire, avec une prédominance des *n*-alcanes en C_{21} , C_{23} et C_{25} (Bianchi et Canuel, 2011). L'abondance relative des *n*-alcanes en C_{27} , C_{29} et C_{31} par rapport à celle des *n*-alcanes à chaînes impaires ($\text{C}_{15}\text{-C}_{31}$) est utilisée comme indicateur de la MO terrigène. De la même manière, l'abondance relative des *n*-alcools à longues chaînes ($\geq\text{C}_{20}$) par rapport à l'ensemble des *n*-alcools (homologues à courtes chaînes ($\text{C}_{12}\text{-C}_{18}$) et longues chaînes) servira à estimer la proportion de MO terrigène par rapport à celle d'origine aquatique (algale/bactérienne ; e.g. Vonk et al., 2008).

Dans les sédiments de la vasière Nord, la proportion de *n*-alcanes à longues chaînes ($>\text{C}_{27}$) est supérieure à 50 % dans l'ensemble des sédiments de surface, quels que soient le site, le traitement et la saison (Fig. 15). De même, la proportion des *n*-alcools à longues chaînes ($\geq\text{C}_{20}$) est largement supérieure à celle des homologues à courtes chaînes dans tous les échantillons (Fig. 16). Cela suggère que ces composés sont principalement d'origine terrigène (Bianchi et Canuel, 2011), en accord avec la composition isotopique en ^{13}C de la MO sédimentaire (-25 à -29 ‰ ; Fig. 14).

La comparaison de la composition moléculaire de la MOS dans les différents quadrats n'a pas révélé de différence majeure, et ce quelle que soit la saison, que ce soit pour les *n*-alcanes ou les *n*-alcools (Figs. 15 et 16). L'influence des bioturbateurs sur la qualité de la MO n'est donc pas directement visible, mais pas nécessairement inexistante. On peut supposer que la MO planctonique et/ou microphytobenthique est formée en faible quantité et rapidement consommée à la surface du sédiment, expliquant pourquoi les molécules d'origine terrigène sont majoritairement détectées dans les différents échantillons. Ces résultats sont en accord avec le fait que la MO terrigène est généralement considérée comme réfractaire et bien

préservée dans les sédiments, à l'inverse des composés produits *in situ*, considérés comme labiles et donc naturellement moins abondants (e.g. Burdige, 2007).

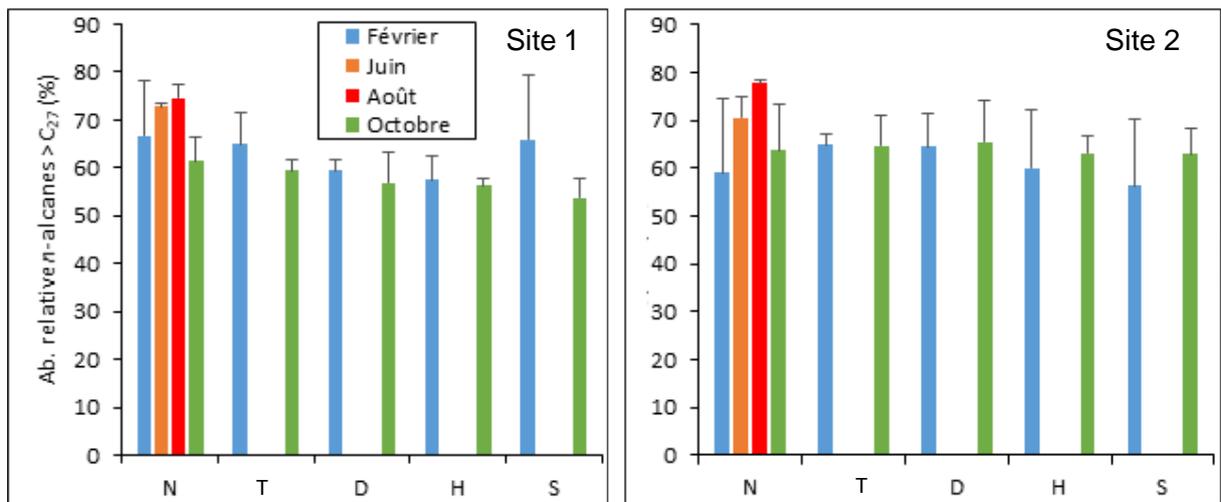


Figure 15 : Abondance relative des *n*-alcane à longues chaînes impaires (C₂₇-C₃₁) par rapport à l'ensemble des *n*-alcane impairs (C₁₅-C₃₁) dans les sédiments de surface (0-1 cm) des sites 1 (à gauche) et 2 (à droite) prélevés dans les différents quadrats (N : normal ; C : contrôle ; H : enrichi en *Hediste diversicolor* ; S : enrichi en *Scrobicularia plana* ; D : défauné).

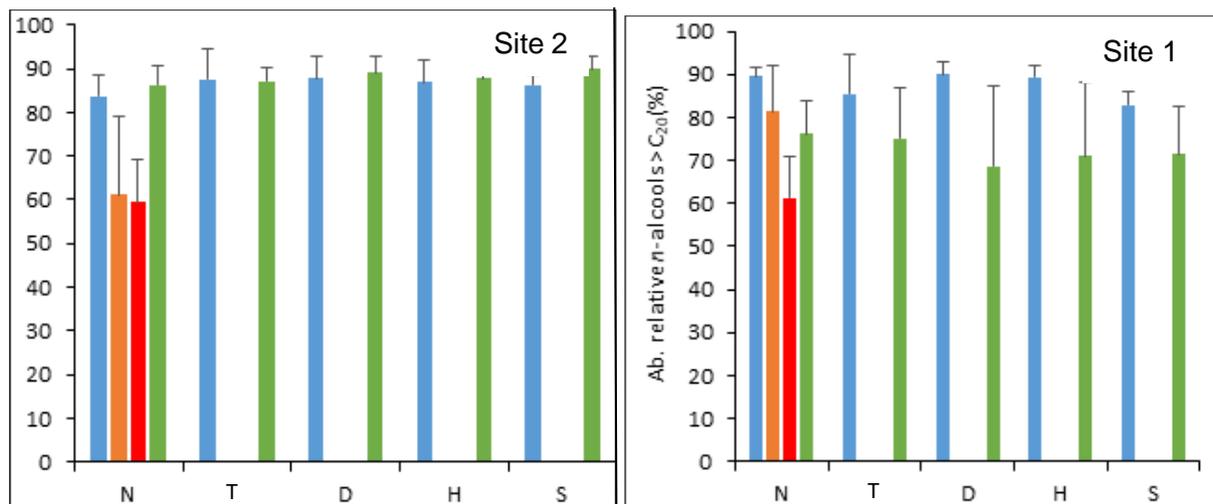


Figure 16 : Abondance relative des *n*-alcools à longues chaînes ($\geq C_{20}$) par rapport à l'ensemble des *n*-alcools (C₁₂-C₃₂) dans les sédiments de surface (0-1 cm) des sites 1 (gauche) et 2 (droite) prélevés dans les différents quadrats (N : normal ; T : témoin ; H : enrichi en *Hediste diversicolor* ; S : enrichi en *Scrobicularia plana* ; D : défauné).

Les analyses lipidiques ont par ailleurs révélé que la saison avait un effet direct sur la biogéochimie sédimentaire. Ainsi, l'abondance relative plus faible de *n*-alcools à longues chaînes en août (et dans une moindre mesure en juin en fonction des répliqués) suggère une diminution de la proportion de MOS terrigène en été, ce qui pourrait notamment s'expliquer par l'augmentation de la biomasse microphytobenthique, en particulier en août pour le site 2 (cf. ci-dessous, Fig. 23). Par ailleurs, nous avons observé que la teneur en lipides d'origine microbienne (tetraéthers produits par les archées et certaines bactéries) était nettement supérieure en octobre qu'en février 2018 (Fig. 17). Cela reflète la productivité microbienne plus élevée en saison estivale qu'hivernale, ce qui correspond à un effet global de la température (loi d'Arrhénius), mais peut-être aussi, indirectement, à une stimulation de la production

bactérienne par la plus forte production primaire microphytobenthique et leurs EPS soutenant les activités bactériennes (Mallet et al., 2014).

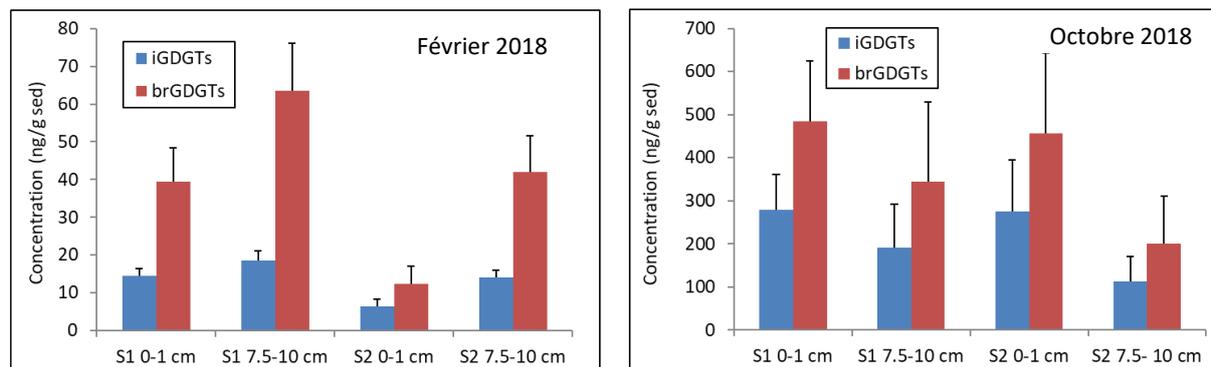


Figure 17 : Concentration en tétraéthers d'origine bactérienne (brGDGTs ; rouge) et archéenne (iGDGTs ; bleu) dans les sédiments de surface (0-1 cm) et profonds (7,5-10 cm) des sites 1 et 2 en février et octobre 2018.

1.2.4.3. Matière organique dissoute (MOD)

En parallèle des analyses réalisées sur la MOS, les propriétés optiques de la matière organique dissoute contenue dans les eaux interstitielles ont également été déterminées.

Les 78 spectres de fluorescence 3D obtenus pour les échantillons eaux porales, collectés à l'aide des rhizons à 6 niveaux de profondeur (cf. §1.1.2) du sédiment des traitements dit naturels (QN) lors des quatre campagnes de prélèvement, ont été décomposés par un traitement statistique multivarié (PARAFAC). 8 composants, avec des origines différentes, ont ainsi été déterminés (Fig. 18). Le premier composant (C1) correspond à un intermédiaire de transformation/ photodégradation de composés d'origine terrestre ou encore à un intermédiaire de production en présence d'autres composés (Murphy et al., 2006 ; Walker et al., 2009 ; Søndergaard et al., 2003). Le deuxième composant (C2) a été rapporté dans la littérature comme étant un composé d'origine terrestre dérivé de la lignine (Murphy et al., 2018) mais également comme étant un photoproduit du composant C3 (Lapierre et del Giorgio, 2014). Le troisième composant (C3) correspond à une production autochtone de matériel en lien avec l'activité biologique du milieu (Huguet et al., 2009 ; Murphy et al., 2014 ; Parlanti et al., 2000 ; Wünsch et al., 2017) et est observé dans les écosystèmes productifs (Osburn et al., 2018). Le quatrième composant (C4) est attribué à du matériel d'origine autochtone microbienne (Chen et al., 2017 ; Walker et al., 2009 ; Retelletti Brogi et al., 2019). Le cinquième composant (C5), moins connu, a été décrit comme un composé hautement photosensible (Lapierre et del Giorgio, 2014). Le sixième composant (C6) a été décrit comme un photoproduit et/ou un composé photo-réfractaire, principalement d'origine terrestre, et observé dans des eaux porales de sédiments (Chen et al., 2017 et 2018). Le composant 7 est attribué à de la MOD de type protéique et/ou fraîchement produite dans le milieu d'origine microbienne ou bactérienne (Catalá et al., 2016 ; Fellman et al., 2008) naturelle ou encore anthropique dans des milieux fortement anthropisés (Baker et al., 2004 ; Lambert et al., 2017). Quant au 8^{ème} composant (C8) il correspond à du matériel de type protéique libre, proche de la fluorescence de la tyrosine. Chen et al. (2017) ont montré des concentrations plus élevées de ce composant associées à la production primaire et à des flux benthiques dans les eaux porales de sédiments de rivières. D'autres travaux en milieu marin ont également montré une production de ce

composé dans le sédiment et des flux benthiques vers la colonne d'eau (Chen et al., 2016 et 2018).

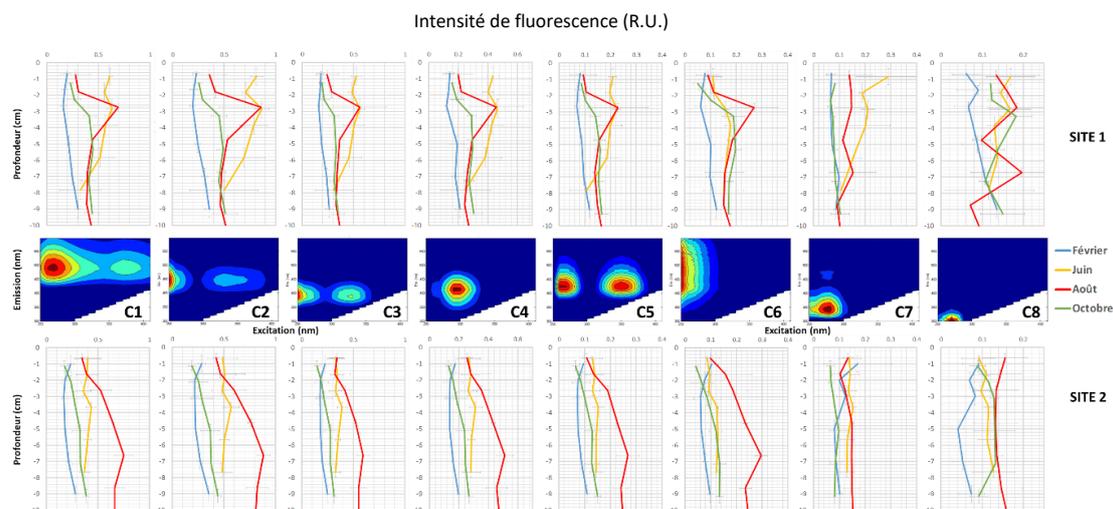


Figure 18 : Moyennes (n=3) des intensités de fluorescence (unités Raman) des 8 composants (C1 à C8) déterminés par PARAFAC en fonction de la profondeur pour les eaux porales des traitements naturels QN des quatre campagnes de prélèvement et pour les sites 1 (en haut) et 2 (en bas).

L'intensité de l'ensemble des composants varie fortement avec la saison, et est plus élevée au printemps/été qu'en automne/ hiver. Outre la saison, la distribution des différents composants est également dépendante de la profondeur et du site d'étude et donc de la granulométrie (plus ou moins sableuse ou vaseuse). Les variations des intensités de fluorescence sont particulièrement marquées au niveau du site 1. Les concentrations maximales sont globalement observées en juin pour le site 1 et en août pour le site 2. Pour le site 1, ces maximas d'intensité se retrouvent, pour les composants d'origine terrestre C1, C2 et C6, ainsi que pour les produits de transformation C3, C4 et probablement C5, dans les 5 premiers centimètres de sédiment en juin et ceci est particulièrement prononcé à 3 cm de profondeur au mois d'août. Cette zone de concentration maximale pour ces composants est décalée à 6-7 cm de profondeur pour le site 2 au mois d'août. Le composant C7 de type protéique généralement associé à l'activité bactérienne dans le milieu, montre très peu de variation d'intensité avec la profondeur sauf en juin où on observe des valeurs plus élevées en surface et une diminution avec la profondeur pour le site 1. La présence de ce composant ne semble donc pas être directement liée à l'activité microphytobenthique qui prédomine en octobre (cf. §1.2.3). Quant au composant C8 de type protéique/tyrosine, il présente les plus fortes concentrations en été/automne pour les 2 sites avec peu de différence avec la profondeur suggérant qu'il soit davantage lié à une production dans le sédiment et des flux benthiques vers la colonne d'eau qu'à la production primaire.

Trois indices de fluorescence complémentaires – l'indice d'humification (HIX), de production autochtone (BIX) et de source terrestre ou microbienne (FI) – ont été calculés aux différentes profondeurs, d'une part pour les quatre périodes de prélèvements et dans les conditions naturelles (QN ; Fig. 19) et d'autre part pour les différents traitements (avec ou sans ensemencement de faune) et pour les quatre périodes de prélèvements (Fig. 20). Ces indices permettent d'évaluer de manière simple et intégrée l'évolution qualitative des caractéristiques de la MOD fluorescente.

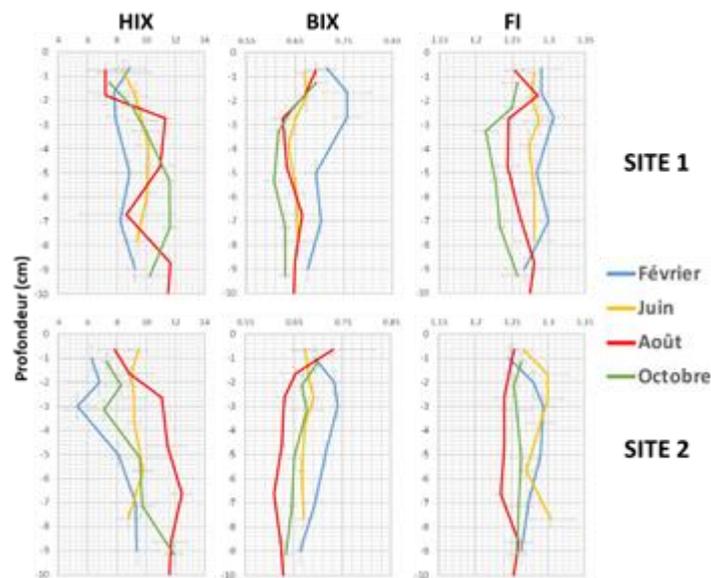


Figure 19 : Distribution des moyennes (n=3) des indices d'humification HIX (à gauche), de production autochtone BIX (au milieu) et de source terrestre ou microbienne FI (à droite) en fonction de la profondeur dans le sédiment pour les eaux interstitielles du site 1 en haut, et du site 2 en bas.

Les valeurs de HIX, moyennement élevées pour la plupart des échantillons (< 10 ; Figs. 19 et 20A) et celles de BIX relativement fortes (> 0,6 ; Figs. 19 et 20B) indiquent globalement la présence d'un matériel organique peu aromatique, dont une part non négligeable est produite *in situ* en lien avec l'activité biologique du milieu. La composition de la MOD, en grande partie autochtone, contraste avec celle de la MOS, principalement terrigène et plus réfractaire.

Les indices de fluorescence révèlent des variations notables de la qualité de la MOD avec la profondeur et en fonction des saisons. Les plus fortes valeurs de BIX et FI en lien avec l'activité biologique du milieu et les plus faibles valeurs de HIX traduisant un matériel peu mature sont étonnamment obtenues en période hivernale (Fig. 19). Cela pourrait s'expliquer par une production locale de MOD et/ou par le relargage de MOD suite à la lyse des cellules benthiques en lien avec les faibles températures hivernales. Cette observation corroborerait la dynamique saisonnière inverse déjà mentionnée pour les concentrations en protéines des EPS en raison du stress causé par les conditions environnementales hivernales en février (cf. §1.2.3). On observe d'autre part que les dynamiques saisonnières et verticales de la MOD sont site-dépendantes (Fig. 19).

Par ailleurs, la comparaison des indices de fluorescence entre les traitements (Fig. 20) montre une augmentation de l'aromaticité/maturité de la MOD (indice HIX), en parallèle d'une diminution du matériel fraîchement produit (indice BIX), dont une part microbienne (indice FI), dans les quadrats enrichis en *H. diversicolor* et *S. plana*. L'effet des bioturbateurs, particulièrement marqué à 0-1 et 2-3,5 cm de profondeur pour les indices HIX et BIX, varie en fonction du site considéré et de la profondeur (Fig. 20). Les résultats obtenus suggèrent que la MOD autochtone fraîchement produite, prédominante dans les traitements témoins et défaunés (C et D), est utilisée, dégradée ou transformée par les organismes benthiques (traitements H, S et N). Les propriétés optiques de la MOD sont donc, directement ou indirectement, impactées par l'activité de ces ingénieurs d'écosystème. La MOD apparaît comme un pool plus dynamique que la MOS et plus sensible et réactif aux bioturbateurs.

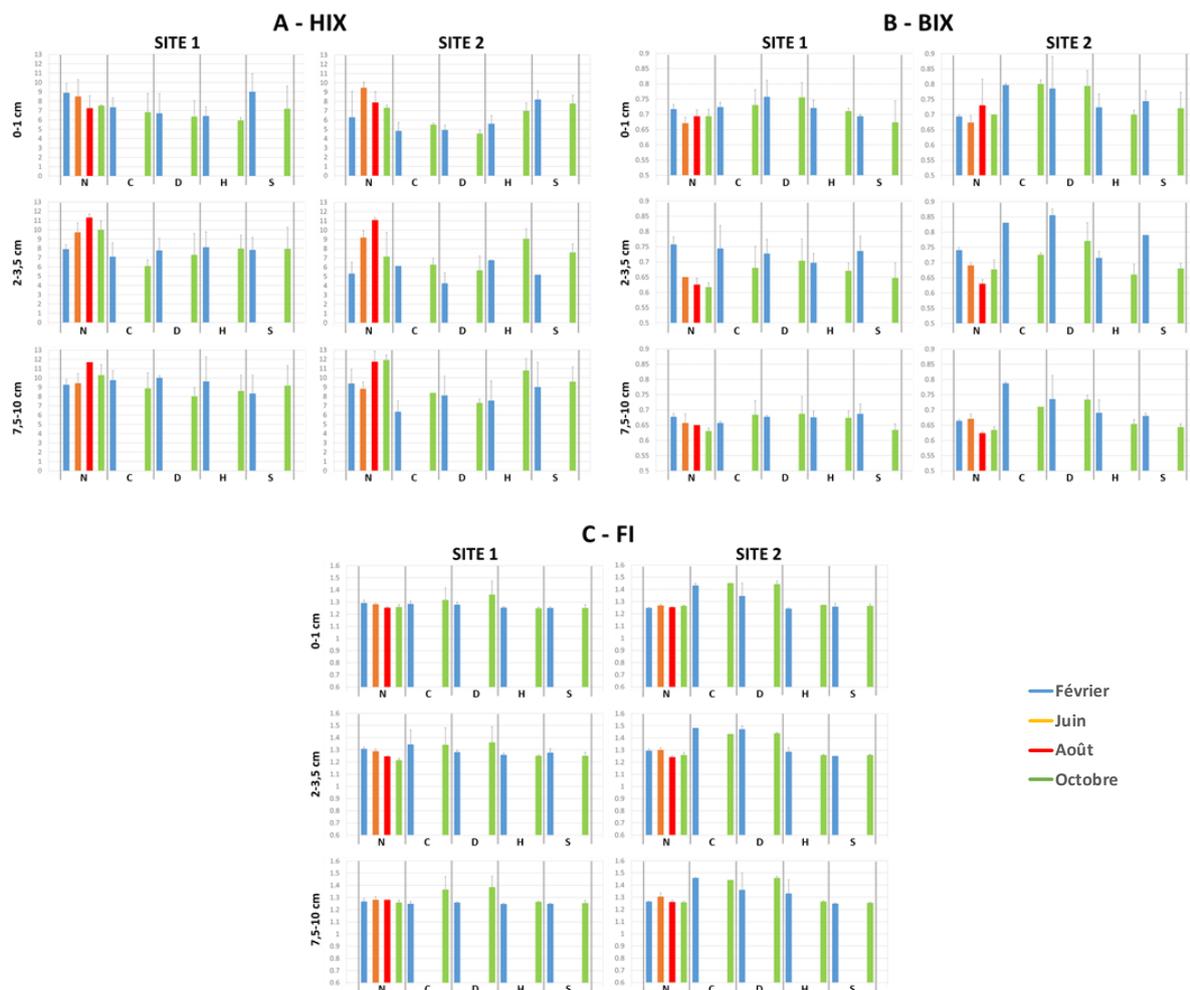


Figure 20 : Variation des moyennes (n=3) des indices A) d'humification HIX, B) de production autochtone BIX et C) de source terrestre ou microbienne FI, pour les eaux porales des sites 1 (à gauche) et 2 (à droite) à trois niveaux de profondeur du sédiment (0-1 cm, 2-3,5 cm et 7,5-10 cm) pour les différents traitements étudiés (N : normal ; C : contrôle ; D : défauné ; H : enrichi en *Hediste diversicolor* ; S : enrichi en *Scrobicularia plana*) et les quatre campagnes de prélèvement.

1.2.4.4. Processus microbiens

Malgré de grandes variabilités, les analyses microbiologiques ont montré que l'effet saison est plus important que l'effet traitement (Fig. 21), comme observé pour la composition de la MO sédimentaire. Les biomasses microbiennes, bien que faibles, sont bien plus élevées en octobre par rapport à février en bon accord avec les résultats des analyses de lipides microbiens (Fig.17). Sur le site 2 en février, les densités microbiennes dans les sédiments (bacteria et archaea) n'ont pas montré de différence entre les traitements avec en moyenne $22,7 \times 10^4 \pm 9,7 \times 10^4$ nombres de copies des gènes microbiens (16S rRNA) par ng d'ADN extrait. Les Archaea représentaient 40,5 % de la totalité des communautés microbiennes à cette saison. Malgré l'absence de différences significatives, le traitement QH a montré les activités microbiennes les plus élevées ainsi que la valeur d'abondance les plus élevées. En octobre sur le même site, les densités microbiennes des sédiments ont montré des valeurs significativement plus faibles de nombre de copie des gènes rRNA par ng d'ADN extrait dans les traitements QS ($22,7 \times 10^4 \pm 1,2 \times 10^4$) que dans les traitements QT, QH, and QN ($53,2 \times 10^4 \pm 26,2 \times 10^4$). Les Archaea constituaient jusqu'à 49,8% de la communauté microbienne.

Les dénombrements des gènes fonctionnels n'ont pas permis de mettre en évidence de différences significatives entre les saisons et quelques nuances entre les traitements. Cette différence entre traitement a aussi été observée en octobre pour les gènes nosZ qui ont montré une abondance significativement plus faible dans le traitement QS ($6,0 \times 10^4 \pm 2,4 \times 10^4$) que dans les traitements QH et QN ($8,3 \times 10^4 \pm 2,8 \times 10^4$).

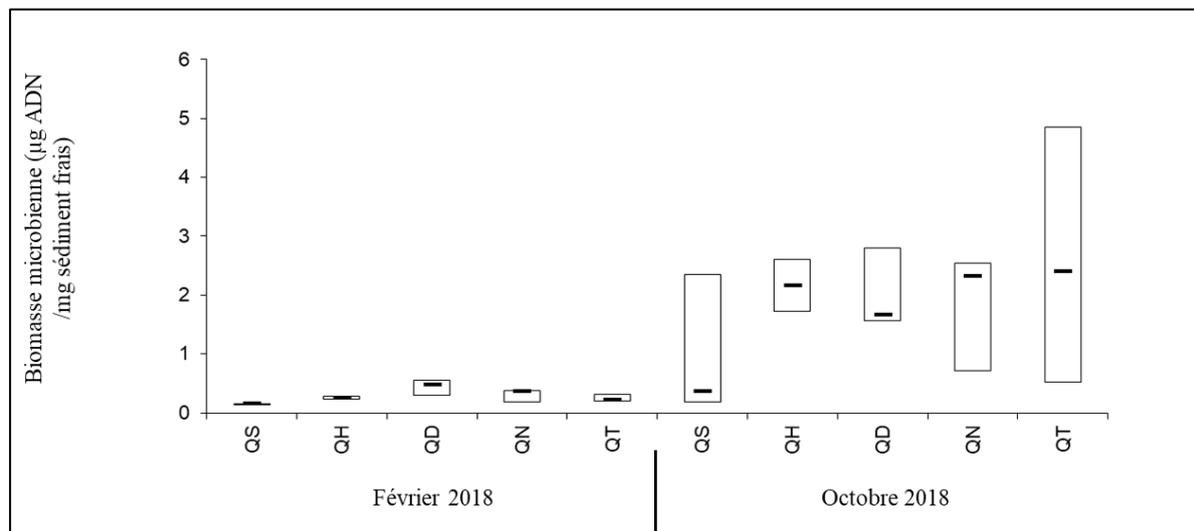
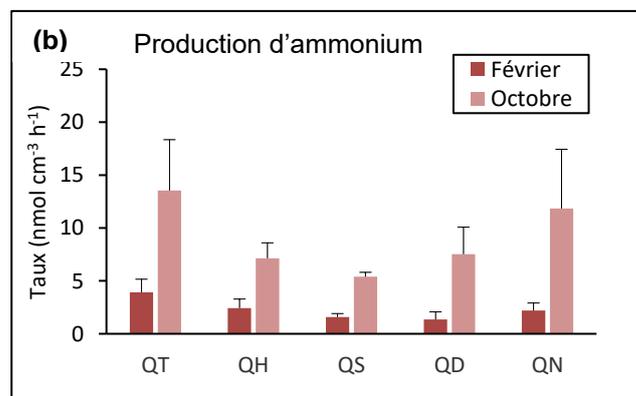
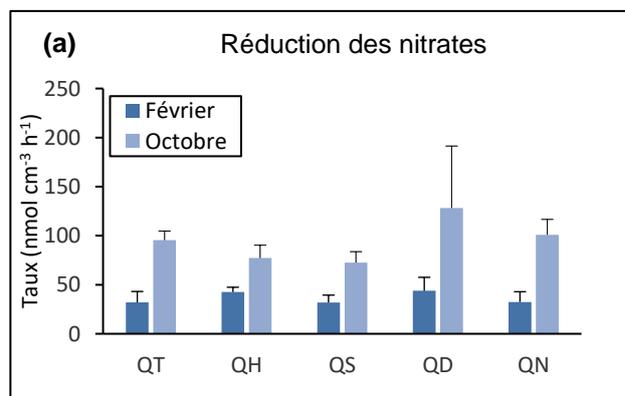


Figure 21 : Représentation en boîtes et moustaches des médianes de la biomasse microbienne correspondant à la masse d'ADN extrait contenu dans 2 g de sédiments frais de la vasière Nord en fonction des traitements (quadrats). Deux à trois extractions ont été réalisées par type de traitement.



(c) Production de CO₂

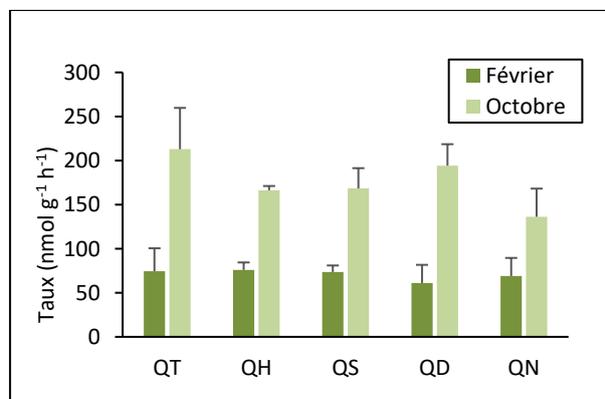


Figure 22 : Taux (a) de réduction des nitrates et de production (b) d'ammonium et (c) de CO₂ mesurés dans des réacteurs en flux continu pour les sédiments de surface prélevés dans les différents quadrats en février et octobre 2018.

Principales conclusions :

- ✓ L'effet saisonnier est bien plus prononcé que l'effet traitement (i.e. bioturbation) sur l'ensemble des paramètres biogéochimiques dans le sédiment (matière organique sédimentaire, processus et biomasse microbiens), mesurés à marée basse.
- ✓ La matière organique sédimentaire est principalement d'origine terrigène.
- ✓ Par contraste, la matière organique dissoute présente dans les eaux interstitielles est caractérisée par un mélange de sources avec une composante autochtone modérée à forte. Elle est bien plus dynamique que la matière organique sédimentaire et est influencée par l'activité des ingénieurs d'écosystème.
- ✓ Les biomasses microbiennes et l'ensemble des processus associés sont plus élevés en période estivale qu'en période hivernale.
- ✓ Outre la saison, la composition en matière organique dissoute et en éléments nutritifs des eaux interstitielles est fortement dépendante de la profondeur, avec en particulier une augmentation marquée de la concentration en nutriments.

1.2.5 Variation saisonnière de la macrofaune benthique et interaction avec les variables sédimentaires, biogéochimiques et microphytobenthiques

Les résultats d'observation de la macrofaune benthique ont montré des biomasses moyennes comprises entre 8 et 14,3 g m⁻² avec des valeurs légèrement plus élevées en août et en bas de vasière (Figure 23) :

- En mars, les biomasses sont proches entre les 2 sites avec une forte dominance du bivalve *Scrobicularia plana*.
- En juin, les biomasses sont plus élevées en haut de vasière, une tendance inverse étant observée en base de vasière.
- En août, les biomasses sont plus faibles qu'en juin en haut de vasière avec une dominance du ver annélide *Hediste diversicolor*.
- En octobre, les biomasses sont revenues au niveau de celles de mars sans différence entre les 2 sites, et avec plus de 50% de la biomasse liée à *S. plana*.

Le suivi des populations de *S. plana* et *H. diversicolor* a été également réalisé et montre un bon taux de recrutement des juvéniles avec plusieurs (3-4 pour *Scrobicularia* et 4-5 pour *Hediste*) cohortes apparaissant sur ces sites comme dans les autres zones intertidales étudiées (cf. rapport du projet SA6 SENTINELLES).



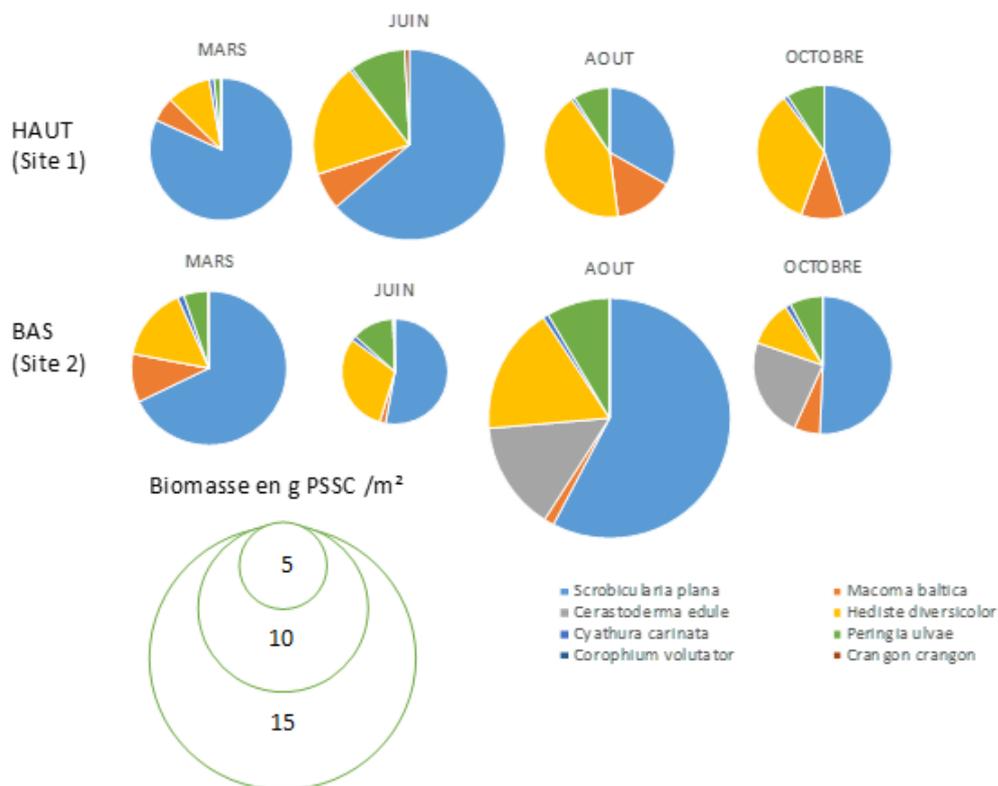


Figure 23 : Structure de communauté de la macrofaune benthique avec les biomasses des 8 espèces observées sur les 2 sites (en haut de vase et en bas de vase) aux 4 saisons ($n=3$).

En complément, un suivi saisonnier des différentes variables du 1^{er} centimètre du sédiment superficiel a été effectuée (en coefficient de marée moyen (~50)).

- En février, toutes les variables montrent des valeurs faibles (Figure 24), mis à part les EPS protéiques (colloïdales).
- En juin, les % de fines, la fraction organique particulaire et la température étaient toutes à leur maxima de l'année. La biomasse de chl *a* était relativement élevée ($71,2 \pm 4,54$ et $88,8 \pm 3,57$ sur les sites 1 et 2, respectivement) avec des indices de production élevés comme un yield fort et des concentrations en EPS colloïdale (carbohydrates) élevées.
- En août, la faune était la plus active de l'année en particulier sur le site 1. Les températures, % de vase fine et la fraction de MOP étaient encore très élevées. La biomasse de chl *a* est à son maximum de l'année avec des valeurs de $90,5 \pm 6,04$ et $104,2 \pm 3,15$ mgchl*a*.m⁻² alors que le rendement photosynthétique était plus faible qu'en juin. Les EPS étaient à des concentrations particulièrement faibles à cette saison indiquant peut-être une diminution des taux de production primaire exprimés en carbone.
- En octobre, les valeurs de % de vases fines, MP et taux d'activité de la faune commencent à baisser par rapport aux valeurs estivales. La biomasse de chl *a* était restée forte (> 80 mgchl*a* .m⁻²) alors que les rendements photosynthétiques et les concentrations en EPS étaient les plus fortes de l'année. Toute la période estivale semble particulièrement productive pour le microphytobenthos avec des indices de bon état physiologique (Figure 24).

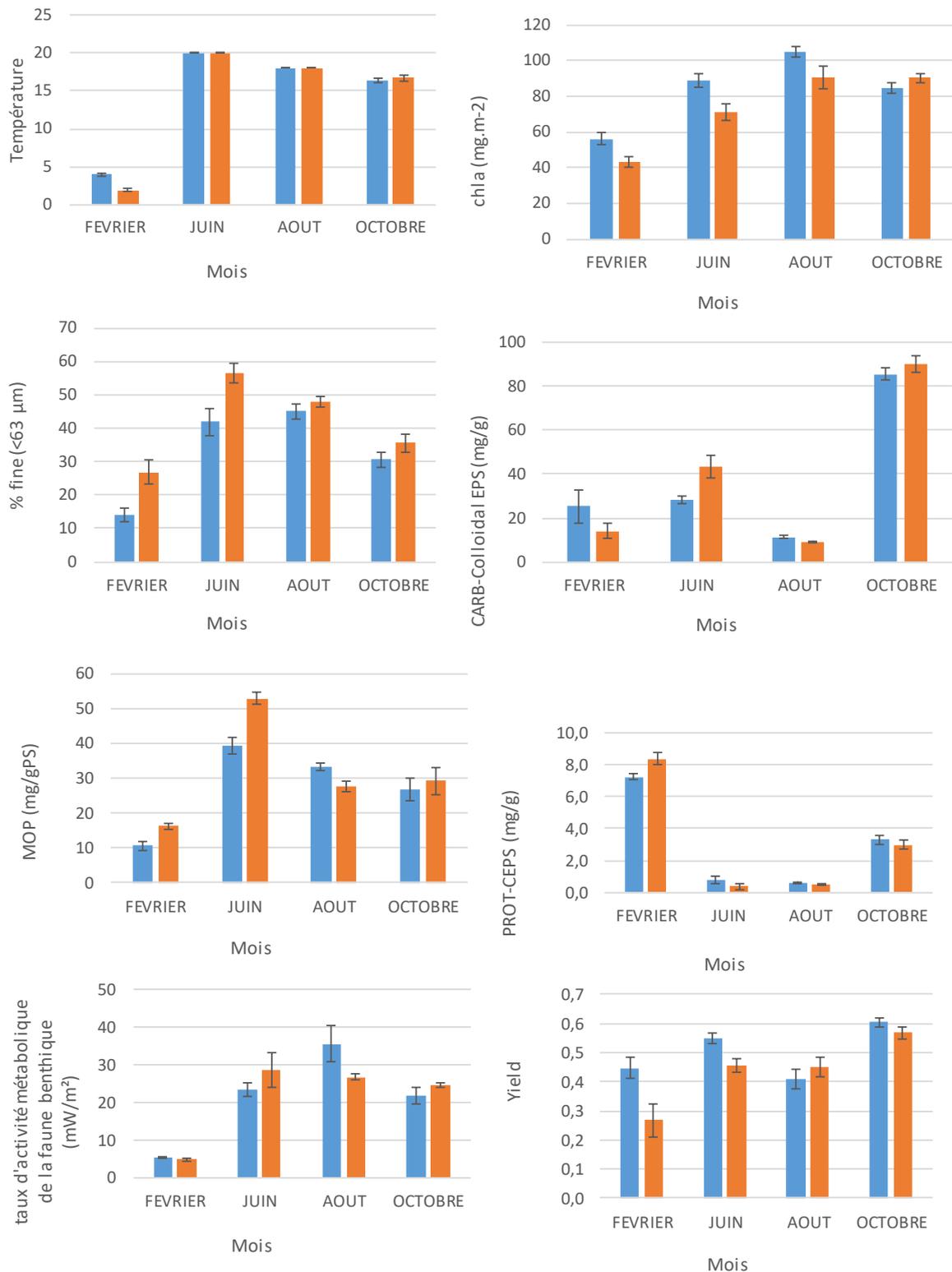


Figure 24 : Comparaison des variables principales du suivi saisonnier sur les 2 sites avec moyennes \pm erreur type (n=9)

En février-mars, la taille médiane des particules était la plus élevée sur les 2 sites, en lien avec une sécrétion d'EPS protéiques (liées et colloïdales) très importantes. Ces EPS pourraient être secrétés par les diatomées benthiques pour lutter contre des conditions difficiles en tant que substances impliquées dans une protection antigél et pourraient indiquer des biofilms



pionniers en début de croissance, peu développés mais physiologiquement stressés. Ces EPS pourraient également avoir un rôle biostabilisateur en hiver, amplifiant la résistance contre l'érosion. En juin, la quantité de MO était maximale avec une forte teneur en eau, caractéristique de sédiments plus riches en vases fines. Les abondances relatives élevées en phéopigments indiqueraient quant à eux un taux maximal de broutage par la faune dépositore en juin (en particulier les scrobiculaires et les vers *Hediste*), comme le montre les valeurs d'activité métabolique de la faune benthique.

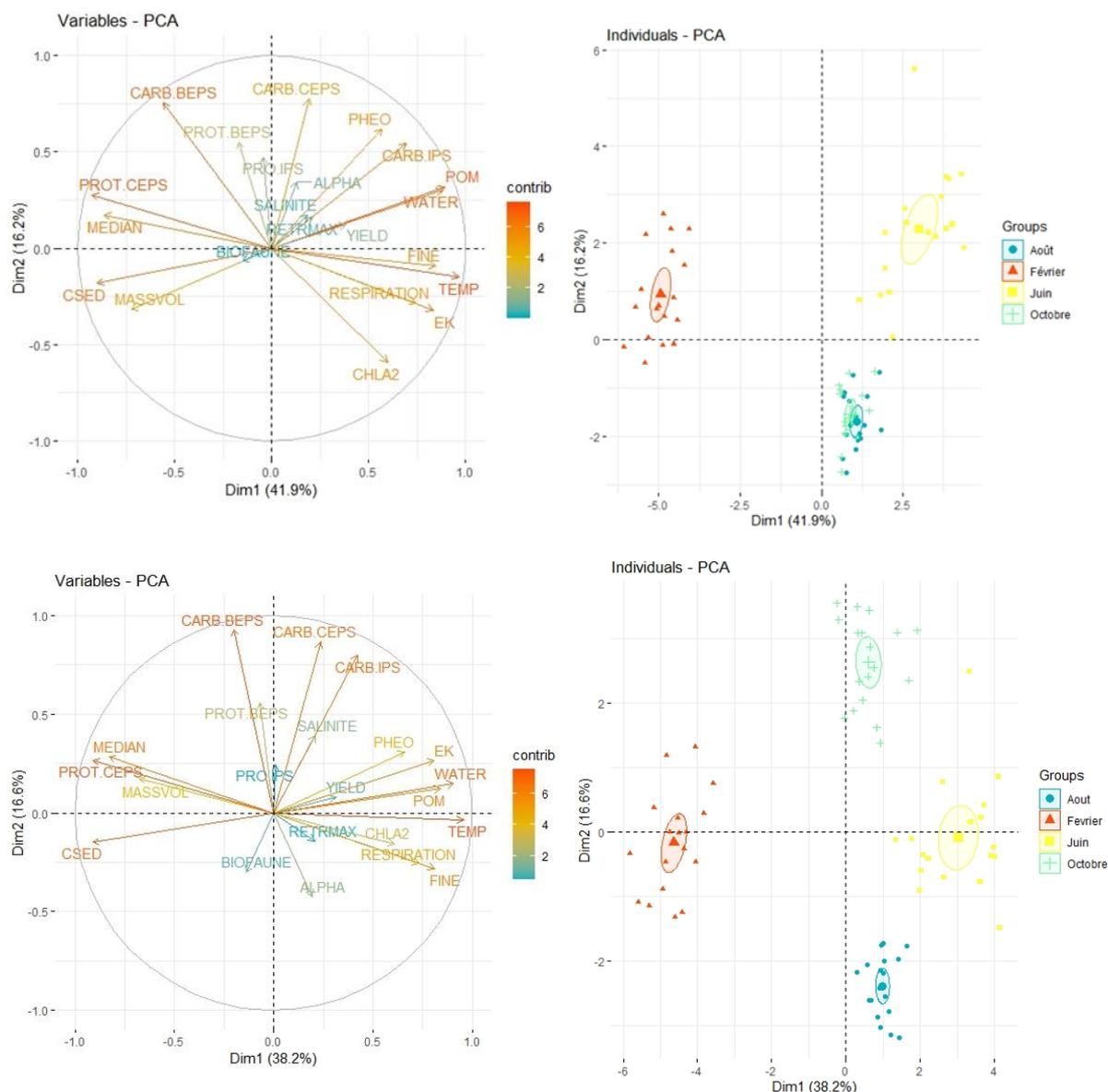


Figure 25 : Diagramme des variables (graphique de gauche) et des individus (graphique de droite) sur les 2 composantes principales des corrélations entre les variables sédimentaires, microphytobenthiques et macrozoobenthiques. Les variables sédimentaires sont les suivantes : CSED (Densité sèche en kg/m^3) ; MASSVOL (Masse volumique en g/l) ; MEDIAN (médiane granulométrique en μm) ; FINE (% de particules fines $< 63\mu\text{m}$) ; POM (% de matière organique sédimentaire), WATER (teneur en eau des sédiments en %) et TEMP (température des sédiments à 1 cm de profondeur). Les variables microphytobenthiques sont les suivantes : CHLA (biomasses chlorophylliennes en mg/m^2) ; les 4 fractions d'exopolymères des biofilms d'EPS (carbohydrate/protéique et Colloïdaux/liés en mg/m^2) ; les substances intracellulaires (IPS), ainsi que les paramètres photosynthétiques des Diatomées benthiques - YIELD : rendement photosynthétique (Sans unité) ; EK : lumière d'acclimatation (W/m^2) ; rETRMAX : le taux maximum relatif de transfert des électrons à travers les photosystèmes (Unité relative) et ALPHA (le taux de productivité photosynthétique). Les variables relatives à la macrofaune benthique sont les suivantes : BIOFAUNE (poids sec sans cendre, en

g/m²de la communauté) et RESPIRATION (indice de respiration de l'ensemble de la communauté reflétant l'activité métabolique et donc le taux de bioturbation exercée par l'ensemble de la communauté.

Afin de mieux étudier les liens existants entre les variables sédimentaires, biogéochimiques et microphytobenthiques et celles liées à la macrofaune benthique, une analyse en composantes principales a été réalisée sur le 1^{er} cm du sédiment pour les traitements QN (i.e. sans addition de faune ou défaunation). Cette analyse a révélé un effet prédominant de la saison sur les variables mesurées (Figure 25) avec l'axe 1 discriminant les données de février de celles de juin. Les variables principales composant l'axe 1 sont la température, la teneur en vase fine et la POM à droite clairement opposé à la médiane granulométrique et aux EPS protéiques colloïdales. L'activité métabolique de la faune est clairement associée à l'axe 1 à droite avec la température et la POM. La biomasse microphytobenthique et le rendement photosynthétique des microalgues benthiques sont également associés à la partie positive de cet axe 1. L'axe 2 oppose les 2 autres saisons avec les valeurs d'août en bas et ceux d'octobre en haut du nuage des individus. Cette tendance est particulièrement à la majorité des fractions d'EPS qui sont toutes fortes en octobre. De l'autre côté, peu de variables sont opposées réellement à la tendance forte des EPS.

L'ensemble de la période estivale de juin à octobre est globalement favorable au microphytobenthos et des facteurs comme la température et la MOP stimulent très clairement la croissance du microphytobenthos en juin. Le rôle de la faune semble bien stimuler la production primaire microphytobenthique en compensation à la consommation herbivore et les maximas de biomasse microphytobenthique sont trouvées à la fin de la période estivale en octobre, ce qui montre un bon soutien du réseau trophique par le microphytobenthos et la bonne santé des biofilms après avoir alimenté tout le réseau trophique pendant plusieurs mois.

1.2.6 Devenir de la matière dans le réseau trophique de la vasière Nord

1.2.6.1. Sources trophiques

Deux méthodes complémentaires – compositions isotopiques du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$), et abondances relatives en acides gras – ont été utilisées pour discriminer les ressources trophiques potentielles au sein de la vasière Nord : microphytobenthos, matière détritique, matière organique du sédiment (MOS) et matière organique particulaire dans la colonne d'eau (MOPS). Un prérequis à toute étude de réseau trophique nécessite en effet que les compositions isotopiques et en acides gras des différentes ressources trophiques diffèrent les unes des autres. Ces méthodes se basent ainsi sur le postulat largement accepté que les compositions isotopiques et en acides gras d'un consommateur se rapprochent fortement de la composition de sa ou ses ressources de nourriture.

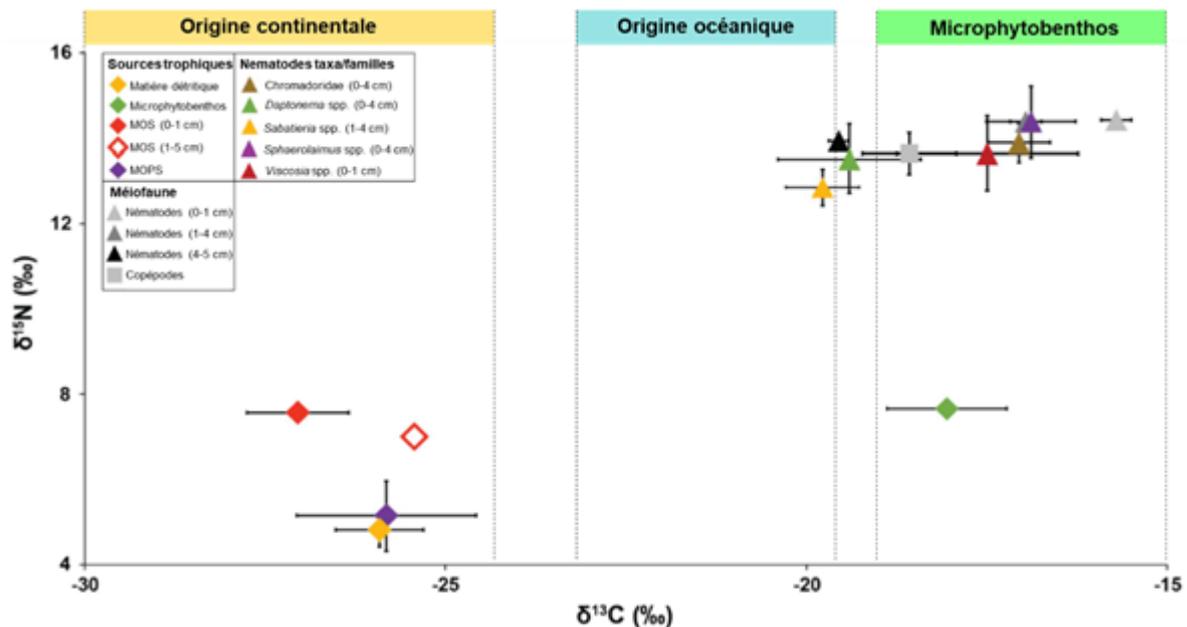


Figure 26 : Compositions isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, moyenne \pm écart type) des sources trophiques potentielles et de la méiofaune de la vasière nord de l'estuaire de la Seine. Les sources potentielles sont le microphytobenthos, la matière détritique, la matière organique du sédiment (MOS) et la matière organique particulaire en suspension (MOPS). La MOS provient de deux couches sédimentaires distinctes : surface (0-1 cm) et sub-surface/profondeur (1-5 cm). Les compositions isotopiques des nématodes ont été déterminées pour des individus provenant de différentes couches sédimentaires : 0-1 cm, 1-4 cm et 4-5 cm. Les compositions isotopiques des genres et familles de nématodes proviennent de la combinaison d'individus issus des couches sédimentaires (0-4 cm et 1-4 cm).

La comparaison des compositions isotopiques des différentes ressources trophiques potentielles met en évidence des différences nettes (Fig. 26). Le microphytobenthos présente en effet des valeurs nettement plus élevées de $\delta^{13}\text{C}$ (-18.1 ± 1.7 ‰) que les autres sources de nourriture (i.e. MOS, MOPS et matière détritique d'origine continentale). Ces dernières présentent des valeurs similaires de $\delta^{13}\text{C}$ (entre -25.8 ± 2.5 et -25.9 ± 1.2 ‰), indiquant une influence importante de la matière terrigène d'origine continentale dans la composition de ces pools, comme précédemment décrit pour la MOS (cf. section 1.2.4.2 et Fig. 14).

La composition en acides gras de la MOS, MOPS et de la matière détritique ne permet pas de bien différencier ces sources trophiques les unes des autres (Fig. 27). Les acides gras contenus dans ces sources proviennent majoritairement des microalgues (i.e. diatomées et flagellés, produits sur l'estran ou en amont) et, secondairement, de bactéries (Fig. 27). Seule une très faible proportion d'acides gras de ces sources allochtones est issue des plantes vasculaires d'origine continentale (i.e. soit provenant des marais salés adjacents, soit provenant de zones amont et charriés par la Seine). Il faut cependant souligner que la MOS dans son ensemble reste principalement d'origine terrigène, comme l'indique sa composition isotopique du carbone (Figs. 14 et 26) et sa distribution en *n*-alcanes et *n*-alcools (Figs. 15 et 16).

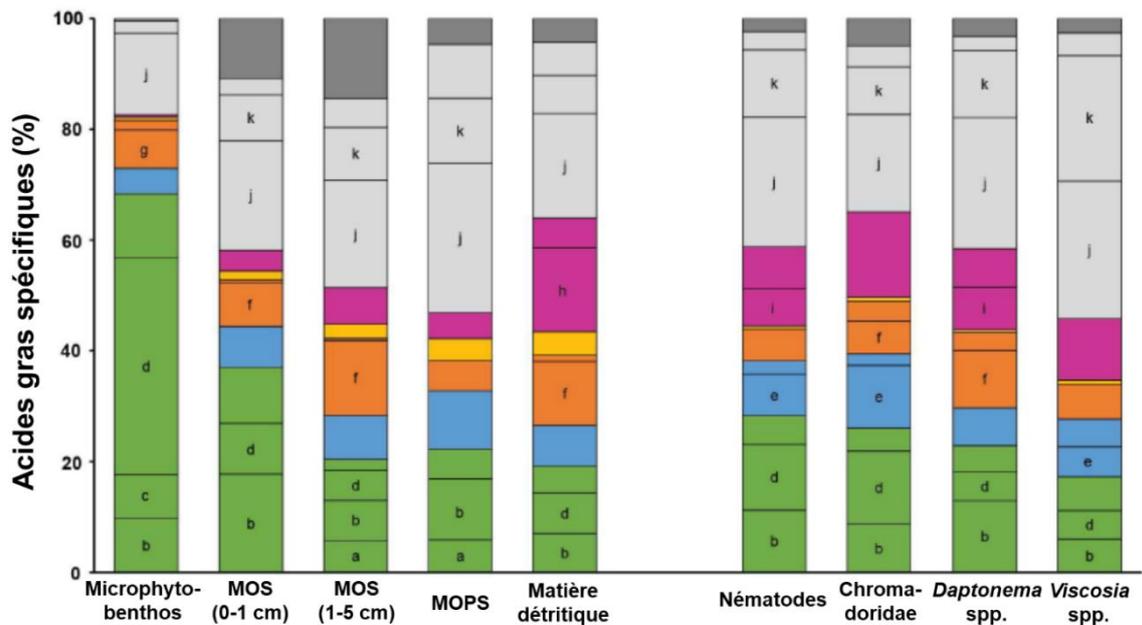


Figure 27 : Abondances relatives (%) en acides gras spécifiques des sources trophiques potentielles (microphytobenthos, matière organique du sédiment (MOS) des couches 0-1 et 1-5 cm, matière organique particulaire de la colonne d'eau (MOPS)), du peuplement de nématodes (toutes espèces confondues) et de familles ou genres spécifiques de nématodes (*Chromadoridae*, *Daptonema spp.* et *Viscosia spp.*) de la vasière nord de l'estuaire de la Seine. Les acides gras sont regroupés en fonction de leur origine : diatomées (vert), bactéries (bleu), flagellés (rouge), plantes vasculaires (jaunes), animaux (fuchsia), ubiquistes (gris) et autres (gris foncé). Les acides gras avec des pourcentages relatifs supérieurs à 5 % sont identifiés par des lettres : (a) 14:0, (b) 16:1(n-7), (c) 16:4(n 1), (d) 20:5(n-3), (e) 18:1(n-7), (f) 22:5(n-3), (g) 22:6(n-3), (h) 20:0, (i) 20:1(n-7), (j) 16:0 et (k) 18:0.

1.2.6.2. Rôle du microphytobenthos dans le fonctionnement du réseau trophique (collaboration avec le projet SA6-SENTINELLES)

Le devenir de la matière et d'énergie vers la macrofaune benthique a été étudié en se focalisant sur *Scrobicularia plana* et *Hediste diversicolor*. Ces deux espèces présentent des modes d'alimentation relativement distincts. *Scrobicularia plana* est un consommateur de premier niveau trophique (i.e. herbivore, détritivore) qui peut passer d'une alimentation basée sur les ressources présentes dans la colonne d'eau (ex. phytoplancton) à celles présentes à la surface du sédiment (ex. microphytobenthos). *Hediste diversicolor* est généralement une espèce qui s'alimente à partir de la matière détritrique du sédiment, voire qui peut être carnivore. Le choix de ces deux espèces en tant que modèles permet donc d'obtenir une idée relativement globale des flux trophiques vers la macrofaune de la vasière Nord.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de ces deux espèces sont particulièrement proches de celles du microphytobenthos (Fig. 28). Cela met en évidence l'utilisation quasi-exclusive du microphytobenthos en tant que source trophique par *H. diversicolor* et *S. plana* malgré leur mode d'alimentation différent. Par ailleurs, les ressources alimentaires de ces deux espèces sont les mêmes aux deux saisons (automne/hiver) et aux deux stations échantillonnées (site 1, plus envasé, et site 2, plus ensablé). Ces résultats mettent donc en avant le rôle central de la vasière pour la macrofaune benthique quelles que soient les conditions.

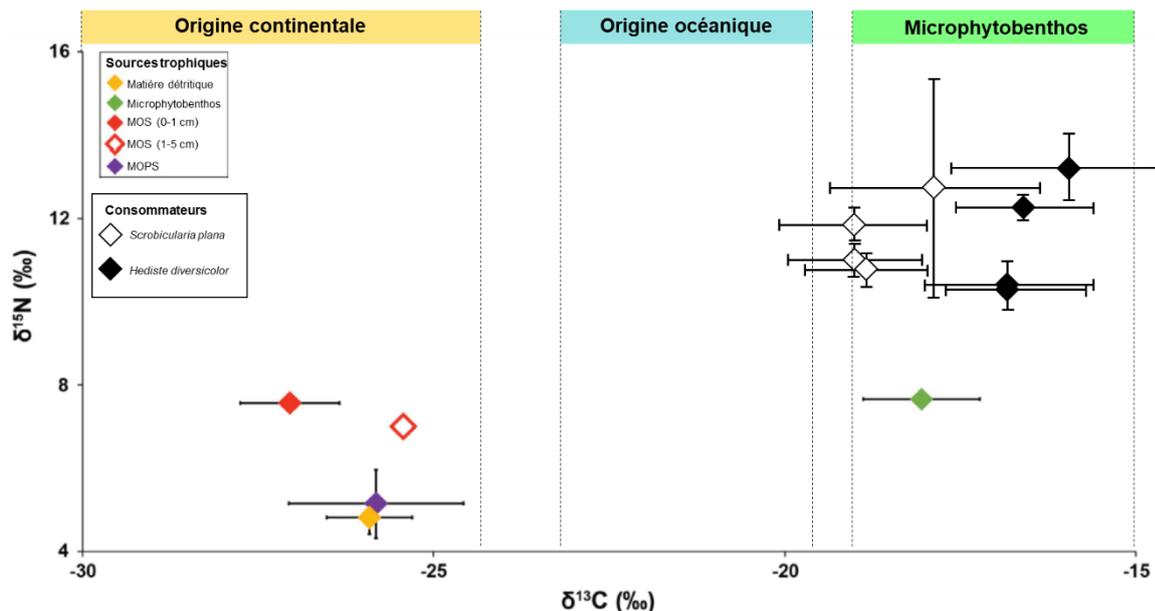


Figure 28 : Compositions isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$, moyenne \pm écart type) des sources trophiques potentielles et de deux espèces de la macrofaune : le bivalve *Scrobicularia plana* et l'annélide *Hediste diversicolor*, de la vasière nord de l'estuaire de la Seine. Les sources potentielles sont le microphytobenthos, la matière détritique, la matière organique du sédiment (MOS) et la matière organique particulaire en suspension (MOPS). La MOS provient de deux couches sédimentaires distinctes : surface (0-1 cm) et sub-surface/profondeur (1-5 cm).

Outre la macrofaune, des travaux portant sur le devenir de la matière vers la méiofaune benthique (i.e. faune de taille supérieure à 63 μm) ont également été réalisés. Une première partie du travail a visé à déterminer la structure de communauté de la méiofaune, du fait les faibles connaissances acquises jusqu'alors sur la composition taxonomique de ce compartiment. Dans un second temps, des taxons clefs (en raison de leur abondance, de leur mode d'alimentation ou de la couche sédimentaire dans laquelle ils vivent) ont été sélectionnés pour la détermination de leurs compositions isotopiques et en acides gras.

L'étude de la structure des communautés a permis de mettre en évidence la très forte dominance des nématodes, ceux-ci représentant 95,5 % de la biomasse de la méiofaune (Fig. 28). Parmi les nématodes, ce sont 31 taxons différents qui ont été identifiés (Annexe 2). La biomasse totale de méiofaune est de 340 mg (masse sèche) par m^2 . La production de la méiofaune peut ainsi être estimée comme étant comprise entre 10 et 72 $\text{g m}^{-2} \text{an}^{-1}$. Parmi ces différentes espèces, 51,4 % des individus sont des consommateurs de diatomées, et donc de potentiels consommateurs de microphytobenthos. Le second groupe majeur est constitué par les omnivores/carnivores (qui peuvent largement s'alimenter à partir de nématodes de plus petite taille), à hauteur de 29,2 %. On note donc une part faible des consommateurs ayant une alimentation de type non-sélective ou de bactérivores.

Parmi les taxons les plus importants, 5 taxons clefs ont été sélectionnés afin de déterminer les ressources trophiques utilisées, à savoir : *Daptonema* spp. (dépositore non-sélectif, couche 0-4 cm), *Chromadoridae* (suceur d'épistrate, couche 0-4 cm), *Sabatieria* spp. (dépositore non-sélectif, couche 1-4 cm), *Viscosia* spp. (omnivore-carnivore, couche 0-1 cm) et *Sphaerolaimus* spp. (omnivore-carnivore, couche 0-4 cm). Comme pour la macrofaune, les compositions isotopiques ont clairement mis en évidence un rôle quasi-exclusif du microphytobenthos dans

l'alimentation de ces différents taxons (i.e. très forte proximité des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des différents taxons étudiés avec le $\delta^{13}\text{C}$ du microphytobenthos ; Fig. 26), avec une part quasi nulle de la matière d'origine continentale ou du phytoplancton estuarien. Les compositions en acides gras des *Chromadoridae*, de *Viscosia* spp. et de *Daptonema* spp. relativement enrichies en acides gras de diatomées confirment ces observations (Fig. 27).

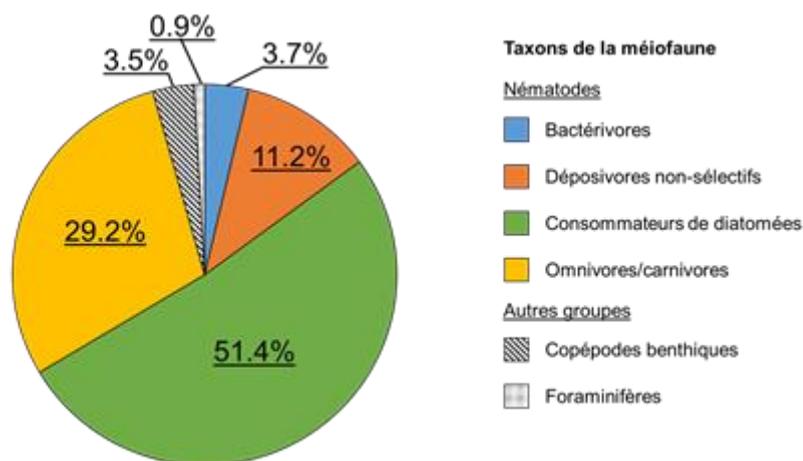


Figure 29 : Densités relatives des taxons de la méiofaune de la vasière nord de l'estuaire de la Seine.

Principales conclusions :

- ✓ La méiofaune et la macrofaune benthiques se nourrissent principalement de microphytobenthos, quelles que soient les conditions.
- ✓ Le microphytobenthos montre de fortes biomasses et des concentrations en EPS élevées pendant la majorité des saisons et en particulier en août et en octobre révélant ainsi des activités fonctionnelles du microphytobenthos forte autant en terme de soutien du réseau trophique de l'écosystème que de biostabilisation par les EPS pendant du printemps à l'automne.
- ✓ La matière organique sédimentaire d'origine continentale provenant des zones adjacentes à la vasière a un rôle très limité en tant que source de nourriture pour ces deux groupes de consommateurs benthiques.
- ✓ La vasière joue un rôle central pour la faune benthique, via la production *in situ* et autochtone des ressources trophiques nécessaires.

1.2.7. Bilan de l'impact des bioturbateurs dans la vasière Nord

Cette section résume l'influence des ensemencements en bioturbateurs sur les paramètres sédimentaires, biogéochimiques et microphytobenthiques. Les ingénieurs d'écosystème n'ont pas eu d'effet notable sur les caractéristiques de la matière organique sédimentaire, principalement terrigène, et sur les processus microbiens, mais ont impacté les propriétés sédimentaires. Ainsi, en octobre, le traitement avec ajout de *Scrobicularia plana* (QS) a résulté en un sédiment plus grossier au site 2 (cf. section 1.2.2.), suggérant que l'activité des bivalves a favorisé l'érosion des fines particules de sédiments. Le bivalve *S. plana*, qui vit enfoui jusqu'à 20 cm dans la colonne sédimentaire est connu pour remanier activement la matrice sédimentaire lors de ses activités nutritionnelles en siphonnant la surface entourant son terrier semi-permanent, ce qui augmente la perturbation du sédiment et son érodibilité (Hughes,

1969 ; Orvain, 2005). L'absence de cette observation en février peut être expliquée par la réduction de la mobilité et de l'activité alimentaire de *S. plana* en raison de la faible température.

A l'inverse, en octobre, le traitement avec addition d'*Hediste diversicolor* (QH) a conduit à un sédiment plus fin, suggérant que l'activité de ces vers limite la remise en suspension des particules fines et favorise la biostabilisation des sédiments (Passarelli et al., 2012 ; Orvain et al., 2018). Cette espèce vit dans des terriers constitués de galeries tapissées de mucus qui s'étendent de la surface à plus de 10 cm dans les sédiments (Davey, 1994). Ces sécrétions de mucus peuvent être réalisées aussi bien à marée haute en emprisonnant les particules (Riisgard, 1991; Scaps, 2002) qu'à marée basse en piégeant les aliments (Scaps, 2002; Esselink & Zwarts, 1989; Esnault et al., 1990). Les sécrétions peuvent jouer le rôle de piège à sédiments et expliquer la meilleure résistance des sédiments à l'érosion en présence de *H. diversicolor* en octobre. Les annélides *H. diversicolor* ne sont pas limités par les conditions environnementales (température, salinité), à l'inverse de *S. plana*. Ces sécrétions de mucus pourraient donc également être responsables de l'accumulation de sédiments significativement plus élevée dans ce traitement en février (Fig. 5).

Outre la stabilité des sédiments, la présence de fortes densités de *Hediste diversicolor* pourrait également favoriser les producteurs primaires microphytobenthiques, comme le montrent les valeurs de chl *a* plus élevées pour le traitement QH par rapport au traitement QS au niveau du site 2 (Fig. 6). Ceci pourrait être lié d'une part à la consommation en continu de la chl *a* par *S. plana*, qui se nourrit principalement de microphytobenthos en période d'émersion (Hughes 1969, cf. section 1.2.6.). Cela pourrait illustrer d'autre part l'importance d'un effet stimulateur d'*H. diversicolor* sur la diffusion des nutriments qui dépasserait l'effet négatif exercé par la prédation effectuée par ces vers annélides. En effet, la ventilation fréquente des galeries améliore la productivité bactérienne et les flux de nutriments à travers l'interface sédiment-eau (voir chapitre 2), et les taux de bioirrigation sont positivement corrélés aux densités de vers (Davey et Watson, 1995, Chapitre 3). Le meilleur accès aux nutriments en présence de *H. diversicolor* que dans les autres traitements aurait donc pu favoriser le taux de croissance du microphytobenthos et permis de compenser les pertes de biomasse dues à la nutrition. Ainsi, il semblerait qu'il existe un équilibre entre le taux d'alimentation de *H. diversicolor* et le taux de croissance du microphytobenthos permettant d'éviter la diminution de la biomasse des producteurs primaires qui participent eux-mêmes à renforcer la stabilité sédimentaire par le biais des EPS. *H. diversicolor* étant une espèce clé dans le réseau trophique benthique, en particulier pour les oiseaux et les poissons, leur activité de bioturbation est importante pour promouvoir la durabilité des écosystèmes et la complexité de la diversité.

En conclusion, *Hediste diversicolor* et *Scrobicularia plana* façonnent l'habitat sédimentaire en régulant l'érodabilité et les communautés des vasières intertidales de la Seine. Cette action s'exerce en particulier par les activités de nutrition et de bioturbation de ces 2 espèces, qui influencent la production primaire autant que les facteurs abiotiques, en particulier au niveau du site 2. On peut émettre l'hypothèse que le site 2 étant situé plus bas sur l'estran que le site 1, cette zone a été plus impactée par l'hydrodynamisme, permettant de mieux voir l'effet positif joué par *H. diversicolor* qui limite l'érosion et l'effet déstabilisateur joué par *S. plana* (Fig. 6). Nos résultats pourraient démontrer que les ingénieurs d'écosystèmes jouent un rôle plus important dans l'estuaire si les conditions hydrodynamiques sont plus intenses (Wright et Jones, 2004 ; Badano et Cavieres 2006, Crain et Bertness, 2006 ; Wright et al., 2006).



Principales conclusions :

- ✓ Le bivalve *Scrobicularia plana* favorise l'érosion et a un effet déstabilisateur sur la matrice sédimentaire.
- ✓ A l'inverse, le ver *Hediste diversicolor* favorise la biostabilisation des sédiments et stimulerait la croissance microphytobenthique.
- ✓ L'impact des bioturbateurs est peu visible sur les paramètres biogéochimiques dans le sédiment (matière organique sédimentaire, processus microbiens). A l'inverse, il est net sur les paramètres sédimentaires, la qualité de la matière organique dissoute et la biomasse microphytobenthique.
- ✓ Les activités de bioturbation et de nutrition de ces ingénieurs d'écosystème jouent un rôle clef sur l'habitat sédimentaire et la production microphytobenthique.



2 Mesure en laboratoire de l'effet de la bioturbation et de la consommation primaire sur les flux biogéochimiques et la production primaire microphytobenthique

Des expériences en laboratoire sur la dynamique du MPB et l'effet de la bioturbation ont été réalisées sur le site d'Arcachon à partir de matériel collecté (eau, sédiment, MPB, organismes) en baie de Seine à deux périodes Octobre 2018 (été) et Avril 2019 (hiver) aux sites 1 (vaso-sableux) et 2 (sablo-vaseux). Les résultats des campagnes de terrain révèlent, à marée basse, des effets de la bioturbation sur les caractéristiques sédimentaires et dans une moindre mesure biogéochimiques (matière organique dissoute) et le développement du MPB. Il est nécessaire de mieux évaluer les effets de la bioturbation seule sans que les autres facteurs interagissent pour comprendre et modéliser ces mécanismes. L'objectif est donc d'évaluer l'impact de l'activité en fonction de la densité contrôlée des 2 espèces majoritaires de la vasière étudiée (*Hediste diversicolor* et *Scrobicularia plana*) sur les taux de bioturbation des particules sédimentaires et des composés dissous et d'évaluer les effets sur les flux à l'interface eau-sédiment lors d'incubations.

2.1.1 Plan d'expérience

A la suite des campagnes de terrain, deux séries d'expérimentations ont été réalisées respectivement en octobre 2018 et février 2019. Environ trois semaines avant le début des expérimentations en laboratoire, le sédiment et les organismes ont été collectés au site 2 de la vasière nord de l'estuaire de la Seine. Ils ont été conservés à l'obscurité dans une chambre thermo-régulée à température constante (celle mesurée au moment de leur collecte). En parallèle, 44 enceintes expérimentales (tubes PVC 30 cm de long, 9,3 cm diamètre interne) ont été remplies avec le sédiment prélevé sur site, préalablement tamisé sur 1 mm pour enlever la macrofaune. Deux lots (A et B) de trois séries expérimentales identiques avec le sédiment du site 2 ont été lancés simultanément. Ces dernières consistaient en :

- 1 enceinte sans macrofaune (traitement « contrôle »)
- 3 enceintes correspondantes à 3 densités de *Hediste diversicolor* (HD):
 - o (1) densité naturelle [Traitement D0, 2 individus (249 ind. m⁻²)]
 - o (2) densité intermédiaire [Traitement D1, 4 individus (498 ind. m⁻²)]
 - o (3) densité forte [Traitement D2, 6 individus (747 ind. m⁻²)]
- 3 enceintes correspondantes à 3 densités de *Scrobicularia plana* (SP):
 - o (1) densité naturelle [Traitement D0, 2 individus (249 ind. m⁻²)]
 - o (2) densité intermédiaire [Traitement D1, 3 individus (332 ind. m⁻²)]
 - o (3) densité forte [Traitement D2, 4 individus (498 ind. m⁻²)]

Une quatrième série pour chaque lot (A et B) de 6 enceintes contenant du sédiment du site 1 consistait en :

- 3 enceintes sans macrofaune
- 3 enceintes correspondantes à la densité D0 de *Hediste diversicolor*

Les annélides et bivalves ont été introduits dans les enceintes expérimentales 7 jours avant le début des expériences. Pour les deux espèces, des individus de taille similaire ont été sélectionnés. Immédiatement après enfouissement, les enceintes ont été placées dans un

mésocosme tidal simulant 6 h de marée basse par tranche de 12h. Au départ de l'expérience, une solution de bromure de sodium a été ajoutée dans l'eau du mésocosme tidal de manière à obtenir une concentration initiale de 10 mmol L^{-1} . Un inoculum de MPB prélevé sur la vasière Nord de l'estuaire et mis en culture en laboratoire a, au même moment, été déposé à la surface du sédiment de toutes les enceintes expérimentales (lots A et B) en tenant compte du décalage temporel. De plus, pour le lot A, 10 g de luminophores (i.e. particules fluorescentes sous lumière UV, diamètre 20-60 μm) ont été ajoutés simultanément. La salinité et la température de l'eau du mésocosme ont été mesurées quotidiennement. En Février la salinité était de 33.7 ± 0.5 et la température de $10.0 \pm 1.4 \text{ }^\circ\text{C}$ (i.e. condition hivernale) alors qu'en Octobre elles étaient de 32.5 ± 1.1 et $20.0 \pm 2.9 \text{ }^\circ\text{C}$ (i.e. condition estivale), respectivement. Toutes les mesures expérimentales ont été réalisées durant les marées basses de jour. Durant cette période, une rampe de néons (36 Watt, 3600 Lumen) produisait un éclairage de $114 \mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ au-dessus de la surface sédimentaire pour stimuler la croissance du MPB.

Pendant 6 jours de suivi, des mesures de l'activité photosynthétique du MPB ont été réalisées à l'aide d'un fluorimètre de type imaging-PAM. De plus, des mesures d'imagerie de la microtopographie de la surface du sédiment ont été réalisées quotidiennement avec une caméra 3D (données non traitées à ce jour). Après 6 jours d'incubation, les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment (oxygène, ammonium, nitrate + nitrite, phosphate et silice) ont été mesurés puis les enceintes ont été coupées en sections verticales de 1 cm. La première tranche a été homogénéisée et utilisée pour mesurer la biomasse microphytobenthique, les EPS et la granulométrie. Pour l'ensemble des autres tranches, le sédiment a été homogénéisé pour mesurer les teneurs en sels nutritifs et la composition de la MO comme décrit précédemment pour les campagnes *in situ*. Les enceintes du second lot ont été découpées verticalement en tranches de 0,5 cm d'épaisseur de 0 à 5 cm de profondeur, de 1 cm entre 5 et 10 cm et de 2 cm entre 10 et 20 cm de profondeur. L'eau porale a été extraite dans toutes les tranches et conservées à 4°C et le sédiment a été lyophilisé. Les processus de bioturbation (remaniement sédimentaire et bioirrigation) ont ensuite été quantifiés par modélisation des profils verticaux de traceurs obtenus. Des mesures de la biomasse de chl a du MPB et des EPS ont été également mesurées dans le 1^{er} cm selon le même protocole que lors des campagnes des terrain (annexe 1).

2.2 Résultats et discussion

Les expériences en laboratoire permettent de mieux identifier le rôle d'un facteur écologique parmi les autres, pouvant se confondre *in situ*, en l'occurrence le rôle de la bioturbation sur la productivité biologique peut être difficile à distinguer des effets de la température ou de l'envasement pendant l'été. Les expériences en laboratoire permettent par exemple de faire varier l'intensité de la bioturbation sans faire varier la composition sédimentaire car l'effet de l'hydrodynamisme est supprimé dans les mésocosmes ainsi que les autres facteurs confondants. Cette expérience s'est focalisée sur 2 facteurs spécifiques en interactions: 1) le type et l'intensité de bioturbation et 2) la température. Cela permet de mieux identifier leur rôle par rapport aux données terrain et permet de construire et paramétrer les équations du modèle relatives à la bioturbation, les flux biogéochimiques et la croissance microphytobenthique dans un contexte réaliste mais simplifié, ce qui est indispensable en modélisation.



2.2.1 Mesures de bioturbation

La bioturbation désigne l'ensemble des processus de mélange de la colonne sédimentaire générés par une activité biologique. Ce terme regroupe à la fois le transport des particules (i.e. le remaniement sédimentaire) et le déplacement de l'eau interstitielle et des composés dissous (i.e. la bioirrigation). Les taux de remaniement sédimentaire et de bioirrigation sont calculés à partir de la modélisation des profils verticaux de traceurs particuliers et dissous respectivement (les luminophores pour le remaniement sédimentaire et les bromures pour la bioirrigation). De manière basique, plus la quantité de traceurs retrouvée en profondeur est importante, plus les taux de bioturbation sont élevés. Ces taux de remaniement sédimentaire et de bioirrigation permettent de quantifier l'activité globale de bioturbation des organismes.

Condition estivale

Les profils verticaux moyens de traceurs (particulaires et dissous) de chaque enceinte expérimentale des trois premières séries (site 2 uniquement) sont représentés (Fig. 30). Nous pouvons constater que l'activité de bioturbation des deux espèces est radicalement différente. Le processus de remaniement sédimentaire domine dans l'activité de bioturbation des scrobiculaires alors que celle des annélides est dominée par l'activité de bioirrigation. En effet, les scrobiculaires génèrent une activité de remaniement sédimentaire de type « biodiffuseur de surface » typique des bivalves endogés dépositores de surface. Ainsi, via leur activité siphonale et les mouvements de leur coquille, ils génèrent un transport de particules sédimentaires de type biodiffusif qui résulte en un remaniement homogène de la couche sédimentaire située entre la coquille et la surface. Un point particulier de nos résultats est l'absence d'un effet densité significatif qui pourrait suggérer l'apparition à mesure que la densité augmente (1) d'une compétition trophique entre individus et/ou (2) d'une réduction de l'activité de nutrition liée à la diminution de la quantité de matière organique labile à la surface sédimentaire. Dans les deux cas, cela pourrait expliquer *in fine* une réduction de l'aire de nutrition et donc de la surface de sédiment bioturbée à l'échelle individuelle. Concernant les annélides, celles-ci présentent une activité de remaniement sédimentaire réduite par rapport aux bivalves, caractéristique du groupe fonctionnel des diffuseurs à galerie. En revanche, elles génèrent une bioirrigation plus forte et plus profonde, avec un effet densité bien marqué. En effet, le transport d'eau interstitielle et de composé dissous à travers l'interface eau-sédiment augmente significativement avec le nombre d'individus suggérant ainsi que l'activité de ventilation n'est pas densité-dépendante. Le transport des solutés générés par ces dernières est de type non local, mis en évidence par un meilleur ajustement des profils par un modèle non-local comparé au modèle biodiffusif. Les nutriments, produits par respiration microbienne en profondeur, sont donc emmenés plus rapidement en surface, comparé au processus de diffusion, les rendant ainsi rapidement disponible pour le MPB.

Les coefficients de bioirrigation et de remaniement sédimentaire sont présentés (Fig. 31). De manière générale, nos mesures de bioturbation illustrent une forte variabilité inter-individuelle. Comme expliqué ci-dessus, l'absence d'effet densité sur l'intensité du remaniement sédimentaire des scrobiculaires peut être expliquée par une réduction de l'activité de nutrition parallèlement à la consommation de la MOP de surface et en particulier du MPB. Celle-ci pourrait résulter d'une compétition trophique ou simplement d'une réduction des taux d'ingestion à mesure que la disponibilité en nourriture diminue (i.e. comme stipulé par « l'optimal foraging theory »). La grande variabilité inter-individuelle des taux de bioirrigation chez les annélides pourrait résulter d'un comportement territorial. Ainsi, lorsque leur densité augmente, certains individus pourraient passer d'un mode de nutrition dépositore à un mode



suspensivore, résultant en une augmentation de leur activité de ventilation et, *in fine*, de bioirrigation.

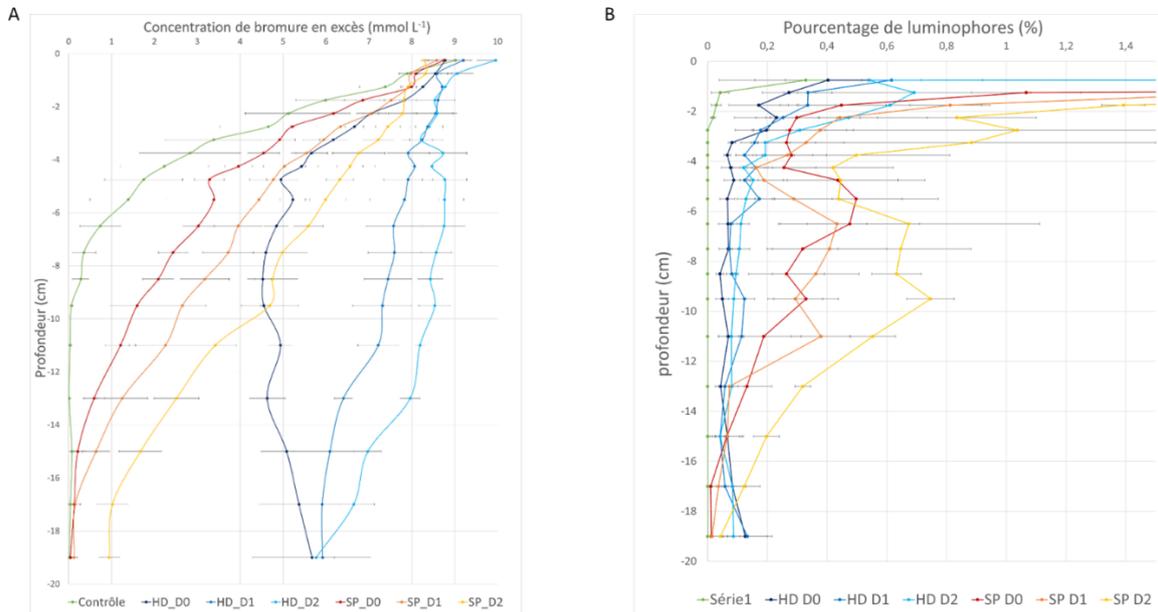


Figure 30 : Profils verticaux moyens de bromures (A) et de luminophores (B) (\pm Erreur Standard) pour chaque traitement (C : contrôle, HD : *Hediste diversicolor*, SP : *Scrobicularia plana*, D0 : densité naturelle, D1 : densité intermédiaire et D2 : forte densité) mesurés lors de la campagne estivale.

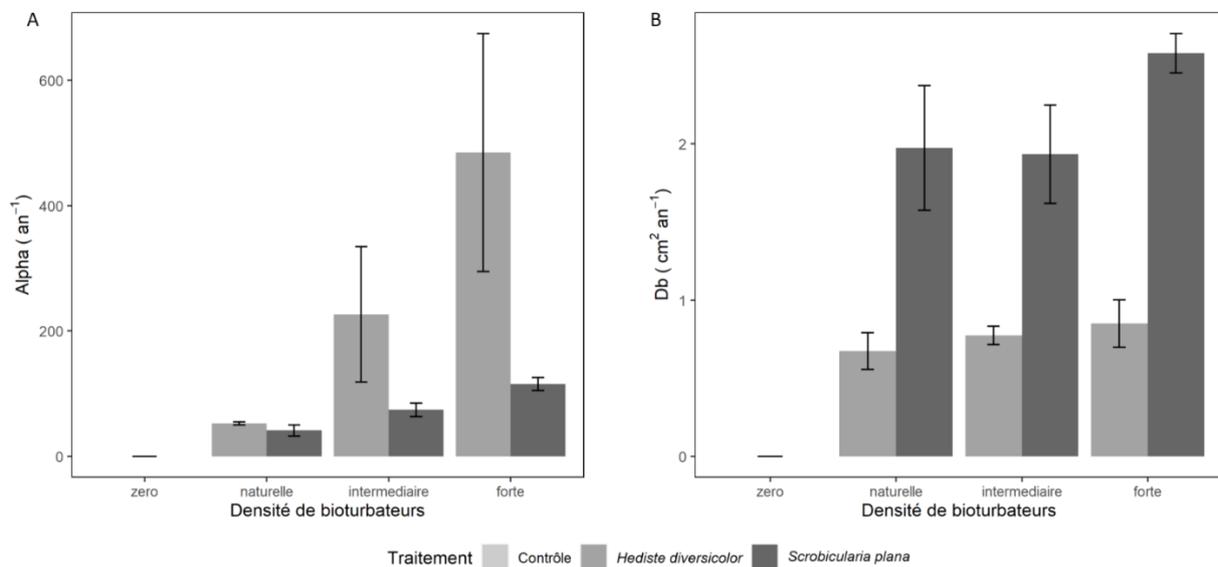


Figure 31 : Coefficient moyen de bioirrigation (A) et de remaniement sédimentaire (B) (\pm Erreur Standard) pour chaque traitement (C : contrôle, HD : *Hediste diversicolor*, SP : *Scrobicularia plana*, D0 : densité naturelle, D1 : densité intermédiaire et D2 : forte densité) mesurés lors de la campagne estivale.

Condition hivernale

Les profils verticaux moyens de traceurs dissous et particuliers sont présentés (Fig. 31). A partir de ces derniers, nous pouvons constater que le mode de bioturbation des deux espèces



reste contrasté comme observé en condition estivale. Ainsi, l'activité de bioturbation des annélides résulte essentiellement en un transport de l'eau interstitielle et des composés dissous (i.e., bioirrigation). Au contraire, chez les scrobiculaires, elle résulte en un fort remaniement sédimentaire, lié essentiellement à leur activité siphonale. Sur la base d'une comparaison de profils avec les données obtenues en condition estivale, nous pouvons estimer que l'activité de bioturbation des organismes est fortement réduite à faible température.

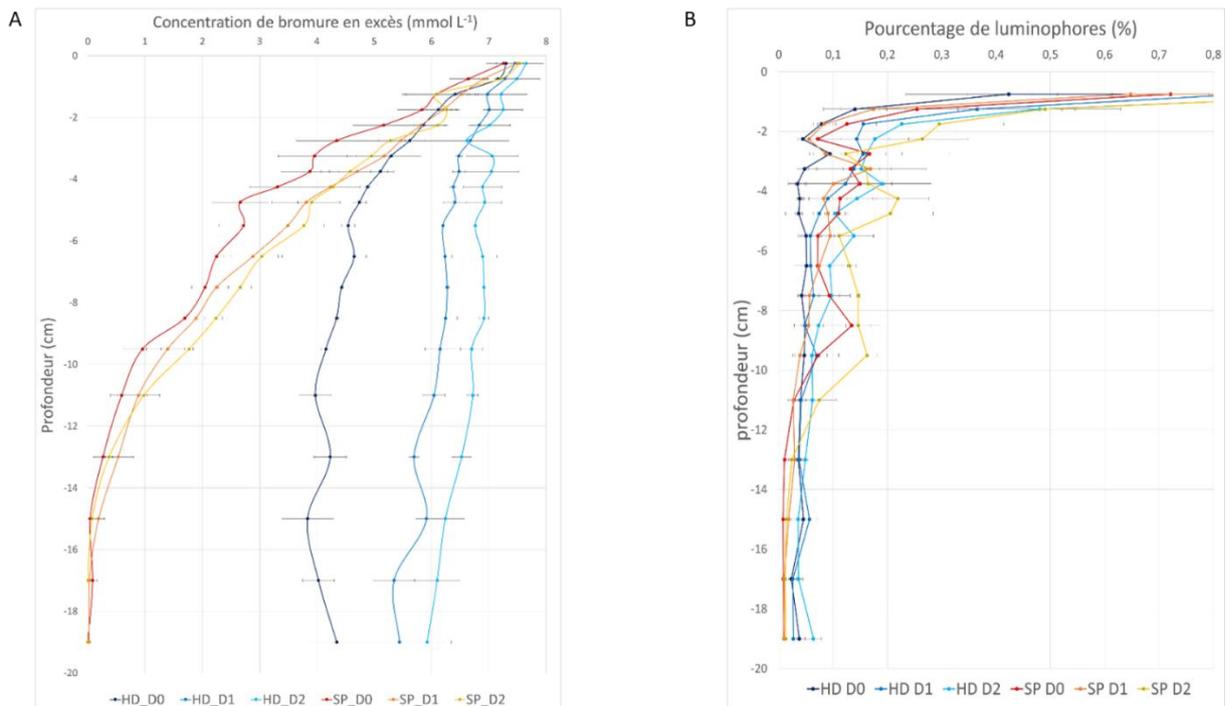


Figure 32 : Profils verticaux moyens de bromures (A) et de luminophores (B) (\pm Erreur Standard) pour chaque traitement (C : contrôle, HD : *Hediste diversicolor*, SP : *Scrobicularia plana*, D0 : densité naturelle, D1 : densité intermédiaire et D2 : forte densité) mesurés lors de la campagne hivernale.

Principales conclusions :

- ✓ L'activité de bioturbation d'*Hediste diversicolor* diffère de celle de *Scrobicularia plana*, en été comme en hiver. L'impact de la bioturbation par la faune sur le brassage particulaire et des échanges diffusifs sont très dépendants de la température.
- ✓ Le processus de transport d'eau et des composés dissous (bioirrigation) domine chez *H. diversicolor*, alors que l'activité de *S. plana* est dominée par le remaniement sédimentaire.

2.2.2 Flux biogéochimiques

Les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment (oxygène, ammonium, nitrate + nitrite, phosphate et silice) ont été mesurés par méthode d'incubation. Chaque flux est la résultante de l'ensemble des processus qui consomment ou produisent les éléments inorganiques mesurés. Un flux positif signifie que l'élément est relargué depuis le sédiment vers la colonne d'eau. A l'inverse un flux négatif est synonyme d'une consommation par le sédiment. Le but de cette expérimentation couplée était de quantifier précisément l'influence de la bioturbation sur les flux d'oxygène et de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment.

Condition estivale

Les flux mesurés en période estivale sont représentés en Fig. 32. Généralement, l'oxygène et les nitrates et nitrites sont consommés dans le sédiment, alors que l'ammonium, le phosphate et la silice sont relargués dans l'eau surnageant, avec un effet important des bioturbateurs et des effets densité très marqués. La stimulation de la consommation d'oxygène et du relargage d'ammonium résulte en partie de la respiration et de l'excrétion des organismes eux-mêmes. En se basant sur la littérature, nous avons estimé que la respiration de la macrofaune représente généralement entre 10 et 30% de la consommation d'oxygène et 20 à 60% du flux d'ammonium. L'activité métabolique des organismes ne peut donc expliquer à elle seule l'augmentation des flux biogéochimiques (en comparaison au traitement contrôle). L'activité de bioturbation intense des deux espèces étudiées stimule donc fortement la reminéralisation aérobie de la matière organique, l'oxydation des espèces réduites, ainsi que le relargage des nutriments à travers l'interface eau-sédiment. L'intensité des flux d'oxygène et de nutriments est plus forte en présence des annélides que des bivalves montrant que l'activité de bioirrigation est le principal facteur de contrôle de la dynamique biogéochimique sédimentaire. En effet, le nombre et la profondeur des galeries d'annélides augmentent considérablement la surface de l'interface eau sédiment, contrairement au terrier des scrobiculaires. De plus, leur ventilation fréquente permet un apport d'oxygène en profondeur stimulant la reminéralisation aérobie de la matière organique. Un gradient de pression d'eau interstitielle est également créé ce qui permet une diffusion de l'oxygène vers le sédiment environnant et force les échanges à l'interface eau-sédiment. En d'autres termes, l'ensemble des flux biogéochimiques est davantage affecté par la bioirrigation que par le remaniement sédimentaire à l'échelle de la durée des expériences. Il est néanmoins certain que la quantité de matière organique intégrée à la matrice sédimentaire ainsi que sa dynamique de reminéralisation sont fortement influencées par le remaniement sédimentaire mais à des échelles de temps supérieures à la durée des expériences et donc partiellement prises en compte par la méthode d'incubation. La forte variation des flux observée en présence des annélides résulte sans aucun doute de la forte variabilité de bioirrigation inter-individuelle.

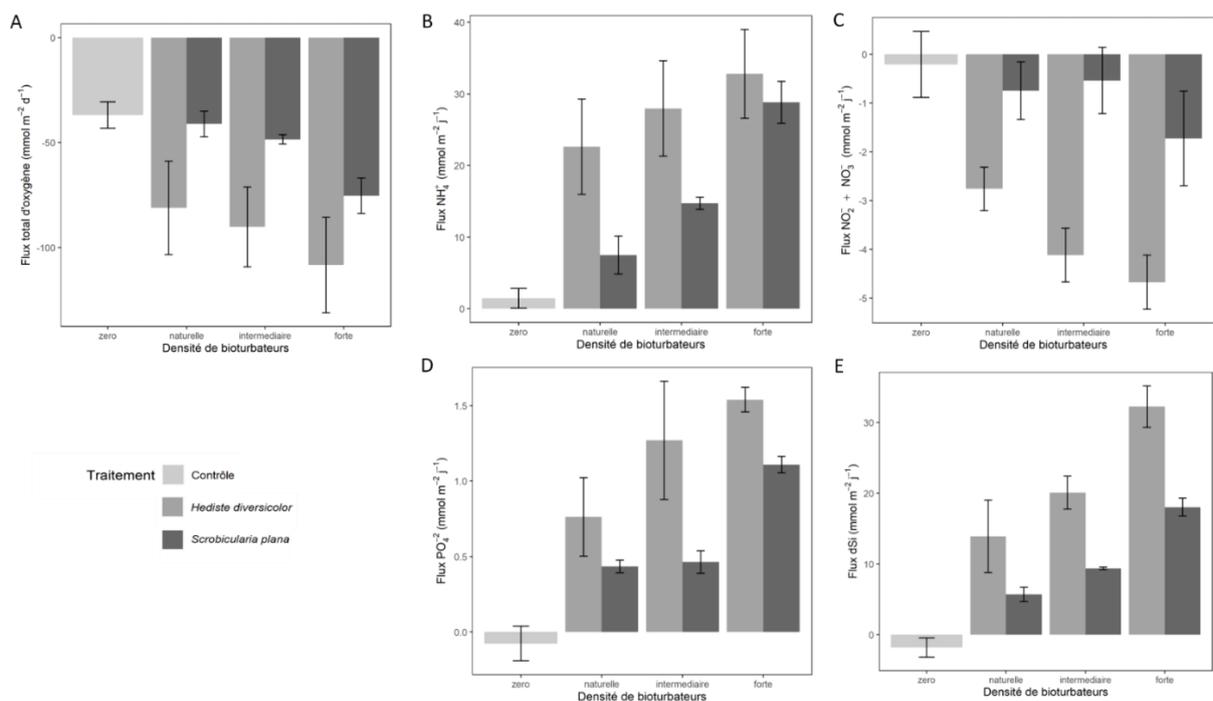


Figure 33 : Flux biogéochimiques moyens à l'interface eau-sédiment (\pm Erreur Standard) (A : oxygène, B : ammonium (NH₄⁺), C : nitrate-nitrite (NO₂⁻ + NO₃⁻), D : phosphate (PO₄³⁻) et E : silice dissoute (dSi)) pour chaque traitement (C : contrôle, D0 : densité naturelle, D1 : densité intermédiaire et D2 : forte densité) mesurés lors de la campagne estivale.

Principales conclusions :

- ✓ La biorrigation influence majoritairement les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment.
- ✓ La reminéralisation de la matière organique serait favorisée par l'augmentation de la profondeur de pénétration de l'oxygène dans le sédiment. Les nutriments seraient davantage disponibles pour le microphytobenthos via les mouvements d'eau de la faune.

2.2.3 Mesure de production primaire microphytobenthique

Durant les 6 jours de suivi, la biomasse de surface photo-synthétiquement active ainsi que les paramètres photosynthétiques ont été mesurés à l'aide d'un fluorimètre de type Imaging-PAM (Pulse Amplitude Modulated), et quantifiés grâce à une routine Matlab. La biomasse totale de MPB dans le premier centimètre, ainsi que les phéopigments, les EPS et les principaux paramètres sédimentaires (porosité, granulométrie, densité sèche) ont également été mesurés.

Pour une raison de gestion du temps à la fin de l'expérience, chaque série a été lancée avec un jour de décalage. La quantité de biomasse microphytobenthique dans l'inoculum ajoutée au départ pour chaque série n'était donc pas exactement identique. Les mesures de fluorescence ayant une résolution spatiale fine, les séries ne pouvaient pas être considérées comme réplicat en tant que tel. Une courbe de croissance de la biomasse moyenne de surface par enceinte expérimentale a donc été réalisée sur les 6 jours de suivi. La pente de cette courbe de croissance sur les 4 premiers jours était comparable entre les différentes séries, puisque la dynamique de croissance était semblable sur cette période de temps. Pour les paramètres photosynthétiques, la valeur moyenne obtenue pour chaque enceinte expérimentale a été standardisée par rapport au contrôle respectif de chaque série. Les valeurs ainsi obtenues ont ensuite été moyennées sur les 6 jours de suivi.

Condition estivale

Les images de fluorescence minimale F_0 de surface, proxy de la biomasse microphytobenthique de surface, sont représentées (Fig. 34). Pour l'enceinte contrôle, la croissance du MPB est homogène et continue sur les 4 premiers jours puis l'intensité du signal diminue, ce qui correspond au cycle de croissance. En présence d'annélides, la dynamique de croissance reste la même, mais l'hétérogénéité spatiale est plus marquée avec à la fois des zones de forte biomasse microphytobenthique et des zones où aucune activité photosynthétique n'est détectée. Pour les scrobiculaires, ces zones sans MPB représentent toujours plus de 50% de la surface sédimentaire et jusqu'à la quasi-totalité pour les densités intermédiaire et forte. Ces zones dépourvues de MPB peuvent résulter de 3 processus non-exclusifs : (1) un enfouissement via le remaniement sédimentaire, (2) une migration active des algues unicellulaires en profondeur et (3) une consommation par la macrofaune. L'hypothèse (2) peut être écartée puisque les mesures ont été réalisées durant la basse mer diurne et que le temps d'adaptation des enceintes expérimentales à l'obscurité, avant les mesures de fluorescence, était assez court pour que les cellules de MPB ne migrent pas en profondeur. L'excès de lumière peut entraîner une migration en profondeur pour les diatomées benthiques

à marée basse et elles évitent ainsi d'avoir à faire à un excès de lumière pouvant provoquer de la photoinhibition altérant l'appareil photosynthétique (Cartaxana et al., 2013). Cependant, le niveau d'irradiance en mésocosme est très largement insuffisant pour induire un tel processus. Par contre, le brassage particulaire (hypothèse 1) et la consommation (hypothèse 3) provoqué par la macrofaune bioturbatrice (en particulier par la scrobiculaire) pourrait participer à ce type de processus pour les cas SPD0 vu sur la figure 34.

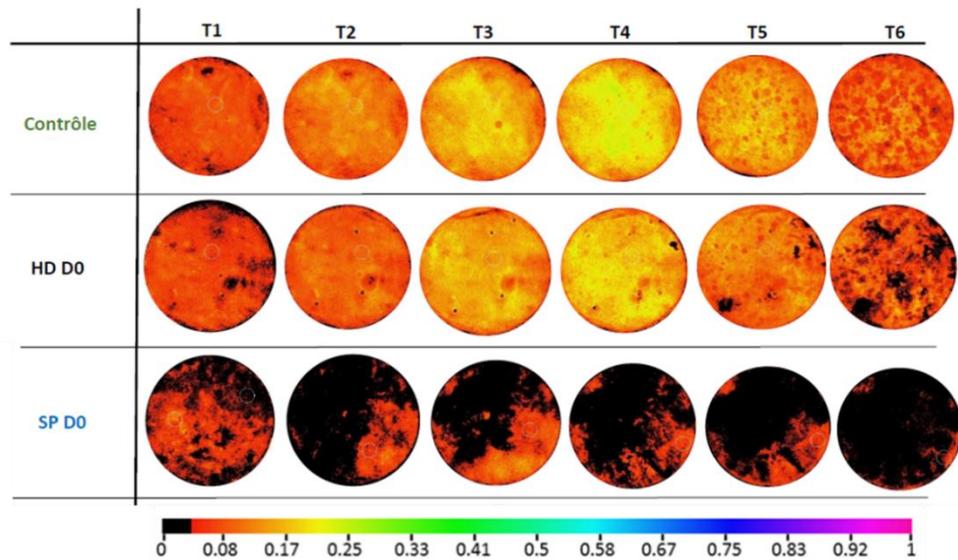


Figure 33 : Exemple d'image de fluorescence minimale F0 de surface, proxy de la biomasse de MPB de surface, pour chaque traitement d'une série (Contrôle, HD : *Hediste diversicolor*, SP : *Scrobicularia plana*, DO : densité naturelle) mesurés pendant les 6 jours de suivi lors de la campagne estivale.

Les pentes de courbe de croissance du MPB de surface sur les 4 premiers jours de suivi, ainsi que l'état physiologique du MPB (yield) et le flux d'électron (rETRmax) moyens standardisés sur les 6 jours de suivi (Tab. 2) montrent une bonne santé physiologique pour les contrôles sans faune avec des valeurs moyennes de Yield de 0.5 et de rETRmax de 110.4 (ce qui correspond à la gamme de valeurs trouvées sur les sites 1 et 2 de la vasière en octobre, Fig. 8). Les annélides, quel que soit leur densité, n'ont que peu d'impact sur la biomasse de surface du MPB ou sur les paramètres photosynthétiques (légère augmentation du yield aux 3 densités et augmentation légère de rETRmax à densité normale, puis une baisse à plus forte densité). Ces derniers semblent même s'améliorer en présence de densité naturelle du ver *Hediste*, mais de manière non significative. En revanche, les scrobiculaires impactent significativement et négativement la croissance du MPB et les paramètres synthétiques, avec un effet densité important. Cela renforce bien les conclusions du chapitre 1 où la présence de scrobiculaires semblait déprimer non seulement les biomasses de chl a microphytobenthique sur la vasière, mais aussi les capacités de production de ces microalgues.

Tableau 2 : Pente moyenne de la courbe de croissance de la biomasse de surface microphytobenthique pendant 4 jours (F0 chla), rendement photosynthétique (yield) et taux de transfert d'électron maximal relatif (rETRmax) au 6^{ème} jour de suivi pour les 7 traitements, avec des valeurs de coefficient de variation en % standardisés par rapport au contrôle spécifique de chaque série (moyenne \pm SD, n = 3).

Espèce	Densité	Pente F0chla par jour	Yield	eETRmax
Contrôle	Nulle	0.9 \pm 0.4 (eq. 100%)	0.5 \pm 0.0 (eq. 100%)	111.4 \pm 12.1 (eq. 100%)
H. diversicolor	Naturelle	95.1 \pm 13.3	110.4 \pm 1.5	104.3 \pm 3.4
	Eléevée	75.0 \pm 5.2	108.1 \pm 1.2	97.0 \pm 3.2
	Très élevée	55.2 \pm 10.2	104.1 \pm 2.3	75.4 \pm 4.2
S. plana	Naturelle	50.4 \pm 14.5	90.1 \pm 5.6	52.7 \pm 15.7
	Eléevée	24.4 \pm 4.1	63.9 \pm 0.3	14.8 \pm 3.4
	Très élevée	15.4 \pm 3.4	38.9 \pm 3.8	0.5 \pm 0.3

Les concentrations en chlorophylle *a* et les pourcentages de phéopigments montrent des niveaux proches de ceux mesurés sur le terrain (Fig. 35). A partir d'une densité intermédiaire de scrobiculaire, la quantité de chlorophylle *a* dans le premier centimètre diminue significativement. Au contraire, les phéopigments eux augmentent significativement. Très élevés globalement, ils suggéraient une très forte mortalité des diatomées benthiques (*a priori* par broutage par la macrofaune mais peut être aussi par la méiofaune pour le cas des contrôles). Dans ce cas, c'est l'intense activité de remaniement sédimentaire et de broutage des scrobiculaires impactaient négativement le MPB. En effet, il n'y a pas de compétition pour les ressources alimentaires entre les individus. La faible stimulation des flux biogéochimiques, rendant les nutriments plus disponibles pour le MPB, ne semblait pas compenser les pertes rendant le développement du biofilm difficile. Pour les vers *Hediste*, l'impact sur la biomasse de MPB était nul, quel que soit la densité. Un faible mélange des sédiments enfouissant le MPB dans le premier centimètre et/ou un faible broutage en surface étaient néanmoins très certainement présents (*cf* image de fluorescence de surface). De plus, même si les densités du ver *Hediste* augmentaient, les individus se partageraient les ressources alimentaires. La compétition inter-individuelle étant uniquement spatiale et non trophique, elle permettrait un broutage non intensif du MPB.

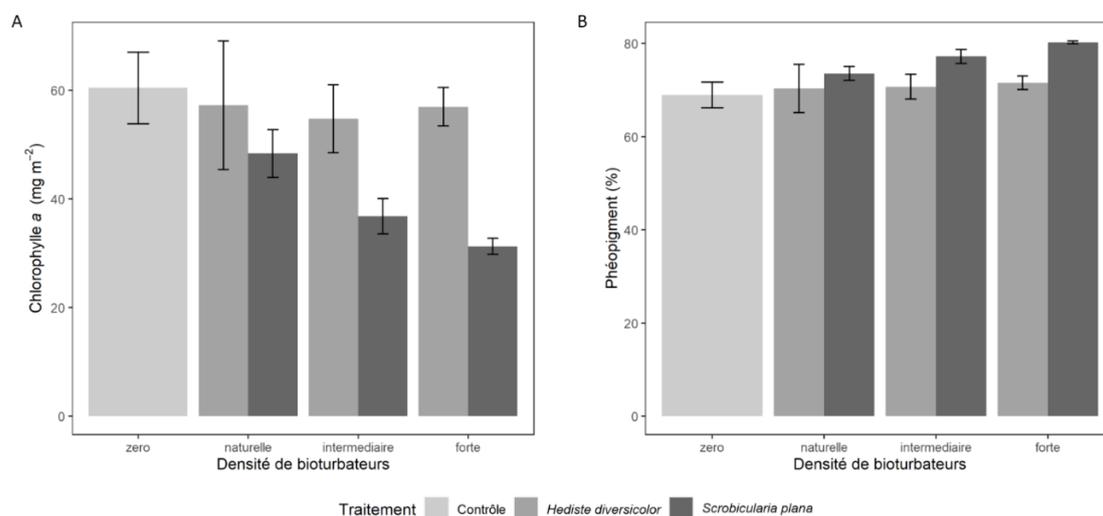


Figure 35 : Concentration moyenne de chlorophylle a (\pm Erreur Standard) (A) et pourcentage moyen de phéopigment (B) (\pm Erreur Standard) pour chaque traitement (C : contrôle, HD : *Hediste diversicolor*, SP : *Scrobicularia plana*, D0 : densité naturelle, D1 : densité intermédiaire et D2 : forte densité) mesurés lors de la campagne estivale.

Tableau 3 : Concentrations en carbohydrates et en protéines divisées par la biomasse de MPB (chl a) pour les différentes fractions extraites (colloïdale, liée et résiduelle), pour les 7 traitements (moyenne \pm SD, n = 3) lors de l'expérience estivale.

Espèces	Densité	Carbohydate : Chl a			Proteine : Chl a		
		Colloïdale	Lié	Residuel	Colloïdale	Lié	Residuel
Contrôle	Zero	5.36 \pm 1.19	5.72 \pm 1.42	5.65 \pm 0.98	0.15 \pm 0.02	0.11 \pm 0.03	0.16 \pm 0.03
<i>H. diversicolor</i>	Naturelle	6.05 \pm 2.53	6.16 \pm 2.55	6.29 \pm 2.46	0.18 \pm 0.09	0.14 \pm 0.05	0.20 \pm 0.06
	Intermediaire	6.00 \pm 1.06	6.06 \pm 1.29	6.21 \pm 1.65	0.19 \pm 0.05	0.15 \pm 0.03	0.17 \pm 0.07
	Forte	5.73 \pm 0.52	5.92 \pm 0.73	6.09 \pm 0.74	0.17 \pm 0.06	0.13 \pm 0.02	0.15 \pm 0.01
<i>S. plana</i>	Naturelle	6.80 \pm 1.17	6.98 \pm 0.95	7.25 \pm 0.94	0.21 \pm 0.03	0.14 \pm 0.02	0.16 \pm 0.02
	Intermediaire	9.07 \pm 1.26	9.40 \pm 1.03	9.62 \pm 1.24	0.26 \pm 0.05	0.18 \pm 0.04	0.30 \pm 0.09
	Forte	10.26 \pm 0.90	10.96 \pm 1.13	10.87 \pm 1.26	0.27 \pm 0.03	0.21 \pm 0.01	0.23 \pm 0.07

Les concentrations de carbohydrates et de protéines des différents types d'EPS, substances polymériques extracellulaires, ont été standardisées avec la quantité de chlorophylle a dans le premier centimètre (Tab. 3), supposant ainsi que tous les EPS mesurés ont été synthétisés par le MPB. Ces dernières sont en effet majoritairement sécrétées par le MPB et jouent des rôles différents dans la régulation interne, la protection ou bien la migration des cellules. Ces résultats viennent soutenir le fait que les scrobiculaires ont un impact négatif sur le biofilm MPB et non les annélides. En présence de scrobiculaires, la quantité de sucres et de protéines pour chaque type d'EPS augmentent avec la densité. Ce qui se traduit dans cette étude comme un stress pour les cellules MPB, qui doivent recoloniser la surface, et mettent donc toute leur énergie à reconstituer un biofilm.

Une autre expérience a été réalisée (uniquement en condition estivale) avec un sédiment légèrement différent et plus riche en vase (site 1). Seule la nature du sédiment était différente (% de fine) alors que la période d'exondation n'a pas été modifiée. Les paramètres sédimentaires ont été mesurés. Les unités expérimentales représentatives du site 2 étaient

remplies de sédiment avec un pourcentage de vase fine ($<63 \mu\text{m}$) de $39,5 \pm 2,6\%$ (pour une médiane de $94,3 \pm 9,2 \mu\text{m}$), une teneur en eau de $44,6 \pm 1,6\%$, et une densité sèche de $1214,8 \pm 24,2 \text{ kg m}^{-3}$. Pour les expériences représentatives du site 1, le sédiment était plus riche en vase avec un pourcentage ($<63 \mu\text{m}$) de $57,5\% \pm 2,1$ (pour une médiane de $45,7 \pm 3,2 \mu\text{m}$), une teneur en eau plus forte ($49,9 \pm 2,8\%$) et une densité sèche plus faible ($1142,3 \pm 39,4 \text{ kg m}^{-3}$). Concernant la bioturbation sur ce sédiment plus vaseux, les profils verticaux moyens de traceurs particuliers des enceintes contrôle et des densités naturelles d'annélides sont très similaires au site 2. Pour les profils verticaux moyens de traceurs dissous, les résultats sont également très proches, avec une concentration un peu plus importante en profondeur pour les enceintes contrôle et celles contenant les annélides (densité naturelle) du site 1. Le processus de diffusion semble donc un peu plus important sur ce site.

Aucune différence majeure n'est observée pour les flux biogéochimiques entre le site 1 et 2.

Concernant le MPB, seule une concentration un peu plus importante en chl *a* dans le premier centimètre de l'enceinte contrôle est notable au site 1 comparé au site 2 ($88 \pm 2 \text{ mg m}^{-2}$ au site 1 et $60 \pm 7 \text{ mg m}^{-2}$ au site 2 ; moyenne \pm ES). A partir des images de fluorescence minimale de surface, proxy de la biomasse de surface microphytobenthique, nous pouvons clairement observer, tout comme au site 2, que la présence des annélides à densité naturelle augmente l'hétérogénéité spatiale, avec des zones où la biomasse de MPB de surface peut être même supérieure à l'enceinte contrôle et des zones où elle est nulle. La concentration des EPS est également un peu plus importante au site 1, comparé au site 2, pour tous les types d'EPS et pour tous les traitements. Le biofilm microphytobenthique semblerait donc un peu mieux établi au site 1 qu'au site 2, ce qui a été observé sur le terrain également dans les conditions estivales naturelles (sans ensemencement de faune ; Fig. 7).

Condition hivernale

Les images de fluorescence minimale F_0 de surface, proxy de la biomasse microphytobenthique de surface, sont représentées (Fig. 36). Pour la carotte contrôle, la croissance du MPB est homogène et continue sur les 5 premiers jours puis l'intensité du signal diminue, ce qui correspond au cycle de croissance. La croissance semble ralentie comparé à la condition estivale dû à la faible température. En présence d'annélides, la dynamique de croissance est la même, mais avec une hétérogénéité spatiale plus marquée qu'en été. Les zones noires s'étendent de la bordure au centre de la carotte au cours du temps. Pour les scrobiculaires, ces zones sans MPB sont moins accentuées qu'en été, mais toujours plus prononcées comparé aux annélides. Un effet densité est visible pour les deux espèces (voir annexe 3). Le calcul des biomasses de surface et des paramètres photosynthétiques sera réalisé prochainement.

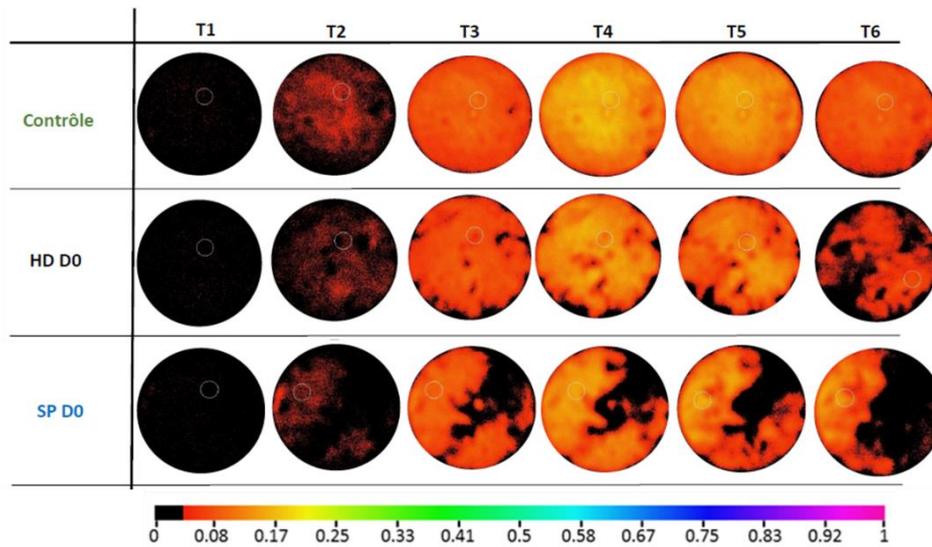


Figure 35 : Exemple d'image de fluorescence minimale F0 de surface, proxy de la biomasse de MPB de surface, pour chaque traitement d'une série (Contrôle, HD : *Hediste diversicolor*, SP : *Scrobicularia plana*, D0 : densité naturelle) mesurés pendant les 6 jours de suivi lors de la campagne hivernale.

Les concentrations en chl a et les pourcentages de phéopigments sont représentés figure 37. Contrairement à la condition estivale, la présence des deux espèces fait diminuer la biomasse de MPB dans le premier centimètre, alors que les pourcentages de phéopigments eux augmentent. La faible activité de broutage des organismes semble être le processus dominant à cette température. En effet, la faible activité de bioturbation des organismes ne stimule que légèrement les flux biogéochimiques, et ne semble donc pas compenser les pertes liées à la nutrition des organismes, avec un effet densité visible. Les concentrations des différents types d'EPS n'ont pas été mesurées lors de cette campagne.

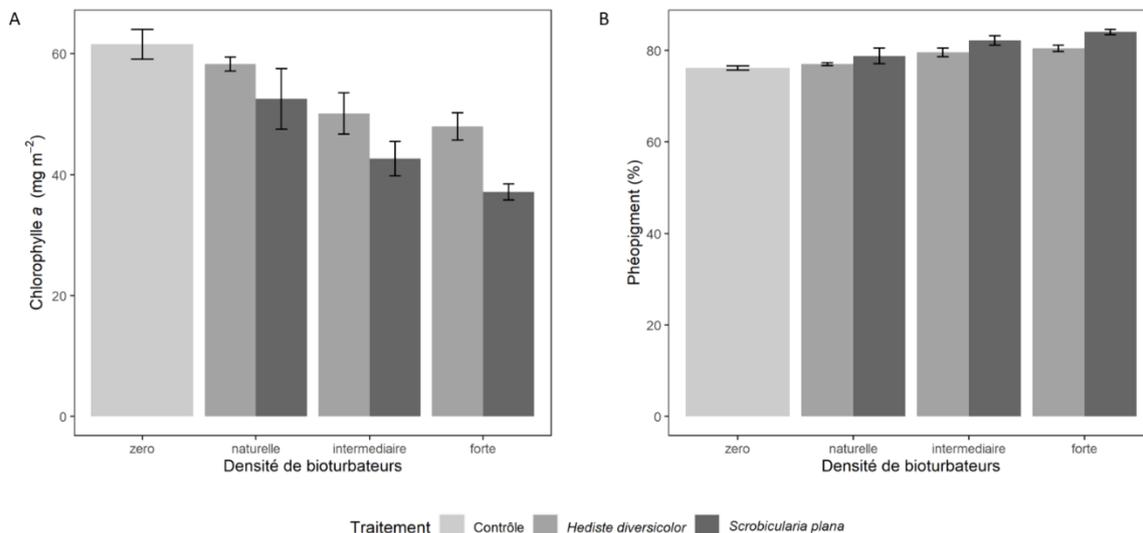


Figure 37 : Concentration moyenne de chlorophylle a (\pm Erreur Standard) (A) et pourcentage moyen de phéopigment (B) (\pm Erreur Standard) pour chaque traitement (C : contrôle, HD : *Hediste diversicolor*, SP : *Scrobicularia plana*, D0 : densité naturelle, D1 : densité intermédiaire et D2 : forte densité) mesurés lors de la campagne hivernale.

Principales conclusions :

- ✓ En été, l'intense activité de remaniement sédimentaire et de broutage de *S. plana* influence négativement et de manière significative la croissance du microphytobenthos.
- ✓ Par contraste, le ver *H. diversicolor* semble ne pas avoir d'influence directe sur la biomasse de microphytobenthos en été. Le broutage de la biomasse serait finalement compensé par l'effet positif de la bioirrigation par *H. diversicolor* sur la croissance microphytobenthique.
- ✓ En conditions hivernales, la présence de *S. plana* et d'*H. diversicolor* fait diminuer la biomasse de microphytobenthos, ralentie par rapport aux conditions estivales.

2.2.4 Bilan de l'impact des bioturbateurs sur le MPB

Un bilan synthétique est présenté en Fig. 38. Pour plus de détail, une autre expérience préliminaire à ces 2 expériences en mésocosme a été réalisée en condition hivernale et ses résultats ont fait l'objet d'une publication dans le journal Marine Environmental Research (Morelle et al. 2021, annexe 3).

L'analyse du biofilm à microéchelle (parties précédentes et Annexe 3) confirme l'impact négatif de *Scrobicularia plana* sur le MPB, probablement en lien avec l'effet déstabilisateur déjà observé *in situ* pour ce bivalve (Chapitre 1). La quantité de chlorophylle *a* en surface et les valeurs de production primaire évaluées pour chaque enceinte expérimentale diminuent drastiquement en présence de ce bioturbateur, même à faible densité. Au vu des fortes densités de scrobiculaires déjà observées sur la vasière de la Seine et par extrapolation directe, il ne devrait logiquement plus y avoir de MPB sur la vasière. Or, des études antérieures ont montré que la vasière était un « hot spot » de MPB.

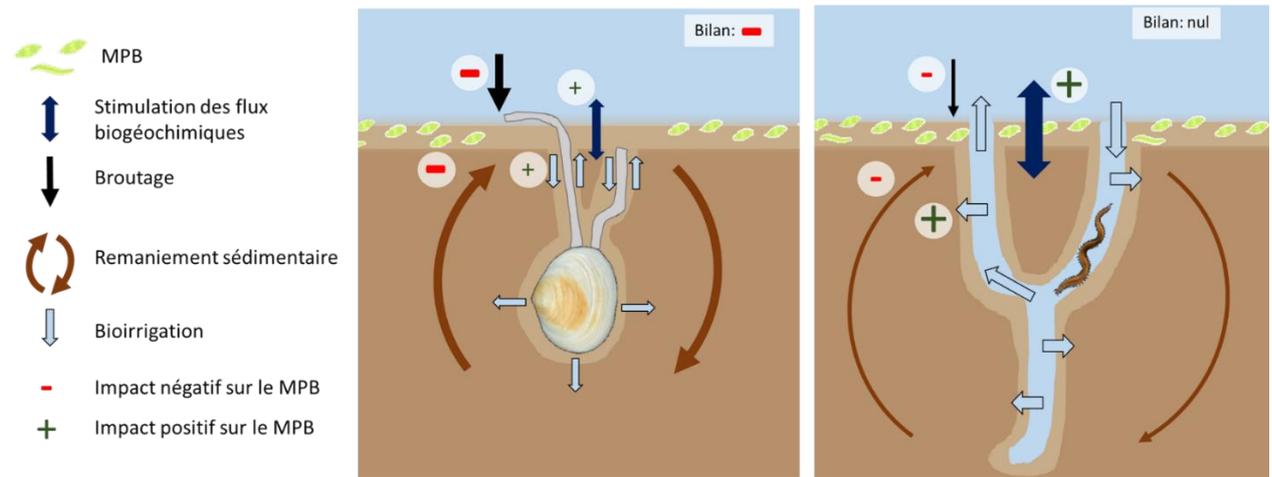
Nous pouvons donc émettre l'hypothèse qu'en condition naturelle, certains facteurs stimulent la dynamique microphytobenthique et viennent indirectement compenser la pression de prédation par les scrobiculaires.

Cela peut notamment s'expliquer par la présence d'une co-habitation entre le bivalve *Scrobicularia plana* et l'annélide *Hediste diversicolor*. Contrairement aux scrobiculaires, les annélides ne semblent pas inhiber la croissance du biofilm de surface, mais stimulent très efficacement les flux de sels nutritifs (NH_4^+ , Si et PO_4^{2-}) résultant de la dégradation de la matière organique issue des couches profondes et son transport rapide (i.e. non-local) au sein de la colonne sédimentaire. La présence de ce bioturbateur permet même la présence de patch, à microéchelle, de forte concentration de chlorophylle *a*, plus importante que dans les enceintes sans macrofaune. La production primaire estimée est également plus importante. Cette observation peut être expliquée par le fait que les annélides sont des biodiffuseurs à galerie qui, comme vu dans la partie bioturbation et flux biogéochimiques, vont stimuler la reminéralisation aérobie de la matière organique même en hiver, et rendre les nutriments disponibles en surface par les mouvements d'eau porale. La croissance du MPB est donc potentiellement stimulée. Or plus la densité du ver *Hediste* augmente, plus la production primaire estimée diminue. Cette diminution peut s'expliquer par une perte de biomasse due au broutage, puisque l'estimation de la production primaire est fortement corrélée à la biomasse présente.

Les effets des assemblages d'espèces et de la cohabitation de *Hediste* et *Scrobicularia* rend le milieu plus hétérogène sur le terrain qu'en condition monospécifique et cela doit engendrer

la mise en place de processus « auto-organisés » complexes (Weerman et al. 2011) et favorables à une forte hétérogénéité spatiale impliquant le couplage physique-biologie, et donc au maintien d'un fonctionnement de cet écosystème relativement optimal en termes de productivité.

Condition estivale



Condition hivernale

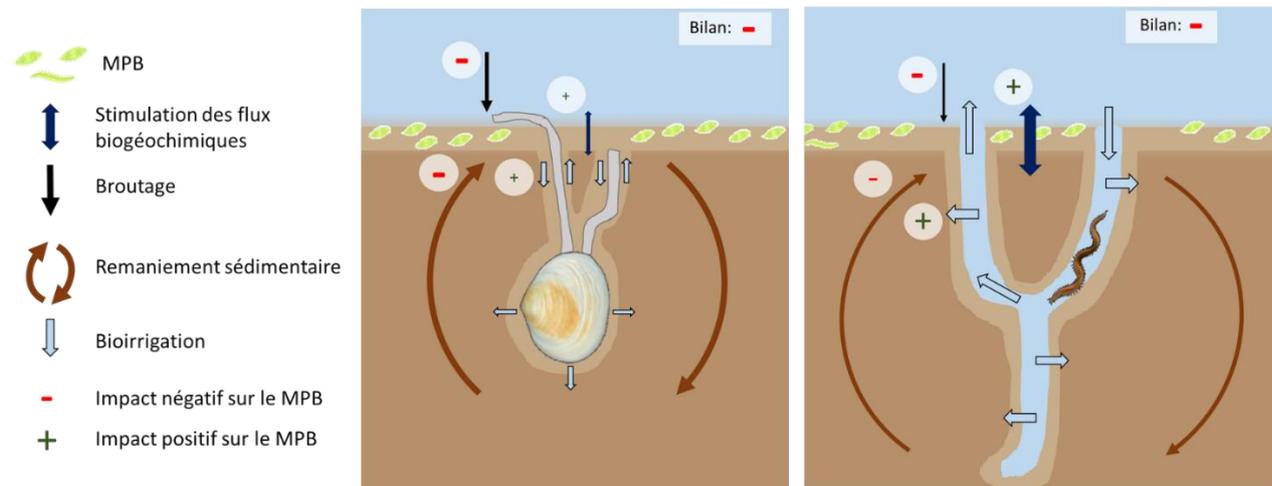


Figure 38 : Schéma bilan de l'effet des bioturbateurs sur les mélanges des particules et échanges dissous dans les eaux porales.

3 Modélisation hydro-sédimentaire et biogéochimique dans une vasière intertidale de l'estuaire de la Seine

3.1 Contexte écologique

Les sédiments des zones côtières peu profondes sont le site d'une importante transformation de la matière organique. Le microphytobenthos (MPB) regroupe différents organismes autotrophes (diatomées, dinoflagellés, euglènes, cyanobactéries) parmi les plus productifs des sédiments des zones côtières (Underwood & Kromkamp, 1999 ; Serôdio & Catarino, 2000). Aux latitudes tempérées, le MPB est dominé par les diatomées (Admiraal, 1984; MacIntyre et al., 1996; Underwood and Kromkamp, 1999). Situé à l'interface sédiment-eau ou sédiment-air, le MPB joue un rôle important dans la diagenèse des premiers millimètres de sédiment en surface. À travers la photosynthèse, il fixe du carbone inorganique en carbone organique et dégage de l'oxygène. Il utilise également l'azote dissout dans les eaux porales du sédiment. De plus, le MPB excrète une grande part (~60%) de la production via des polysaccharides extracellulaires (EPS ; Middelburg et al. 2000 ; Goto et al., 2001, van den Meersche et al., 2004). Le MPB et les EPS associés constituent ainsi du carbone assimilable pour les organismes hétérotrophes dont les bactéries (Middelburg et al., 2000; Oakes et al., 2010 ; Bellinger et al., 2009; Oakes et al. 2016). Ses multiples rôles dans la biogéochimie du sédiment en fait un compartiment non-négligeable à considérer dans les modèles de diagenèse du sédiment.

Le MPB peut migrer à la surface du sédiment pour s'exposer à des niveaux de lumière suffisants à la photosynthèse en milieu intertidal et subtidal. Ces migrations sont notamment rendues possibles par l'excrétion d'EPS (Edgar and Pickett-Heaps, 1983). Cette capacité de migration dans le sédiment est donc un moyen pour le MPB de rester dans des conditions optimales de croissance et éviter des conditions stressantes en lien avec la marée, la température du sédiment, la lumière, la dessiccation, les nutriments et le broutage (Kingston, 2002; Saburova and Polikarpov, 2003). Ce rythme de migration régulé par des facteurs exogènes tels que la marée et la lumière peut être maintenu sur plusieurs jours sans changement environnemental, révélant ainsi l'existence d'une horloge interne « chonobiologique » (Consalvey et al., 2004 ; Guarini et al., 2000 ; de Brouwer and Stal, 2001; Mitbavkar and Anil, 2004). Des facteurs endogènes tels que les besoins en nutriments peuvent également être responsables des migrations verticales du MPB (Kingston, 2002). Ces migrations seront ainsi régulées selon la répartition verticale des nutriments dissous dans le sédiment et rythmé par la photosynthèse en surface (assimilation de carbone) et l'assimilation d'azote dans les couches profondes du sédiment (Kingston, 2002). La répartition et la disponibilité verticale des nutriments dissous dans le sédiment peut notamment être impactée par la bioturbation (D'Hondt et al., 2018; Swanberg, 1991, Chennu et al., 2015, Eriksson et al. 2017, chapitre 2). Il est donc nécessaire que les modèles de dynamique du MPB soient couplés avec la diagenèse du sédiment pour reproduire ces processus et contribuer à une meilleure estimation de la production primaire (PP) et des échanges de carbone et d'azote dans le sédiment.

Le MPB est intégré dans certains modèles de flux de masse depuis 1997, d'abord en tant que compartiment subtidal. Le but de ces démarches était d'étudier l'impact du MPB sur les cycles biogéochimiques à l'interface eau-sédiment et ses interactions avec les autres compartiments tels que les bactéries, le phytoplancton et les organismes dépositores benthiques (Murray and Parslow, 1997 ; Blackford, 2002 ; Hochard et al., 2010, 2012 ; Brito et al., 2011). Un seul de ces modèles (Bruto et al., 2011) a considéré les migrations du MPB qui sont pourtant également effectives en milieu subtidal (Ní Longphuirt et al., 2009). Récemment, le modèle développé par Rakotomalala et al. (2019) visait à analyser le fonctionnement biogéochimique d'un système benthique intertidal couplant MPB-EPS-bactéries-nutriments. Ce modèle prend en compte la migration verticale du MPB en fonction de la lumière et de la marée mais aussi en fonction des besoins cellulaires en azote et en carbone décrit par Kingston (2002). Les cellules restent à la surface jusqu'à ce que le contenu en carbone de la cellule excède de façon trop importante le contenu en azote. Dans la couche aphotique du sédiment, le MPB migre vers la surface du sédiment si le contenu en azote devient trop excédentaire. Une telle paramétrisation a montré des résultats satisfaisants en comparaison à des observations en mésocosmes. L'appauvrissement en nutriments dans le modèle limite la croissance du MPB en l'absence d'une diffusion accélérée des nutriments par l'activité de la faune (bioturbation, bioirrigation, sécrétion). Ces résultats révèlent l'importance de mieux considérer le rôle des flux d'eaux porales en fonction de la granulométrie dans le modèle dans le but de reproduire correctement la dynamique diagénétique du sédiment, le rôle de la bioturbation sur les échanges d'éléments dissouts et l'activité photosynthétique du MPB dans les modèles de flux de masse.

Les travaux de modélisation du projet PHARESEE ont visé dans un premier temps à reproduire la diagenèse d'une colonne de sédiment discrétisée sur la verticale afin d'y ajouter la dynamique du MPB, sa PP et, pour la première fois, ses migrations verticales en lien avec la dynamique des nutriments. Ces développements s'appuieront sur deux objectifs spécifiques :

- Comprendre et modéliser la production primaire microphytobenthique en relation avec la dynamique sédimentaire et les processus biogéochimiques impliquant la reminéralisation de la matière organique, la sécrétion d'EPS, la production bactérienne et la bioturbation ;
- Paramétrer le modèle à partir des expériences en mésocosmes en prenant en compte la variabilité des faciès sédimentaires pour mieux évaluer l'effet de ce facteur sur la biodiffusion de l'azote en fonction du gradient sablo-vaseux et de la bioturbation par la faune benthique (méiofaune et macrofaune).

Il faut comprendre que la modélisation de la croissance microphytobenthique sur ces vasières intertidales est réalisée en relation avec l'ensemble des flux biogéochimiques (C/N), la dynamique sédimentaire et la bioturbation. Cela constitue un véritable challenge scientifique car il s'agit d'imbriquer des sous-modèles (ou modules) les uns dans les autres au sein d'algorithmes de plus en plus complexes. La conceptualisation du modèle de production primaire peut être vue comme mécanistique (« process-based »), puisqu'elle fonctionne comme un modèle océanographique simulant la production primaire phytoplanctonique dans une couche euphotique très épaisse et dépendant 1) de la lumière reçue par le haut et 2) des nutriments dont une partie est reminéralisée sur place et une partie vient du bas. Pour ce modèle microphytobenthique, on retrouve le même niveau de complexité mais avec une discrétisation physique beaucoup plus fine, puisque la couche photique au sein des sédiments fait quelques millimètres et les processus se font à une échelle verticale très fine, avec les

turbulences et des mouvements chronobiologiques (migration) jouant le rôle d'énergie auxiliaire pour accéder aux 2 types de besoins métaboliques principaux de ces microalgues (carbone par la photosynthèse mis en réserve et azote pour la croissance structurelle). Nous pourrions faire l'analogie entre 1) le fonctionnement biogéochimique sur une couche photique épaisse de plusieurs dizaines de mètres dans un milieu pélagique avec une production primaire phytoplanctonique (résolution verticale de l'ordre de 0,1 à 1m) et 2) celui d'une couche photique très fine (quelques millimètres à quelques centaines de μm) pour simuler la production primaire microphytobenthique. Le raffinement physique et la taille des mailles est donc beaucoup plus fin ici que dans les modèles classiques et les processus d'échanges entre stocks et les flux doivent être simulés correctement dans un système multicouche avec une résolution verticale de l'ordre de 10-100 μm .

Le fonctionnement du modèle microphytobenthique dépend de la variation des variables d'états suivantes : Température (simulée par le modèle thermique) et concentrations en azote (modèle biogéochimique), mais aussi dans une moindre mesure de la dynamique sédimentaire dont les pertes par érosion, l'ensemencement du sédiment par sédimentation, atténuation de la lumière en superficie du lit sédimentaire (fonction de la quantité respective de vase et de sable).

Le modèle biogéochimique, quant à lui, simule les différentes fractions d'azote et de phosphore, en répondant directement à la température (modèle thermique), la labilité de la matière organique et l'apport de MOP et MOD en surface (à partir du modèle biogéochimique de la colonne d'eau – modèle BLOOM). Il varie en fonction de la dynamique sédimentaire, incorporant les effets des différents types de bioturbation (modèle MUSTANG).

Le modèle thermique répond surtout à la dynamique du recouvrement par l'eau (modèle hydrodynamique de la propagation de la marée) et des échanges thermiques (modèle hydrodynamique et forçage météorologique, énergie du rayonnement solaire).

Le modèle sédimentaire (MUSTANG) dépend du modèle hydrodynamique (forçage par les vagues et la marée et des processus advectifs du transport de la masse d'eau), et de l'effet de la faune benthique (bioturbation et effet directs sur l'érodabilité : module EROBIO).

Nous pouvons donc considérer que certaines sorties du modèle sont plus fiables que les autres puisque certaines variables sont sensibles à des erreurs cumulées pour les processus les plus complexes et tous en interaction les uns avec les autres.

Les différents sous-modèles peuvent être classés dans l'ordre suivant du plus robuste au moins précis :

- Hydrodynamique (hauteur d'eau et courant)
- Dynamique thermique
- Dynamique sédimentaire
- Dynamique biogéochimique
- Dynamique microphytobenthique

En effet, le modèle microphytobenthique peut être vu comme un modèle de production primaire, lui-même faisant partie d'un modèle biogéochimique, qui est lui-même incorporé dans un modèle sédimentaire contenant à la fois un module thermique et un module de

bioturbation. Tous ces modèles sont dépendants du modèle hydrodynamique régulant l'ensemble.

3.2 Développement et paramétrisation du modèle 1DV avec cycles biogéochimiques et production primaire microphytobenthique

3.2.1 Configuration du modèle

Les expériences en laboratoire sur la dynamique du MPB et l'effet de la bioturbation ont été réalisées sur le site d'Arcachon à partir de matériel collecté (eau, sédiment, MPB, organismes) en baie de Seine à deux périodes Octobre 2018 (été) et Avril 2019 (hiver) aux sites 1 (vaso-sableux) et 2 (sablo-vaseux). Les résultats des campagnes de terrain révèlent des effets de la bioturbation sur les caractéristiques sédimentaires, sur la qualité de la MOD et le développement du MPB. Le détail des équations du modèle et le couplage entre processus biogéochimique (flux d'azote et de carbone) et production primaire microphytobenthique est décrit dans l'annexe 4.

Les tests réalisés sur l'introduction de la bioturbation dans le modèle ont été réalisés sans effet du broutage par les espèces de faune étudiées (consommation primaire). Sur la base des résultats en mésocosme, la profondeur de bioturbation considérée a été fixée à 10 cm, avec un effet constant sur celle-ci. Le coefficient de remaniement sédimentaire testé a été fixé à partir des premiers résultats avec une valeur de $6.24 \times 10^{-12} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ (Anaïs Richard et Olivier Maire, Com. pers.). Quant au coefficient de bio-diffusion, **en l'absence de valeur sur les manipulations en mésocosme, un coefficient multiplicateur de la diffusion moléculaire de 40 a été choisi comme suggéré par les travaux de Hedman et al. (2011).**

Le modèle 1DV est une version idéalisée d'une colonne de sédiment en l'absence de processus de dépôt et d'érosion. Le cycle marée haute/marée basse est reproduit par la présence/absence d'une épaisseur d'eau de 50 cm au-dessus de la colonne de sédiment. Les processus d'advection et diffusion dans la colonne d'eau sont négligés. Le cas 1DV est donc idéal pour simuler la dynamique des nutriments et du MPB dans les carottes de sédiments du mésocosme. Les cycles marée haute/marée basse et jour/nuit sont identiques à ceux imposés en mésocosme. La discrétisation verticale choisie pour le cas 1DV est la suivante : 2 couches de 0,25 mm, 5 couches de 0,5 mm, 7 couches de 1mm, 4 couches de 5 mm, 4 couches de 1 cm et 7 couches de 2 cm.

La répartition verticale initiale des variables d'état est décrite dans le tableau 3.

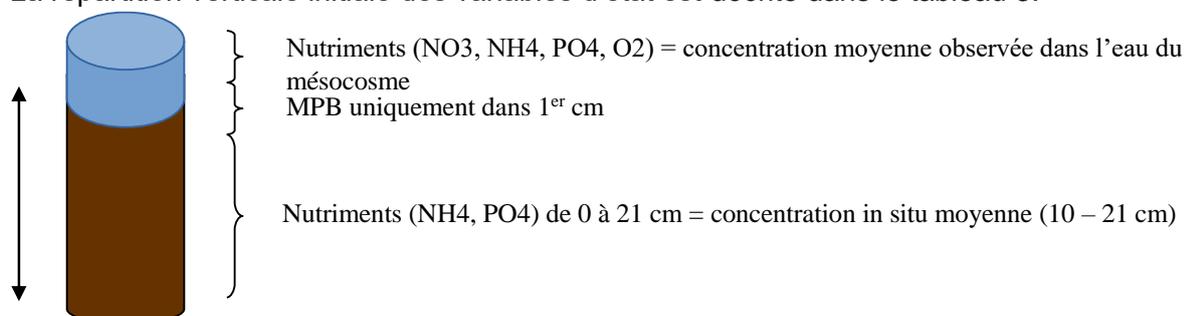


Figure 39 : Répartition verticale initiale des variables d'état du modèle 1DV dans le sédiment.

Tableau 4 : Conditions initiales pour chaque site et chaque saison.

Variable	Site 1		Site 2		Commun	
	hiver	été	hiver	été	hiver	été
Porosité (-)	-	0.67	0.66	0.55		
% fine	-	72	48.5	43.2		
Concentration sédiment (kg m ⁻³)	-	1090	1095.5	1271.9		
NO ₃ sed. (µmol L ⁻¹)	-	0	0	0		
NH ₄ sed. (µmol L ⁻¹)	-	580	316	580		
PO ₄ sed. (µmol L ⁻¹)	-	53	143	29		
MPB sed. (µmol L ⁻¹)					600	600
NO ₃ eau (µmol L ⁻¹)					22.21	24
NH ₄ eau (µmol L ⁻¹)					22.23	8
PO ₄ eau (µmol L ⁻¹)					1.4	1,1
Temp. sed. (°C)					12.8	19.4
Lumière (µmol photons m ⁻² s ⁻¹)					113.8	102

La concentration de nutriments dans l'eau est assumée comme constante au cours du temps dans le modèle (Tab.4). La diffusion moléculaire dans le sédiment et à l'interface eau/sédiment est égale à $1 \times 10^{-9} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ et $1 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$, respectivement.

3.2.2 Résultats

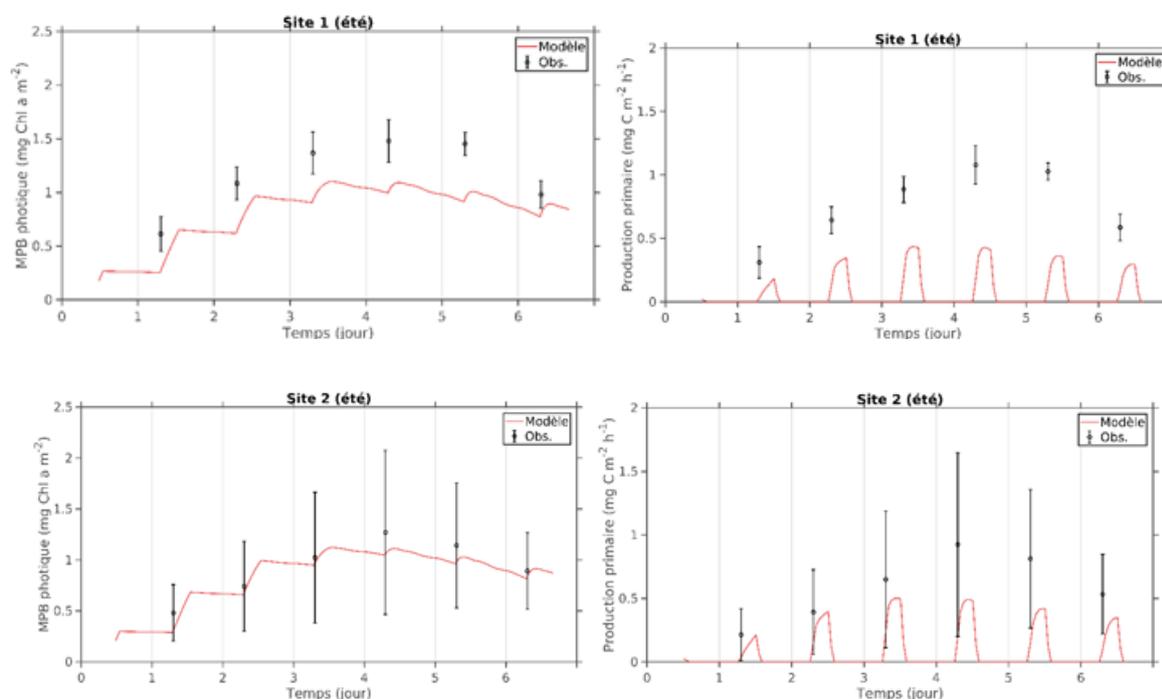


Figure 40 : Biomasse de MPB (mg Chl a m²) dans la couche photique dans les carottes correspondantes aux sites 1 et 2 en été (graphiques de gauche) et de la production primaire estimée (graphique de droite). Les observations représentées en noires correspondent à la moyenne ± écart type estimée à partir des mesures en imaging PAM.

Les biomasses de MPB ont été particulièrement faibles dans le mésocosme car le niveau de lumière était très limitant. Le modèle 1DV a cependant reproduit correctement la dynamique

de la biomasse de MPB dans la couche photique à la surface des carottes de l'expérience en mésocosme. La biomasse simulée a suivi la dynamique des observations avec un maximum aux 3^{ème} et 4^{ème} jours pour les deux sites pour ensuite décliner les jours suivants (Fig. 40). Néanmoins, les concentrations simulées de MPB étaient davantage fidèles aux observations pour les carottes du site 2 que pour celles du site 1 (Fig. 40). Comme pour la biomasse de MPB, la dynamique temporelle de la production primaire du MPB a été correctement reproduite par le modèle avec un maximum de production aux jours 3 et 4 ($\sim 0.5 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) et un déclin les jours restants (Fig. 40). Le modèle a également simulé une production primaire du MPB dans les carottes du site 1 qui s'écarte davantage des observations en sous-estimant la croissance observée (Fig. 40).

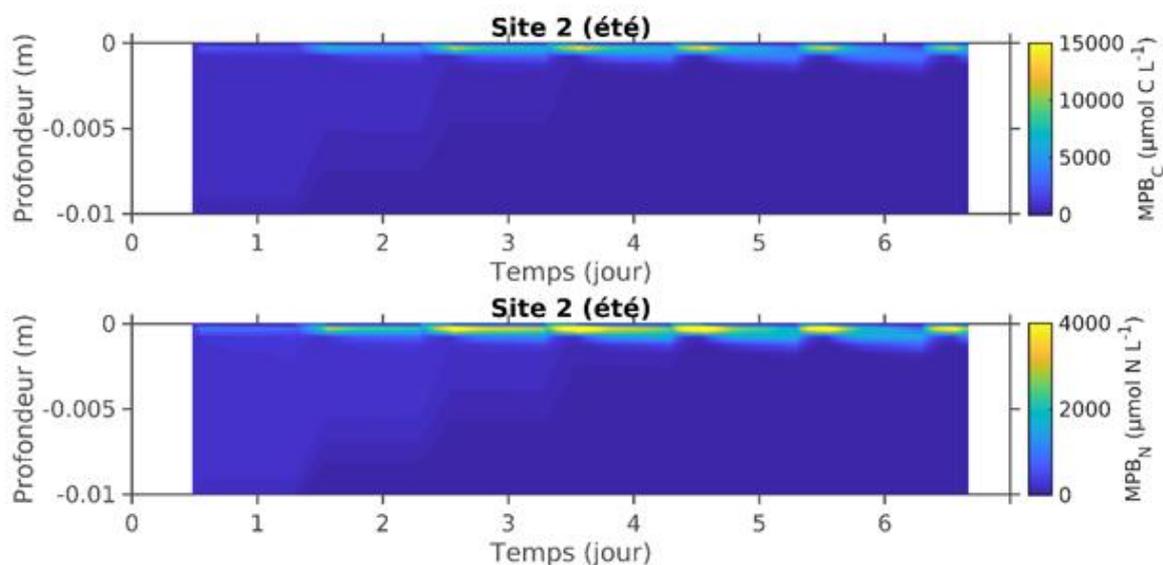


Figure 41 : Distribution verticale de MPB ($\mu\text{mol C L}^{-1}$ et $\mu\text{mol N L}^{-1}$) sur la profondeur dans les carottes de sédiment correspondantes au site 2 pendant la période des expérimentations en été.

La biomasse de MPB en C et N dans les carottes du site 2 en été s'est verticalement concentrée essentiellement sur les 250 premiers μm de sédiment au bout du 3^{ème} jour (Fig. 41). La distribution verticale de la biomasse de MPB simulé reflète bien le comportement de migration journalière du MPB à la surface du sédiment pendant la marée basse de jour puis un retour en profondeur (Fig. 41). La biomasse de MPB en C et en N simulée par le modèle est plus forte en surface et dans les 250 premiers μm que dans les carottes de sédiment correspondantes au site 1. A l'opposé, la biomasse de MPB en C et en N simulée par le modèle au-delà des 250 μm est plus forte au site 2 qu'au site 1.

Les résultats obtenus sont très similaires entre le site 1 et le site 2 dans les 2 simulations avec 0.81 ± 0.26 et $0,84 \pm 0.26 \text{ mg Chl a.m}^{-2}$ en biomasse. Cependant, si la biomasse de MPB dans la couche photique est équivalent sur les 2 sites, la production primaire intégrée sur la période d'expérimentation et la profondeur de la couche photique sont plus élevées dans les carottes correspondantes au site 2 (12.3 mg C m^{-2} et 1.3 mm , respectivement) que dans celles correspondantes au site 1 (10.8 mg C m^{-2} et 1.1 mm , respectivement). La différence de niveau de production primaire dépend dans le modèle exclusivement de la différence de granulométrie, car la vase laisse moins bien pénétrer la lumière que le sable (et le sédiment du site 1 était légèrement plus riche en vase).

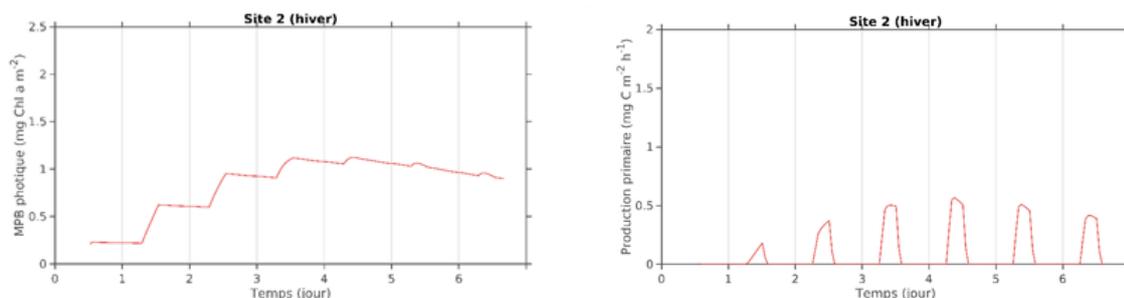


Figure 42: Biomasse de MPB (mg Chl a m⁻²) dans la couche photique dans les carottes correspondantes au site 2 en été (graphique de gauche) et de la production primaire estimée (graphique de droite).

La dynamique temporelle de la biomasse de MPB simulée par le modèle en hiver dans les carottes du site 2 est très proche de la dynamique simulée en été en termes de concentration et de variations temporelles e.g. avec un maximum de 1,1 mg Chl a m⁻² au 3^{ème} jour (Fig. 42). Comme pour la biomasse de MPB, la dynamique temporelle de la production primaire simulée en hiver par le modèle dans les carottes du site 2 est également très proche de la production primaire simulée en été (Fig. 8 et 13). Néanmoins, la production primaire intégrée sur la période des expérimentations (6 jours) est plus forte en hiver qu'en été (12,4 et 13,6 mg C m⁻² pour le site 2 en été et en hiver, respectivement).

Une analyse de sensibilité a également été réalisée pour évaluer la réponse de la biomasse de MPB et de sa production primaire à des paramètres clés qui sont MPB_C initiale (μmol C L⁻¹), P^b_{max} (j⁻¹), α₂ (j⁻¹) et K_{DIN} (μmol N L⁻¹). 973 tirages aléatoires simultanés des valeurs de ces paramètres ont été réalisés dans des intervalles prédéfinis (Tab. 5 et Fig. 43A).

Tableau 5 : Intervalles d'exploration des valeurs de paramètres dans l'analyse de sensibilité

Paramètre	Borne inférieure	Borne supérieure
MPB _C initiale (μmol C L ⁻¹)	300	1200
P ^b _{max} (j ⁻¹)	0.5	2
α ₂ (j ⁻¹)	0.02	0.1
K _{DIN} (μmol N L ⁻¹)	1	10

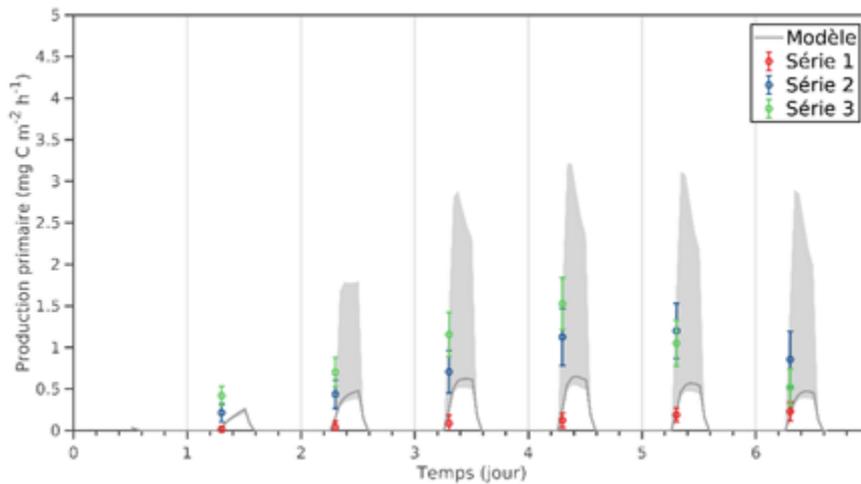
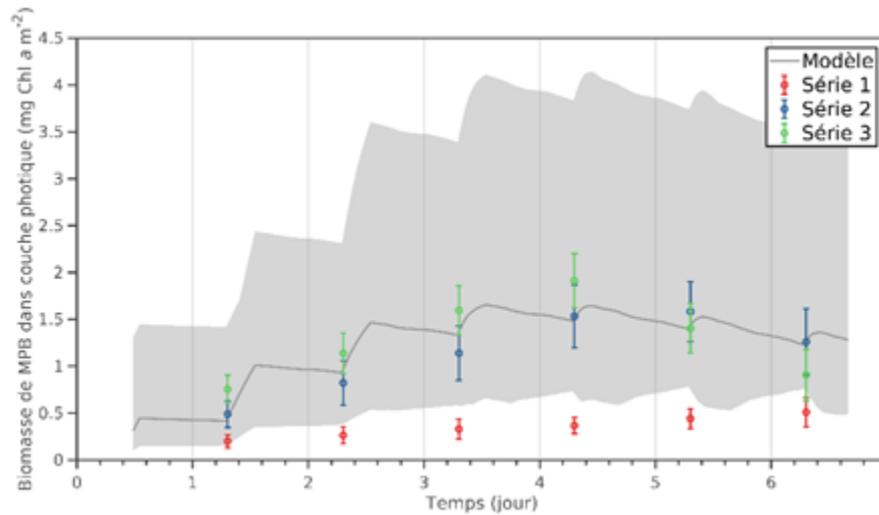
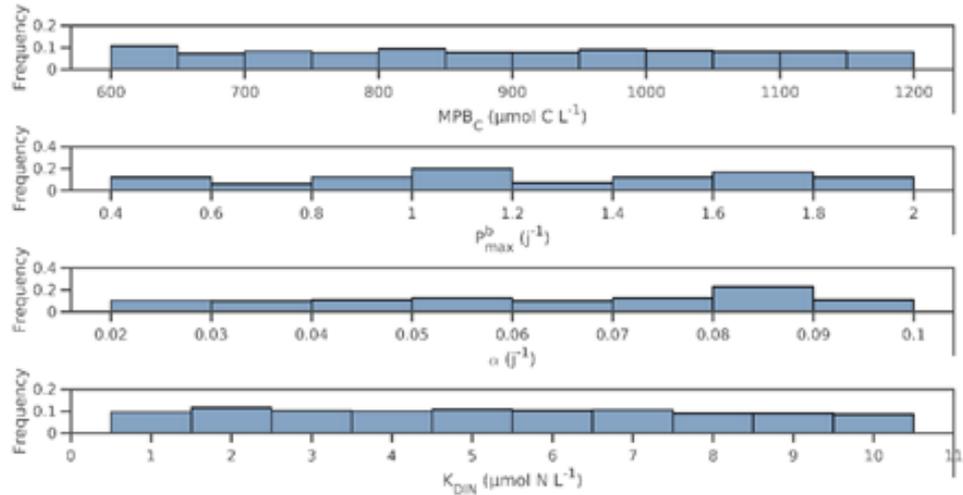


Figure 43 : Biomasse de MPB (mg Chl a m⁻²) dans la couche photique (au centre) et production primaire du MPB (mg C m⁻² h⁻¹) dans les carottes correspondantes au site 2 en été (en bas). Les points bleus, rouges et verts représentent la moyenne des observations imaging PAM ± écart-type à la surface des différents répliquats (séries) des carottes de sédiment. La ligne grise correspond à la médiane de la biomasse simulée par le modèle et la zone grisée correspond à l'enveloppe entre le maximum et le minimum simulés dans les 973 simulations avec des valeurs tirées au hasard pour les paramètres clés suivants : MPBC initiale (µmol C L⁻¹), P_{max}^b (j⁻¹), α (j⁻¹) et K_{DIN} (µmol N L⁻¹). (Tab. 4 et graphique du haut).

La médiane de la biomasse de MPB dans la couche photique simulée par le modèle dans les carottes de sédiment correspondant au site 2 était très proche des observations dans les séries 2 et 3 (Fig. 43B). En effet, la série 3 présentait une biomasse de MPB observée faible comparée aux autres séries. L'enveloppe de biomasse de MPB simulée dans les 973 simulations s'est élargie au fil du temps passant de 1.5 mg Chl a m⁻² à 3.5 mg Chl a m⁻² (Fig. 43B).

L'analyse de sensibilité de la production primaire aux valeurs de paramètres testées a révélé que la production primaire simulée se rapprochait, comme pour la biomasse, de la dynamique observée dans les Séries 1 et 2 (Fig. 43C). L'enveloppe simulée était très réduite au début des expérimentations et augmentait au cours du temps jusqu'à 2.5 mg C m⁻² h⁻¹ (Fig. 43C).

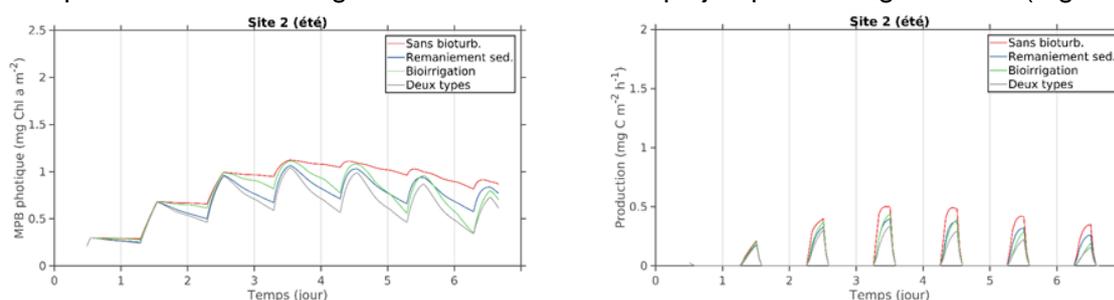


Figure 44 : Biomasse de MPB (mg Chl a m⁻²) dans la couche photique dans les carottes correspondantes au site 2 en été (à gauche) et production primaire du MPB (mg C m⁻² h⁻¹ ; à droite) en l'absence de bioturbation, en présence de remaniement sédimentaire, de bioirrigation ou les deux.

L'effet du remaniement sédimentaire par bioturbation (par *Scrobicularia*) et de son impact sur les profils de nutriments au pic de production du MPB a été nul dans le modèle comparé aux profils de nutriments en l'absence de bioturbation. Cela semble réaliste par rapport aux observations. Par contre, l'ajout de la bioirrigation (par *Hediste*) dans le modèle a été responsable d'une plus forte concentration de nitrates dans les 10 premiers centimètres par rapport au profil de nitrate sans bioturbation. A l'inverse, la concentration d'ammonium simulée par le modèle en présence de bioirrigation sur les 10 premiers cm était plus faible comparée au profil sans bioturbation. Le profil de phosphate a également été affecté par la bioirrigation avec un pic plus en profondeur sous la surface (5 mm au lieu de 750 µm en l'absence de bioirrigation) et une concentration plus faible comparé au profil sans bioturbation. La pénétration de l'oxygène simulée par le modèle était également plus importante avec une oxycline à environ 1 cm sous la surface en présence de bioirrigation contre 1 mm sans bioirrigation. Le remaniement sédimentaire, la bioirrigation ou les deux combinés ont provoqué dans le modèle une baisse de la biomasse de MPB dans la couche photique au cours des expérimentations (Fig. 44).

Au cours de la marée basse de jour, la dynamique de la biomasse de MPB s'écartait moins de la dynamique de biomasse de MPB observée en l'absence de bioturbation (Fig. 44). Alors que l'effet négatif de la bioirrigation sur la biomasse de MPB était inférieur à celui du remaniement sédimentaire au début des expérimentations, celui-ci s'est accentué au bout du 5^{ème} jour pour devenir plus fort que l'effet du remaniement sédimentaire (Fig. 44). La combinaison des deux effets dans le modèle a été responsable de la plus faible biomasse de MPB au cours du temps (Fig. 44).

La dynamique de la production primaire du MPB sous l'effet de la bioturbation dans le modèle était très similaire à celle de la biomasse de MPB dans la couche photique (Fig. 44). En effet, parmi tous les types de bioturbation, la production primaire du MPB sous l'effet de la bioirrigation a été le moins affectée en début des expérimentations comparée à la production

primaire en l'absence de bioturbation (Fig. 44). La combinaison des deux types de bioturbation a aussi été responsable de la plus faible production primaire du MPB au cours du temps (Fig. 44). De manière générale, l'ajout de la bioturbation dans le modèle a fait diminuer la biomasse de MPB en surface et l'a fait augmenter en profondeur comparé à une situation sans bioturbation, ce qui ne correspond ni au postulat de base, ni aux observations. Le MPB était d'autant plus en profondeur quand la bioirrigation était ajoutée dans le modèle. Cela induit finalement une production primaire plus faible car moins exposée à la lumière de la surface.

3.2.3 Discussion

Dynamique spatio-temporelle du MPB

Pour la première fois, un modèle 1DV de colonne sédimentaire a été couplé avec un modèle de diagenèse précoce et un modèle de MPB **qui intègre ses migrations verticales selon son quota interne C/N**. Les migrations verticales sont en effet effectives dans le modèle. Le MPB migre à la surface du sédiment à marée basse de jour pour réaliser la photosynthèse. Cette assimilation de C va déséquilibrer son quota C/N et va donc lui imposer une migration dans le sédiment pour assimiler de l'azote. Ce modèle 1DV, en plus de reproduire correctement les migrations verticales du MPB, simule des niveaux cohérents d'ammonium, de phosphates, de biomasse et de production primaire de MPB par rapport aux observations faites dans un mésocosme. Les multiples tests nécessaires à sa paramétrisation et sa calibration ont révélé le rôle clé de certains paramètres comme la valeur initiale de biomasse de MPB (MPB_{Cinit}), la constante de demi-saturation de l'assimilation d'N (K_{DIN}), la capacité photosynthétique du MPB (P_{max}) et le taux d'assimilation de l'N (α_2). La valeur initiale de biomasse de MPB contrôle notamment la vitesse de l'accumulation de biomasse de MPB dans le mésocosme. Plus cette valeur est forte et plus la biomasse s'accumule rapidement. La constante de demi-saturation de l'assimilation d'N contrôle quant à elle la profondeur de migration du MPB. Plus cette constante est élevée et plus le MPB migre en profondeur. La capacité photosynthétique du MPB et le taux d'assimilation de l'azote sont responsables de la vitesse de l'assimilation du carbone C et de l'azote, respectivement. Ils sont donc essentiels pour la vitesse du déséquilibre du quota C/N et donc indirectement sur le déclenchement et l'amplitude des migrations verticales.

Effet de la composition de la matrice sédimentaire

Le modèle de diagenèse précoce des sédiments de la Seine développé en 1DV au cours du projet PHARESEE reproduit de manière cohérente la dynamique des nutriments sur la verticale. En effet, les profils simulés d'ammonium et de phosphate en fin d'expérimentation en mésocosme sont consistants avec les observations. L'effet de la variabilité de la matrice sédimentaire (site 1 vaso-sableux versus site 2 sablo-vaseux) a très peu d'effet dans le modèle. La dynamique verticale des nutriments reste en effet très similaire dans les carottes contenant du sédiment de chaque site. Or les concentrations de nutriments dans le sédiment sableux sont habituellement plus faibles que dans le sédiment vaseux (Underwood et al., 2001). Les sédiments fins sont souvent le lieu d'une forte reminéralisation de la matière organique et de fortes concentrations de nutriments sous leur forme dissoute. Cette similarité de diagenèse entre des sédiments à dominance vaseuse et sableuse dans le modèle pourrait être expliquée par l'absence du phénomène d'advection dans les pores du sédiment sableux perméable dû à l'hypothèse de saturation en eau du sédiment dans le modèle. En effet, les processus d'advection sont des processus majeurs pour la diagenèse précoce des couches supérieures du sédiment (Chatelain and Guizien, 2010). L'advection augmente notamment la



pénétration de l'oxygène dans les sédiments sableux (Janssen et al., 2005) et modifie localement les concentrations en nitrate et ammonium, influençant directement les processus de nitrification/dénitrification (Huettel et al., 1998). L'effet de cette absence est d'autant plus renforcé que le modèle 1DV s'attache à reproduire la diagenèse précoce de carotte de sédiment placée dans un mésocosme où la turbulence à la surface du sédiment est très faible en l'absence de courant et de microtopographie. Le rôle de la matrice sédimentaire joue également un rôle dans la pénétration de la lumière. La lumière pénètre en effet moins profondément dans les sédiments fins et cohésifs (Cartaxana et al., 2011). Cet effet est bien reproduit par le modèle et est responsable des différences observées dans la dynamique du MPB entre les carottes du site 1 et du site 2. La couche photique simulée par le modèle est plus grande dans les carottes de sédiment du site 2 que dans les carottes du site 1. Ainsi, la photosynthèse du MPB peut avoir lieu sur une plus grande épaisseur de sédiment.

Dans le modèle, un sédiment plus riche en sable n'est pas plus limitant en flux d'azote pour le MPB en surface. La teneur en eau d'un sédiment sableux est moins riche en eau en surface lors des observations, mais le modèle ne fait pas varier la teneur en eau en fonction de la porosité car l'hypothèse de base du modèle est que le sédiment est saturé en eau quel que soit sa nature et sa composition. Il faudrait donc pour pouvoir mieux simuler le fait qu'un sédiment riche en vase alimente mieux le MPB en azote ou en autres éléments dissous issus de la profondeur car il reste riche en eau en surface et le MPB reste en surface en cas de bioturbation en réalité. Le modèle ne réussit donc pas bien pour l'instant à simuler les effets positifs de la bioturbation et de la teneur en vase sur la croissance du MPB en surface, par le biais des flux dissous d'éléments nutritifs venant de l'eau porale.

Effet de la variabilité saisonnière

La dynamique des nutriments est différente entre l'hiver et l'été. La concentration de nitrates en surface du sédiment est plus forte en été qu'en hiver. A l'inverse, la concentration d'ammonium à la surface du sédiment est plus forte en hiver qu'en été. Alors que la concentration de nitrates dans l'eau du mésocosme est similaire entre l'hiver et l'été, les mesures indiquent une concentration d'ammonium dans l'eau plus forte en hiver. La baisse de la concentration en nitrate à la surface du sédiment de l'été à l'hiver peut quant à elle s'expliquer par une plus forte utilisation des nitrates par l'activité du MPB. En effet, comme l'indique la production primaire intégrée sur la période des expérimentations, celle-ci est plus importante en hiver qu'en été selon le modèle. Cette activité plus importante en hiver peut être responsable de la plus forte concentration d'oxygène via la photosynthèse en hiver comparé à l'été. La production primaire du MPB plus élevée en hiver qu'en été est cohérente avec les observations réalisées sur les vasières intertidales en milieu tempéré avec un maximum de production et de biomasse en hiver et un minimum en été (De Jong and de Jonge, 1995; Sahan et al., 2007 ; Brito et al., 2013). Le MPB ayant une préférence pour l'ammonium, la plus forte production primaire simulée en hiver pourrait également être due à un apport plus important en ammonium par l'eau surnageante.

Effet de la bioturbation

L'ajout de la bioturbation dans le modèle génère des effets différents selon le type de bioturbation. En effet, l'effet du remaniement sédimentaire par la scrobiculaire a un impact nul sur la distribution des nutriments dissous dans le modèle. Néanmoins, celui-ci déplace de façon directe en profondeur les particules de sédiments et les cellules de MPB. L'effet de la bioirrigation sur la dynamique du MPB est quant à lui indirect. En modifiant la diffusion moléculaire des substances dissoutes dans le sédiment notamment du nitrate et de

l'ammonium, il impose au MPB une nouvelle distribution verticale et l'incite à aller plus en profondeur pour obtenir des concentrations en N suffisantes pour sa croissance. Jusqu'ici la bioturbation a été simulée théoriquement sans broutage par la faune responsable de manière à isoler l'effet de la bioturbation de l'effet broutage. Les futurs développements du modèle devront intégrer le broutage par les différentes espèces de faune benthique de manière à reproduire la dynamique du MPB observée dans les carottes de sédiment abritant *Hediste diversicolor* et *Scrobicularia plana*.

Les effets de la bioturbation simulés par le modèle ne correspondent pas très bien aux effets observés lors de l'expérimentation avec addition de faune, notamment l'augmentation des échanges par biodiffusion ne se traduisent pas dans le modèle par une assimilation plus forte en surface de l'azote par le MPB. Cela provient probablement du fait que les effets de la bioirrigation par *Hediste* pas se traduisent par une simple diffusion mais plutôt à un transport non-local (Meymans et al. 2003), ce qui n'est pas décrit par le modèle. Il s'agit d'un déplacement particulaire non par simple biodiffusion aux couches voisines, mais un déplacement sur une longue distance (de l'ordre de quelques centimètres) sous forme de pulse ou de « jets » des couches profondes du sédiment vers la surface (Meysman et al 2003). Ce processus implique de redistribution très rapide par rapport à une biodiffusion et à une échelle de plusieurs dizaines de centimètre en moins d'une minute. Cela peut aussi expliquer des pics de concentration des nutriments à différents niveaux liés à ces effets de pulses. Il reste donc des améliorations à apporter dans de futurs développements. Il est nécessaire aussi de mieux décrire le lessivage de l'eau de surface dans les sédiments sableux au cours de la phase d'exondation et en particulier sur des bancs de sable surélevés.

Principales conclusions :

- ✓ **Les premiers tests du modèle biogéochimique et de production primaire du MPB ont été réalisés par une version simple (1DV) du modèle pour mieux analyser les paramètres clés de la production primaire du MPB et en particulier la température, l'apport de MO et la redistribution par la faune des sédiments et de leurs nutriments.**
- ✓ **Le modèle simule bien la dynamique de production primaire et de croissance du MPB en mésocosme en absence de faune.**
- ✓ **Ces développements de modèle montrent un bon réalisme de l'effet de la température sur la production primaire du MPB, mais il reste des améliorations à apporter pour mieux simuler le couplage avec les flux verticaux de nutriments dans l'eau interstitielle dans divers faciès sédimentaires (granulométrie, faune bioturbatrice).**
- ✓ **Un résultat surprenant révélé par le modèle concerne le fait que la production primaire est plus forte sur un sédiment légèrement plus sableux (dans la gamme de variation de 30 à 60% de vase), en lien avec la pénétration de la lumière dans une couche photique plus profonde avec plus de sable. Cela ne correspond pas aux hypothèses initiales où un sédiment plus riche en vase serait plus propice à une bonne croissance du MPB grâce à des flux de régénération de l'azote. Ce résultat inattendu semble finalement très bien expliquer les observations de terrain qui vont dans le même sens.**



3.3 Application du modèle hydrosédimentaire cross-shore 2DV et confrontation aux données *in situ* d'une vasière intertidale de la Seine

Le modèle hydrosédimentaire MARS/MUSTANG a ensuite été appliqué sur un transect cross-shore 2DV qui passe par les deux stations de prélèvements *in situ*. Ces deux points de mesures servent à la validation du modèle. L'implémentation du modèle hydrosédimentaire est présentée en annexe 6. Le module de diffusion thermique est présenté dans l'annexe 8). Le module de « diagénèse précoce » ou de « minéralisation de la matière organique dans les sédiments », couplé à MARS/MUSTANG est présenté dans l'annexe 5. La prise en compte de la dynamique du microphytobenthos est introduite au chapitre 3.2. L'effet des espèces benthiques sur la bioturbation, le remaniement sédimentaire, et les processus d'érosion sont également analysés (annexe 7).

3.3.1 Mise en place d'un modèle hydrosédimentaire cross-shore 2DV

De la même manière que dans le projet BARBES (Orvain et al, 2018), l'outil MARS-2DV a été appliqué afin de modéliser la dynamique sédimentaire, mais dans le projet PHARESEE, nous y avons ajouté de nombreux modules avec les processus biogéochimiques dans l'eau et dans le sédiment, en lien avec la dynamique sédimentaire et la bioturbation. La complexité des processus ne permet pas d'aborder directement le couplage dans tout l'estuaire tridimensionnel. L'approche via un modèle 2DV cross-shore permet d'étudier, dans des conditions réalistes, les processus à l'échelle d'une petite vasière de l'estuaire de Seine en ajoutant un niveau de complexité supplémentaire à chaque étape de construction, grâce à un outil plus léger et plus maniable que le 3D. Mais les conditions d'application sont toutefois simplifiées par rapport à la réalité tridimensionnelle dans ce modèle MARS2DV.

Le transect PHARE-SEE est situé au niveau de l'ancienne radiale IV de la base MABES (Fig. 45), passant par les deux sites de prélèvements *in situ* suivis lors du projet, avec un site sablo-vaseux (site 2 - Point "bas" ; coordonnées GPS : N 49°27'04.0"E 00°12'23.9) et un site vase-sableux (Site 1 - Point "haut" ; coordonnée GPS : N 49°27'00.6"E 00°12'23.9). La bathymétrie réelle de l'année 2018 (fournie par le GIPSA - Eric L'Ebrellec) a été utilisée pour créer le profil bathymétrique du transect dans le modèle (Fig.1), comprenant 41 mailles de 20 mètres de longueur. La colonne d'eau est représentée par 10 mailles sur la verticale et la colonne sédimentaire par une soixantaine de couches allant du millimètre en surface jusqu'à plusieurs centimètres au fond. L'ensemble des conditions initiales et hypothèses du modèle hydrosédimentaire en configuration cross-shore 2DV sont décrites en annexe 6.

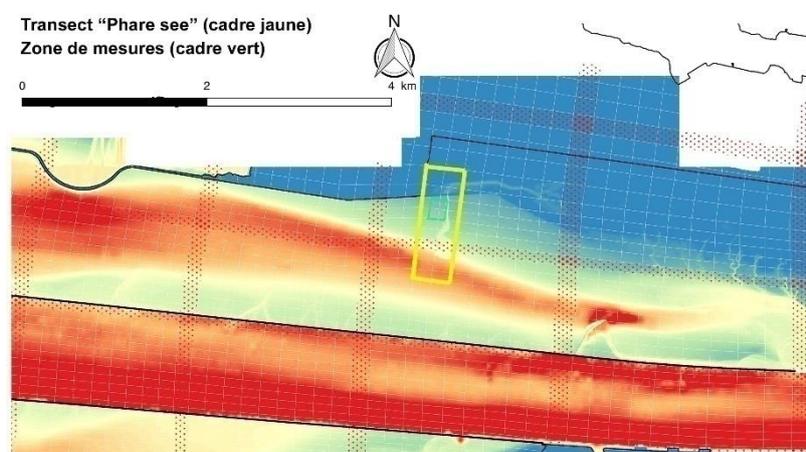


Figure 45 : Positionnement du transect cross-shore 2DV couvrant la zone de mesure de la campagne in situ. Bathymétrie fournie par le GIP Seine Aval (com. pers. Eric L'Ebrelec) avec 41 mailles de 20 m de fond en axe cross-shore.

3.3.2 Résultats du modèle hydro-sédimentaire

La vérification du comportement du modèle hydrosédimentaire se fait à travers la comparaison de l'évolution altimétrique aux deux points de mesures (mesures ALTUS - J. Deloffre - laboratoire M2C) et en comparant le mélange sablo-vaseux dans le premier centimètre aux deux saisons et sur les deux sites.

Les forçages et les paramètres du modèle 2DV déterminent l'évolution du sédiment en fonction du temps et en chaque point du transect. Leurs valeurs sont issues du modèle 3D plus étendu de l'estuaire et baie de Seine. Les forçages sont donc les plus réalistes possibles et les paramètres ont fait leur preuve sur l'ensemble de l'estuaire avec des résultats validés et exploités (Grasso et al., 2018 ; Schulz et al., 2018 ; Bismuth et al., 2020). Cependant les résultats du 2DV sont aussi sensibles aux conditions initiales dans les sédiments et au coefficient de frottement des vagues (f_w , Annexe 6 – Eqs 1 et 2) ; le 2DV diffère du 3D du fait des simplifications cross-shore, de la discrétisation spatiale horizontale et des épaisseurs et nombres de couche dans le sédiment.

La Fig. 46 représente les variations altimétriques aux sites haut et bas (1 et 2) mesurées et calculées par le modèle (un test avec un coefficient de frottement fort : $f_w/2=0.5$). L'ordre de grandeur des variations millimétriques et centimétriques est concordant mais l'érosion de plusieurs centimètres observée en aout/mi-septembre aux deux sites n'est pas bien reproduite. Ce test correspond à une situation où l'érosion est probablement surestimée. Ces résultats sont très sensibles au coefficient de frottement f_w (Fig. 47).

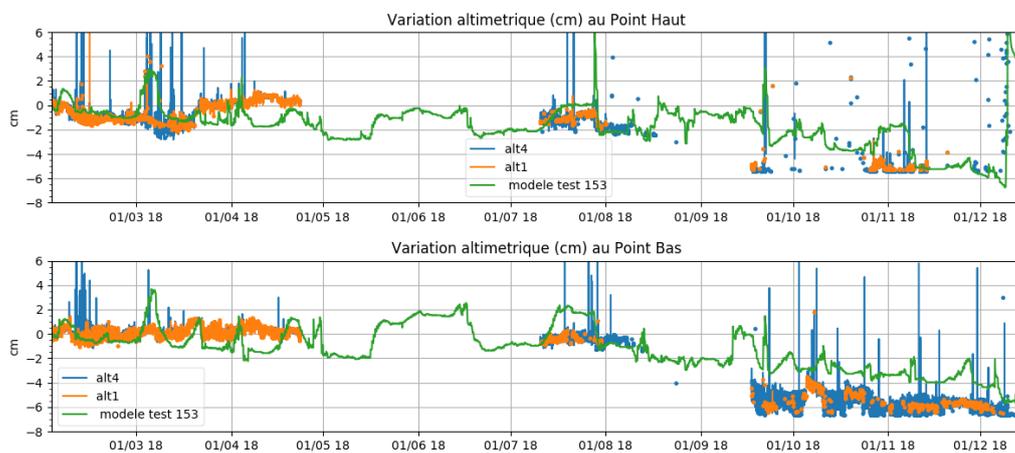


Figure 46 : Evolution altimétrique aux sites haut et bas, mesurée par l'Altus (points orange et bleu – J ; Deloffre- M2C) et simulée par le modèle 2DV (trait vert).

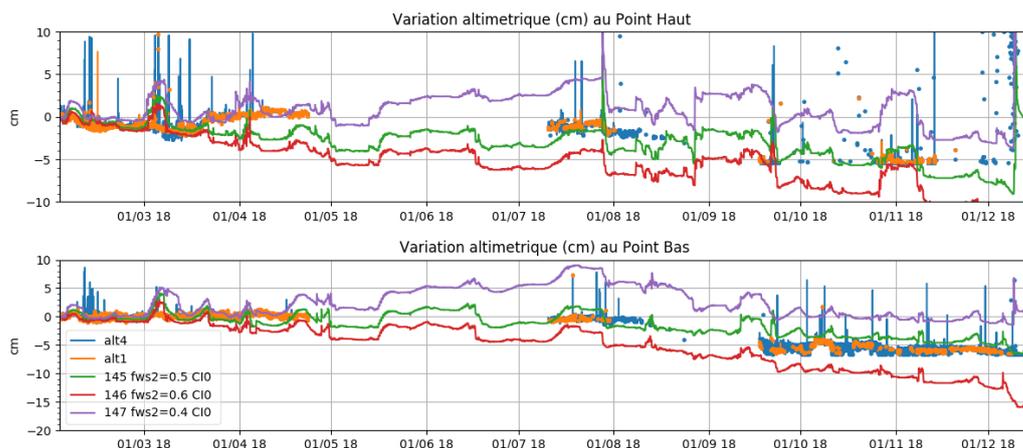


Figure 47 : Variation altimétrique calculée par le 2DV aux sites haut et bas pour 3 valeurs du coefficient de frottement fw , avec la même condition initiale ($fw/2=0.4$ en mauve, = 0.5 en vert, = 0.6 en rouge). Mesures de J. Deloffre en bleu et orange.

La fig. 48 montre la sensibilité du modèle à la condition initiale, selon le paramétrage. La condition initiale, notamment dans les couches entre 2 et 10 cm de profondeur, a plus d'impact lorsque l'érosion est forte (Fig. 48) que lorsque les couches superficielles seules sont érodées. Les tests avec $fws2=0,5$ donne de meilleurs résultats quant au mélange mais l'érosion pendant l'hiver 2017/2018 dans la vasière est très forte (perte jusqu'à 10 centimètres – fig.48).

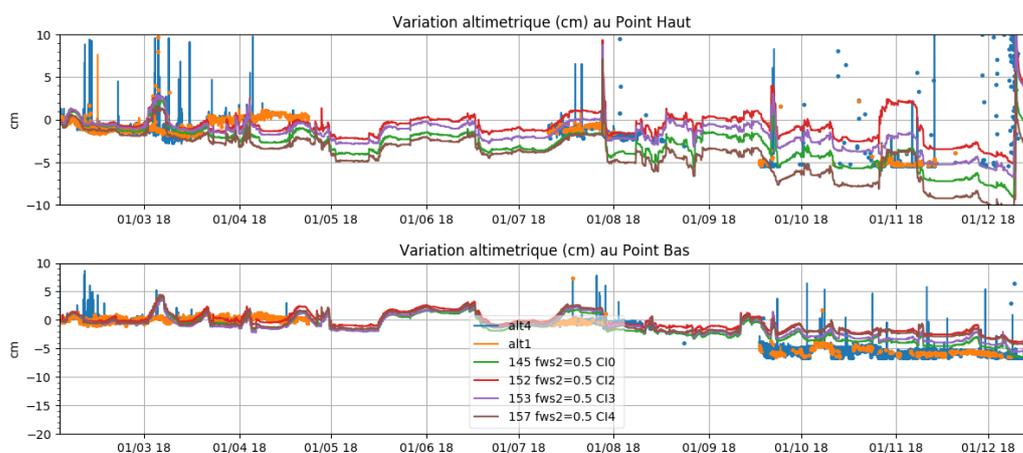


Figure 48 : Variation altimétrique calculée par le 2DV aux sites haut et bas pour 4 conditions initiales différentes avec une même valeur du coefficient de frottement $fws2=0,5$ (le même que la courbe verte de la figure 45).

Le modèle cross-shore 2DV simule bien des événements d'érosion/dépôt sur la vasière intertidale avec des variations altimétriques de l'ordre du millimètre jusqu'à plusieurs centimètres. Une érosion progressive tout au long de l'année est reproduite par le modèle, accentuée en hiver pendant les tempêtes et en fin d'été ; les variations altimétriques sont plus ou moins marquées selon la valeur choisie du coefficient de frottement sur le fond dû aux vagues ou selon les conditions initiales.

Cependant, le modèle simule des dépôts en général trop importants et composés de sédiments essentiellement vaseux. Les mesures montrent des proportions de sable plus forts dans le centimètre superficiel mais avec des sables très fins.

Ces défauts sont très probablement dus à la conception du modèle 2DV cross-shore qui ne peut reproduire la circulation tridimensionnelle des masses d'eau et surtout la divergence due au transport long-shore des sédiments. On a supposé en effet que les gradients long-shore étaient nuls et aussi que les sédiments sableux transportés dans le modèle 2DV le long du profil cross-shore sont issus uniquement de l'érosion des sédiments présents au début de la simulation ; il n'y a pas d'apport de sable externe par le chenal car, dans le modèle, le sable arrivant par le sud se dépose exagérément dans le chenal ou sur la pente du talus - il n'a donc finalement pas été introduit à la limite (transversale). Les apports de sédiment en aval sont uniquement vaseux. Le sable qui arrive par le chenal est supposé ne pas transiter vers la vasière, ce qui n'est probablement pas vrai, tout au moins pour le sable fin. Le fait de conserver 100% de la concentration de vase arrivant dans le chenal (donnée par le modèle 3D), et 0% du sable paraît donc exagérée. Pour corriger artificiellement et en partie ce défaut, la concentration en vase donnée à la limite sud dans le chenal (issue du modèle 3D) peut être diminuée ; les épisodes de dépôt dans la vasière en amont sont alors moins marqués et les variations altimétriques sont plus conformes aux mesures (sauf la forte érosion en septembre qui n'est pas reproduite).

3.3.3 Effet de la bioturbation sur la dynamique sédimentaire

Les phénomènes biologiques tels que la bioturbation peuvent produire un remaniement sédimentaire (Annexe 7) de la structure par les espèces benthiques et cela a été particulièrement observé pour le cas des Scrobiculaires. L'influence de la scrobiculaire sur le mélange peut se traduire par un effet stabilisateur du sédiment superficiel car les couches de vase cohésives plus en profondeur dans les simulations abiotiques se retrouvent mélangées avec le sable non-cohésif en surface (Fig. 49). Cet effet a pu être paramétré sur la base des résultats de l'expérience en mésocosme avec luminophores (chapitre 2). Avec cet effet biologique seul, la tendance est d'augmenter encore la tendance au dépôt et se traduit par un renforcement de la résistance à l'érosion (Fig. 49). Les calculs de taux de bioturbation se sont basés sur les mesures de terrain (annexe 7) en intégrant les effets thermiques sur l'activité de la faune et la dynamique de population (densité et poids individuels).

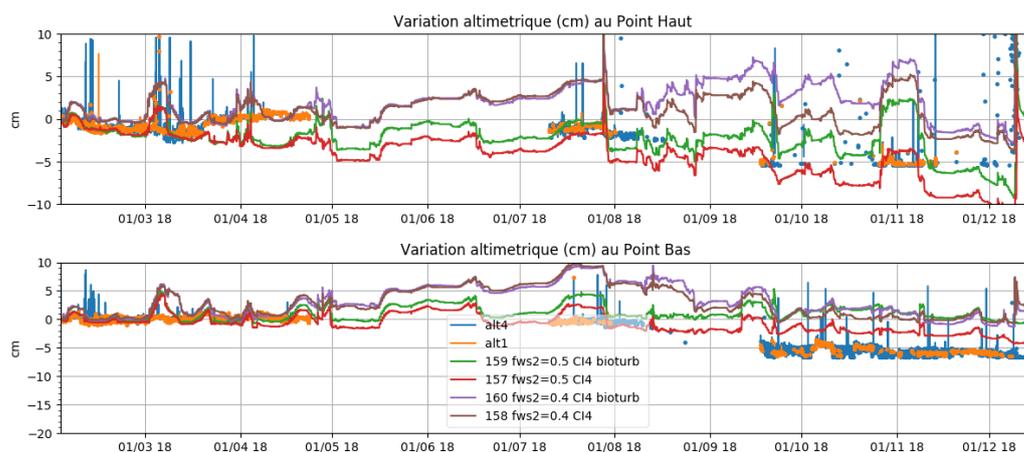


Figure 49 : Variation altimétrique calculée par le modèle avec et sans bioturbation pour 2 valeurs du coefficient de frottement. La courbe verte avec bioturbation est comparée à la courbe rouge sans bioturbation ou la courbe mauve avec bioturbation est comparée à la courbe en marron sans bioturbation.

Cependant, ce processus seul ne décrit pas du tout les observations obtenues lors des tests expérimentaux menés avec ce bivalve et qui montre que cette espèce est un déstabilisateur de surface très efficace lorsqu'on teste l'impact de son activité en canal benthique (Orvain 2005). Les expérimentations en quadrat menées sur le terrain confirme bien la nécessité d'intégrer les effets sur l'érodabilité des sédiments en été, comme cela avait été déjà démontré lors du projet BARBES (Fig. 5) ou en baie de Marennes-Oléron (Orvain et al., 2012)

Il est donc nécessaire d'intégrer l'effet des espèces benthiques sur l'érodabilité pour simuler correctement la nette augmentation de l'érosion observée l'été pour la scrobiculaire (Fig. 5). Ces processus pourraient peut-être expliquer en partie les processus d'érosion qui étaient forts en septembre 2018 (Fig. 49). Nous avons donc repris les équations décrivant l'influence négative de la scrobiculaire sur les seuils critiques d'érosion (équation décrite dans Orvain 2005 et Orvain et al. 2012b) pour tester cet impact déstabilisateur sur la vasière (Annexe 7). A l'inverse, les résultats en érodimétrie avec différentes densités du ver *Hediste* lors des mesures *in situ* du projet BARBES (Orvain et al. 2018) et ici lors des mesures en quadrat (Fig. 5) se traduisent par une nette biostabilisation en jouant sur les seuils critiques d'érosion de manière positive. Il est donc difficile de savoir par mis ces 3 effets, lequel domine. Les tests avec *Hediste* seul renforcent encore l'effet positif sur les variations altimétriques (Fig. 50). Cependant, le test avec l'effet déstabilisateur par le bivalve *S. plana* et du ver *Hediste Diversicolor* sont les plus proches des mesures de terrain sur les 2 sites et particulièrement en automne. Ces simulations prenant en compte l'ensemble des effets biologiques sur l'érodabilité (mélange particulaire par *Scrobicularia*, stabilisation par *Hediste* et déstabilisation par *Scrobicularia*) s'avèrent finalement les plus réalistes parmi l'ensemble de simulations.

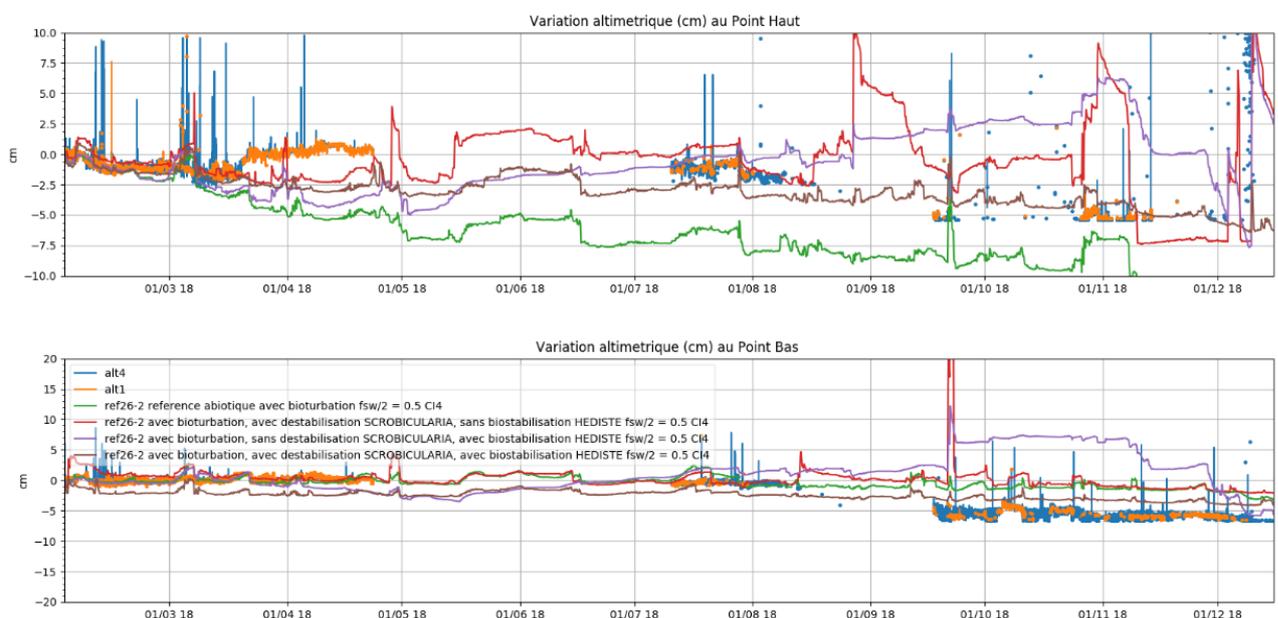


Figure 50 : Variation altimétrique calculée par le modèle avec bioturbation et autres effets biologiques sur l'érodabilité, pour la valeur du coefficient de frottement $f_{sw2}=0,5$ et sur les sites 1 et 2. La courbe verte avec bioturbation (mélange sédimentaire par *S. plana*) est comparée aux courbes en rouge (avec déstabilisation par *S. plana*), en mauve (avec stabilisation par *Hediste*) et en marron avec les effets antagonistes des 2 espèces ensemble.

3.4 Modélisation des processus biogéochimiques et production primaire microphytobenthique par le modèle cross-shore MARS2DV

Tout d'abord, le modèle de diffusion thermique a été amélioré pour intégrer l'effet de la composition sédimentaire sur les échanges thermiques. Le calage du modèle thermique était impératif avant d'implanter les modèles décrivant le devenir de la matière organique avec l'ensemble des activités bactériennes et la croissance du MPB. Les développements détaillés du modèle thermique avec un test de sensibilité à la loi sédiment-dépendante de la diffusivité thermique sont présentées en annexe 8.

Le modèle thermique donne des simulations très satisfaisantes en terme de comparaison de données de terrain pendant l'année de suivi en particulier en surface, mais également en profondeur, mais avec un ajustement un peu moins bon (annexe 8).

3.4.1 Résultats de la modélisation des processus biogéochimiques et de "minéralisation de la matière organique dans les sédiments"

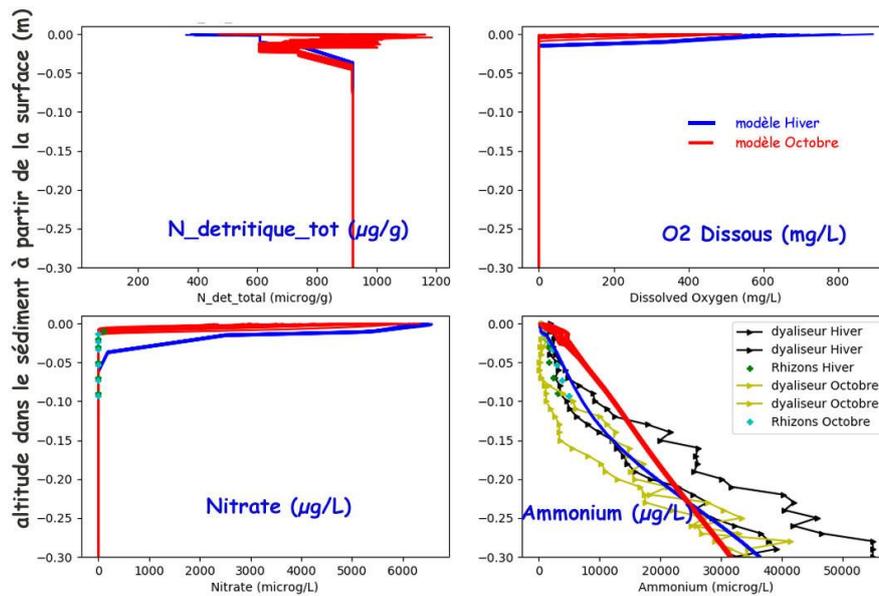
3.4.1.1 Version abiotique

L'ensemble des détails des paramètres, des équations et des conditions initiales du modèle biogéochimique 2DV sont données dans l'annexe 9.

La comparaison des profils d'ammonium et de nitrate simulés et mesurés au point haut (Fig. 51) montre que le modèle reproduit assez bien l'évolution mesurée en hiver pour l'ammonium mais avec des concentrations en nitrate trop fortes alors qu'en été le modèle estime des concentrations en NH_4^+ trop fortes en surface et des concentrations en nitrate concordantes. La Fig. 52 montre les flux d'échange réactifs sur le site haut pendant les mêmes périodes en fonction de la profondeur. Ces flux sont beaucoup plus faibles en hiver avec une nitrification prédominante en surface suivie de la minéralisation de la matière organique utilisant les NO_3^- comme oxydant. En été, les réactions sont beaucoup plus intenses et sont actives sur une couche très fine du sédiment.

Selon les tests (en fonction des conditions initiales et des vitesses de minéralisation), le modèle donne soit des valeurs trop importantes de NH_4^+ entre la surface et 15 centimètres de profondeur (trop de minéralisation), soit des valeurs trop faibles au fond. L'allure générale du profil montre un gradient qui n'est pas assez marqué dans le modèle par rapport aux profils observés.

Profils verticaux N au point Haut (Site 1)



Profils verticaux N au point Bas (Site 2)

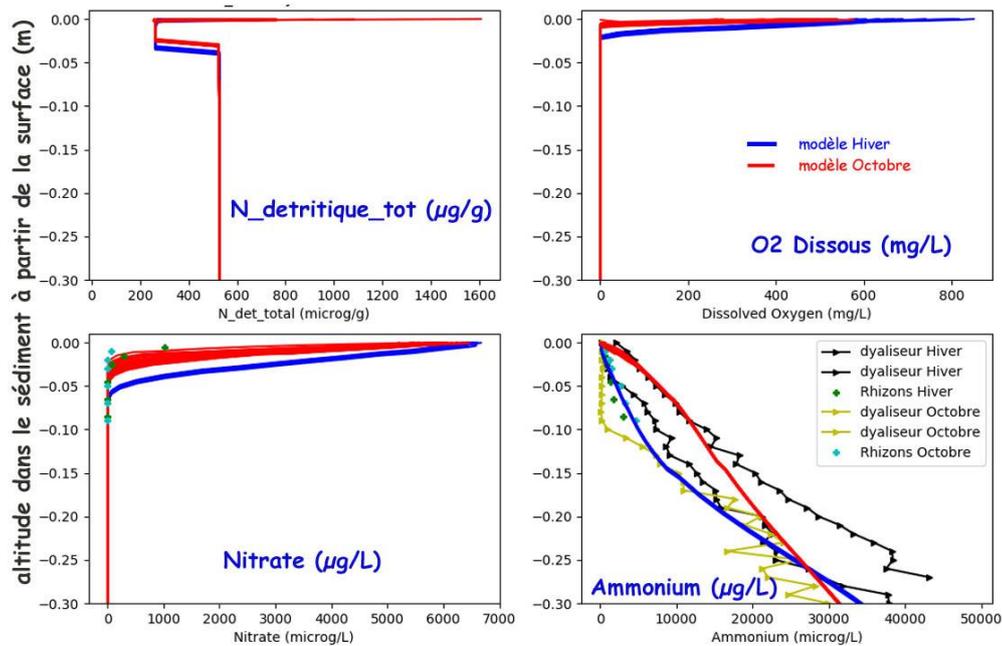


Figure 51 : Profil vertical dans le sédiment pour l'azote et l'oxygène dissous au point haut (site 1 sur les graphiques du haut) et au point bas (site 2 sur les graphiques du bas), en hiver (fin mars en bleu) et en été (début octobre en rouge), comparés aux mesures (Fig. 11).

Les résultats du modèle ont aussi été vérifiés au site 2 (point bas) en les comparant aux mesures pour l'azote (Fig.51). Le même comportement est observé pour l'azote avec des sur le site 1 (plus haut) avec des résultats simulés de profils d'ammonium assez concordants avec les mesures.

Flux d'échanges d'azote dus aux réactions dans le sédiment

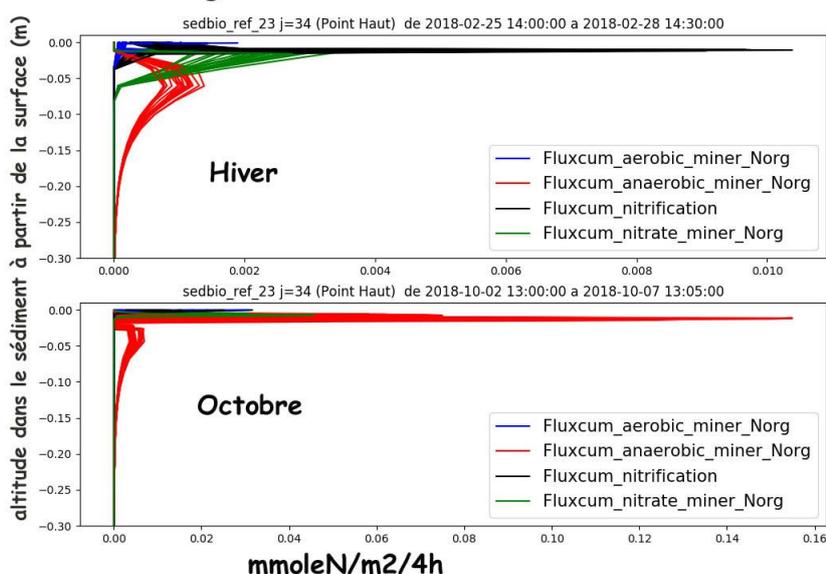
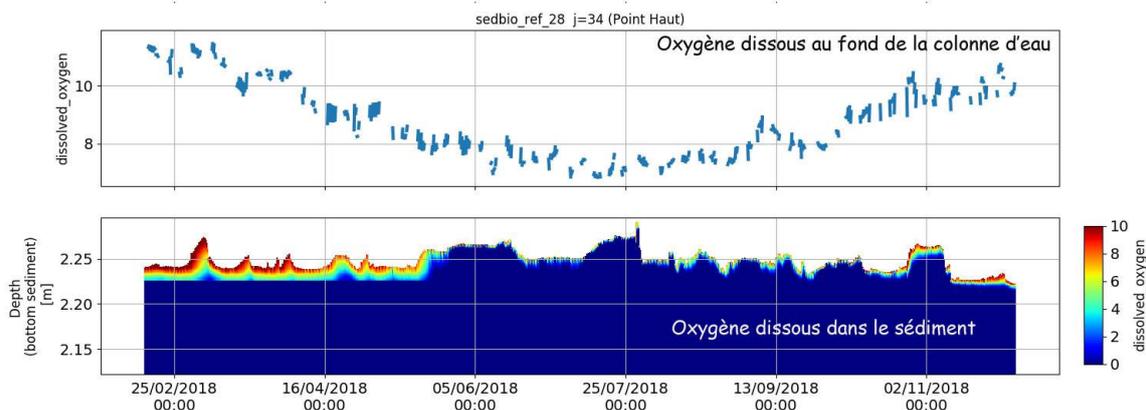


Figure 52 : Profils verticaux dans le sédiment des flux réactifs pour l'azote au point haut en hiver (fin mars) et en été (début octobre) exprimés en $\text{mmoleN/m}^2/4\text{h}$.

Les évolutions de l'oxygène dissous, du nitrate et de l'azote détritique labile et réfractaire dans le sédiment pendant la période au point haut (Fig. 53) permettent de visualiser l'évolution de la vase au cours du temps et sur la profondeur du sédiment avec des valeurs d'oxygène et de nitrates élevés en hiver et en automne dans la colonne d'eau et dans les couches superficielles du sédiment. La période estivale montre une baisse d'un facteur 2 de teneur en oxygène dans les 2 compartiments (pélagique et benthique). Les fractions en azote détritique labile et lentement minéralisable sont plus stables au cours de l'année avec une augmentation des niveaux de concentration à partir de mai pour la fraction labile et de juillet pour la fraction lentement minéralisable.



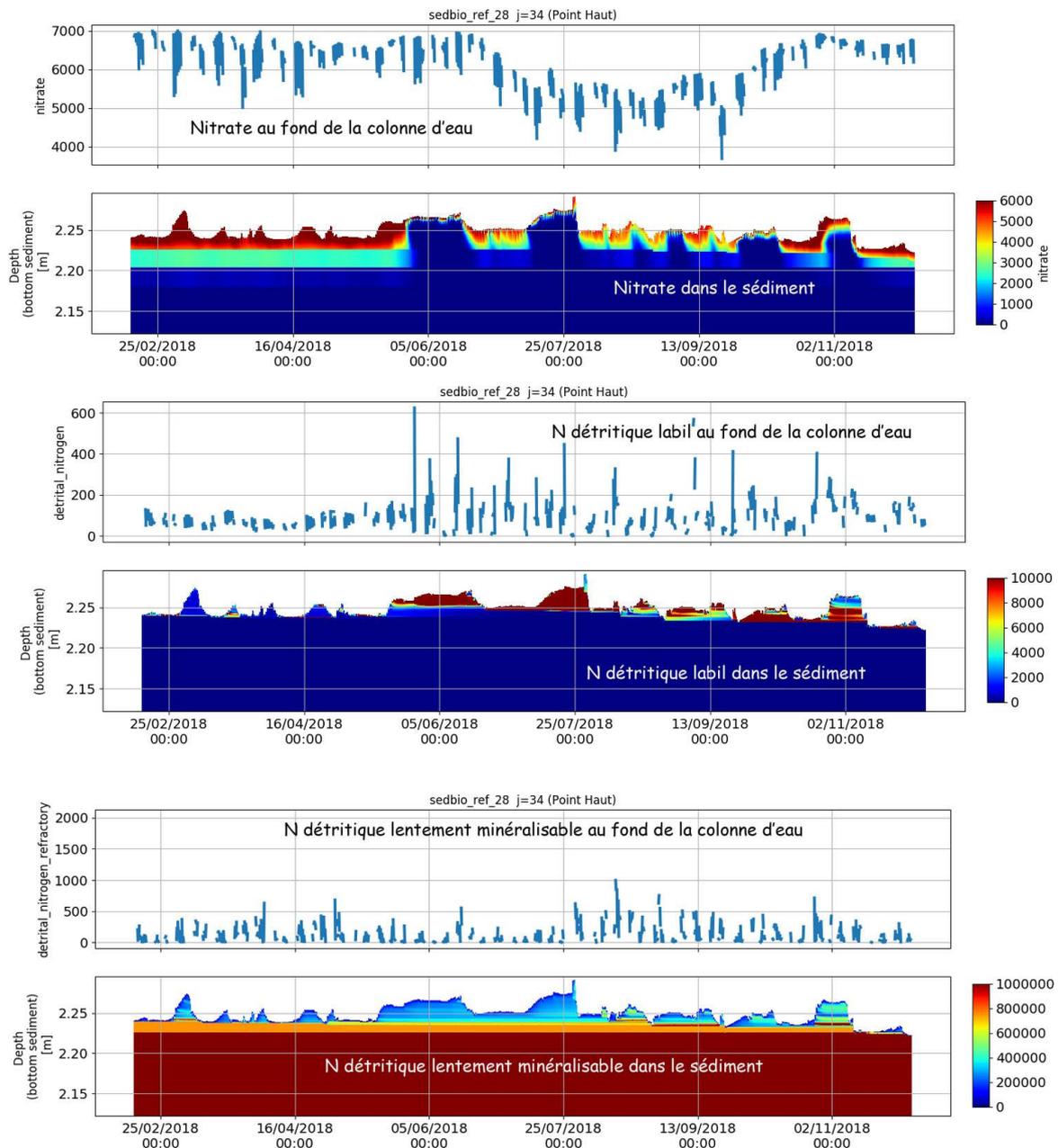
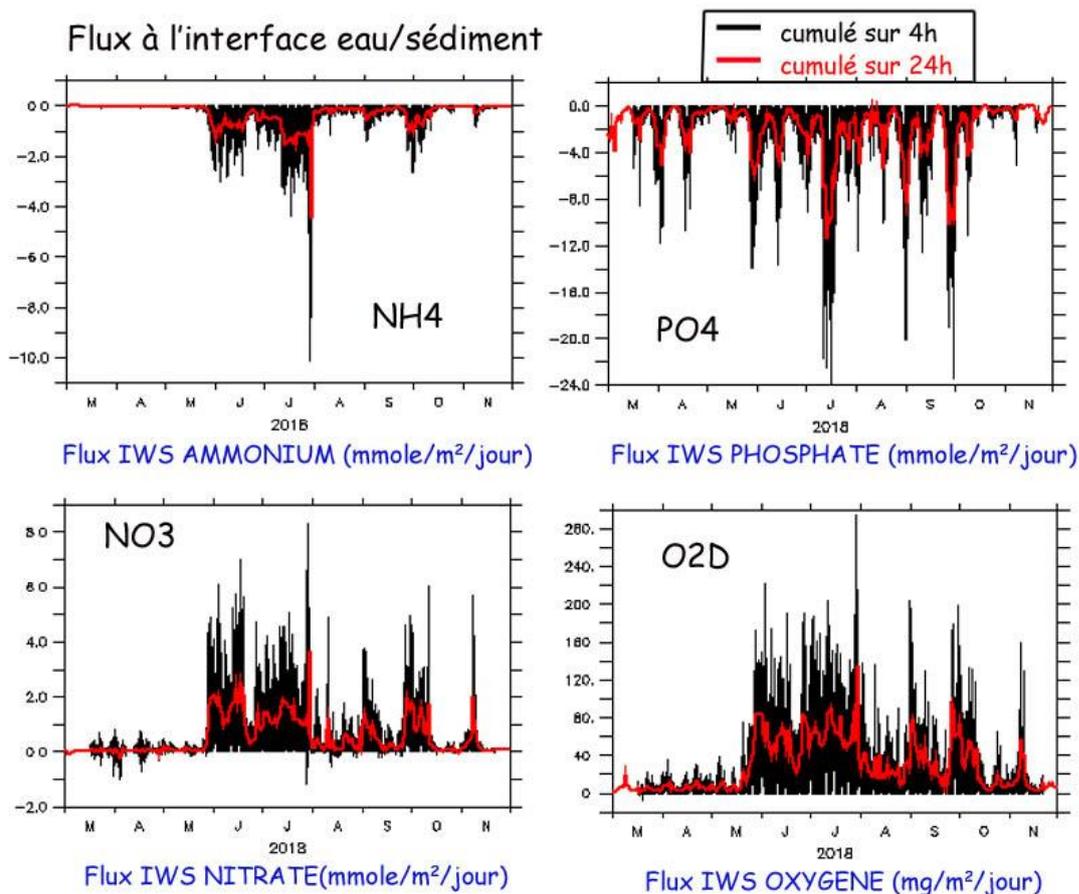


Figure 53 : Oxygène dissous (mg/L), Nitrate ($\mu\text{mole/L}$), N détritique labile et lentement minéralisable ($\mu\text{mole/L}$) dans l'eau (/Litre d'eau) et dans le sédiment (par Litre d'eau interstitielle pour les variables dissoutes ou par litre de sédiment pour les particulaires) au point haut de fin février à octobre 2018.



(Flux positif de l'eau vers le sédiment)

Figure 54 : Flux diffusifs à l'interface eau/sédiment calculés par le modèle de mars à novembre 2018 pour l'ammonium, le phosphate, le nitrate et l'oxygène dissous. Flux cumulés sur 4h (trait noir) et flux cumulé sur 24h (trait rouge). Les flux positifs à l'IES (Interface Eau-Sédiment) correspondent à des flux issus du sédiment et alimentant la colonne d'eau (NH_4^+ et PO_4^{2-}) et les flux négatifs montre en flux de la colonne d'eau vers l'eau porale du sédiment (NO_3^- et O_2 dissous).

L'analyse des flux à l'interface eau-sédiment (Fig. 54) montrent bien les flux positifs de l'eau vers le sédiment à des niveaux élevés en été et automne pour l'oxygène et les nitrates et à l'inverse les flux négatifs du sédiment vers l'eau très élevés pour l'ammonium en été et plus légèrement en automne.

Le phosphore particulaire détritique organique (labile + lentement minéralisable) et le phosphore particulaire détritique lié au Fer, simulés par le modèle, sont comparés à des mesures de fractionnement chimique du phosphore particulaire dans les sédiments (Fig. 12). Ce fractionnement chimique dans les sédiments permet de différencier 5 formes de phosphore particulaire : (i) P faiblement lié (Pads), (ii) P lié aux hydroxydes de fer (PFe), (iii) P lié au calcium (P-Ca) et (iv) deux formes liées à la matière organique : l'ASOP (Acide soluble Organic Phosphate) et le ROP (Residual organic phosphate) (Golterman et Booman, 1988). Le modèle simule le PFe, le Pads, et le Pdétritique qui sont donc comparés aux mesures sur la Fig. 54. Les mesures montrent des concentrations en ASOP non nulles au fond de la vase (à 30 cm), ce qui veut dire que cette fraction contient du Phosphore quasi réfractaire ou très lentement minéralisable. L'ASOP mesuré correspond donc globalement à la fraction dite

"réfractaire" simulée par le modèle (qui est lentement minéralisable en surface du sédiment mais de plus en plus lente à solubiliser dans le sédiment profond).

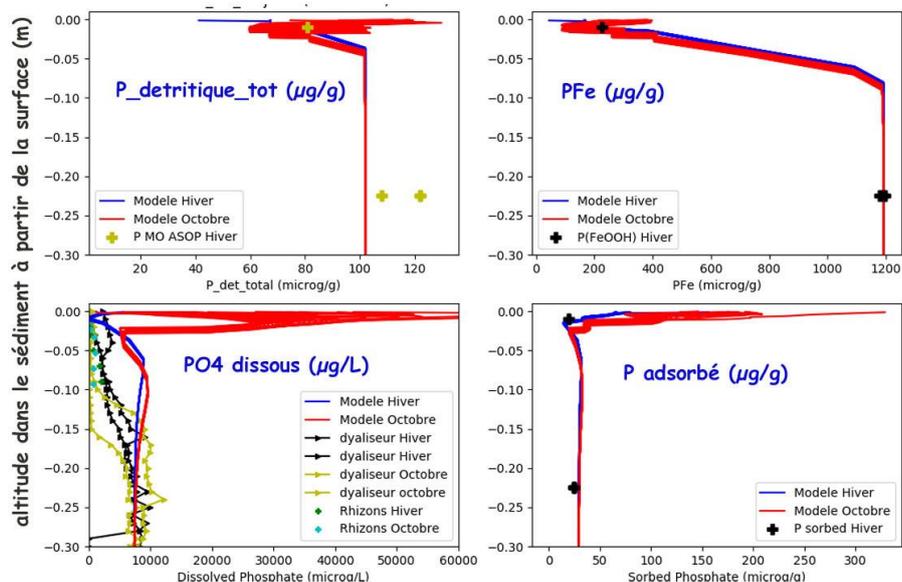
Les profils de phosphore détritique (organique labile + "réfractaire" et lié aux hydroxydes de fer) sont assez concordants avec les mesures mais ils sont proches des conditions initiales en profondeur, puisque le phosphore détritique lié à la matière organique et lié au Fer sont peu ou pas réactifs dans la vasière ancienne. Les concentrations en surface résultent des conditions aux limites et de ce qui se dépose au cours du temps.

Sur les 2 sites, les concentrations en phosphate résultent de la diffusion à l'interface eau/sédiment, mais aussi des processus de minéralisation de la matière organique, de dissolution/précipitation du PFe et d'adsorption/désorption. Le modèle simule des valeurs très fortes en surface sur les 2 premiers centimètres et plus fortes que les mesures jusqu'à 10 cm de profondeur (Fig. 55).

Ces valeurs résultent de la combinaison entre les processus de précipitation, dissolution, adsorption / désorption (Fig. 56) mais il semble que le processus de désorption soit prédominant en surface (ce qui est surprenant - les paramètres sont peut-être à revoir) ; le processus de précipitation est compensé par la désorption tandis qu'entre 5 et 15 cm, la dissolution du PFe et l'équilibre adsorption/désorption produit une augmentation des concentrations en PO_4^{2-} comme dans les mesures.

Les flux à l'interface eau sédiment pour les phosphates sont beaucoup plus élevés en été avec des variations à haute fréquence en fonction des conditions hydrodynamiques et sédimentaires (Fig. 54).

Profils verticaux P au point Haut (Site 1)



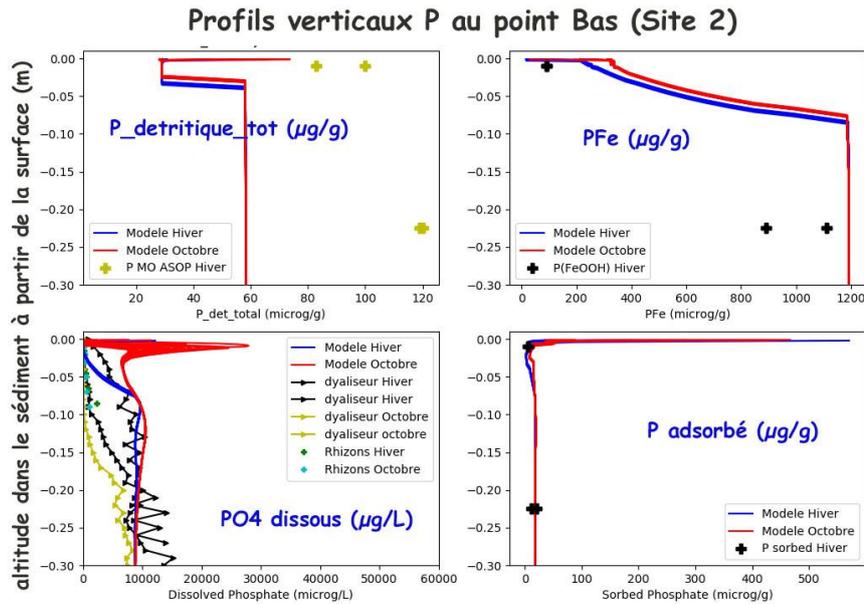


Figure 55 : Profil vertical pour le phosphore au point haut (site 1 sur les graphiques du haut) et au point bas (site 2 sur les graphiques du bas) en hiver (fin mars) et en été (début octobre).

Flux d'échanges de phosphore dus aux réactions dans le sédiment

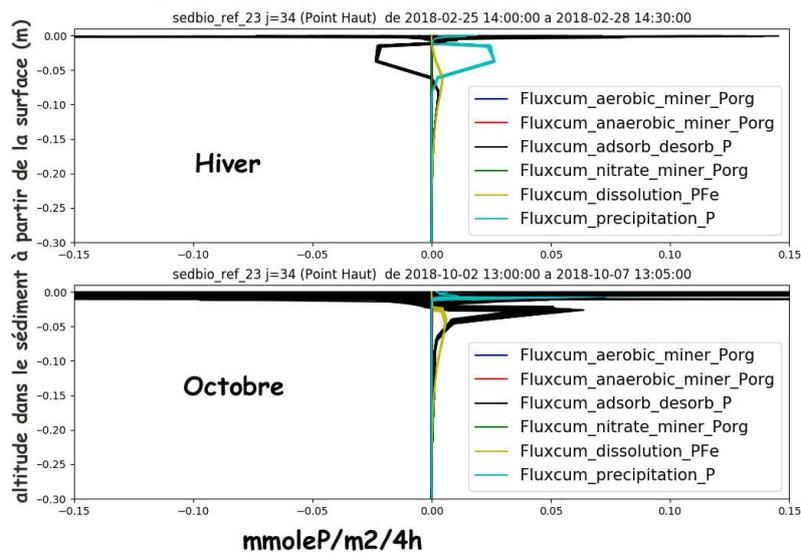


Figure 56 : Profils verticaux dans le sédiment des flux réactifs pour le phosphore au point haut en hiver (fin mars) et en été (début octobre) exprimés en mmoleP/m²/4h. Le flux d'adsorption/désorption est positif quand il y a adsorption.

Le modèle est opérationnel et permet d'explorer les réactions qui entrent dans le cycle de l'azote et du phosphore. En l'état actuel des connaissances, il reste de nombreuses incertitudes. Plusieurs processus sont modélisés via des paramètres empiriques tirés de la littérature et le modèle est largement perfectible. De plus, les conditions à la limite pour les variables biogéochimiques sont relatives à l'année 2013 dont le débit en hiver était moins fort jusqu'en mai qu'en 2018 (voir annexe 6, Fig. 8) et plus fort de mai à août ; les apports de matière organique venant du fleuve peuvent donc être différents.

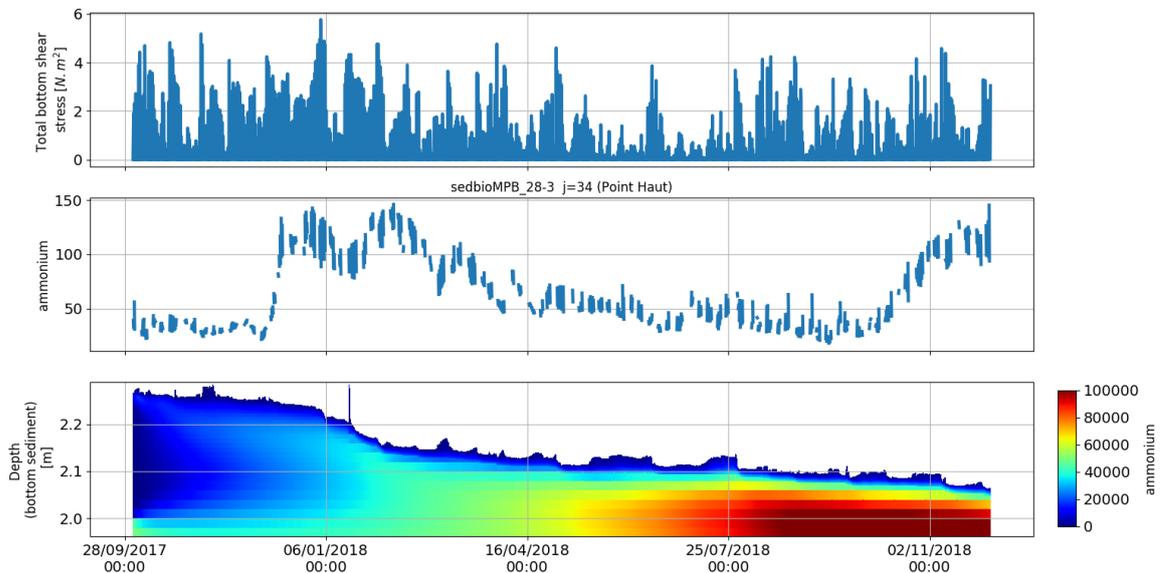
L'ensemble des résultats analysés (granulométrie, phosphore particulaire, PFe) permettent de constater que la vasière qui a été investiguée dans le projet, repose sur une ancienne vasière

indurée, plus vaseuse et plus riche en azote et phosphore particulaire que les 5 centimètres superficiels sablo vaseux qui la recouvrent. Cette vasière non homogène est une difficulté pour reproduire les processus avec le modèle. Les quantités de matière organique et leur contenu en azote et phosphore dépendent de l'historique de la vasière. Les processus de minéralisation, de solubilisation du Pfe et de désorption du Phosphore dépendent également de la profondeur selon la qualité de la matière organique et la disponibilité des éléments pour leur solubilisation.

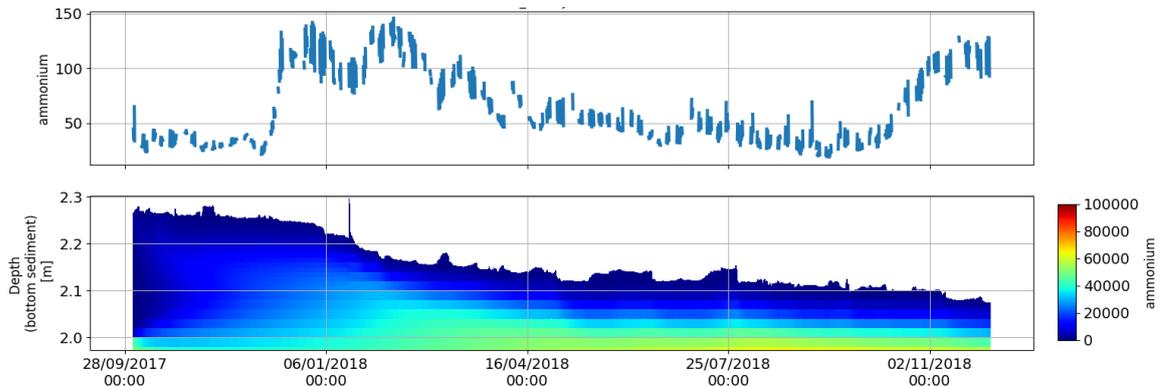
3.4.1.2 Résultats avec effet de la bioturbation

Les effets des bioturbateurs ont également été intégrés avec 1) un effet sur le mélange sédimentaire pour *S.plana* et 2) un effet sur la diffusion des éléments dissous pour *Hediste diversicolor*. Les effets de ces 2 espèces sur le coefficient de mélange des particules (D_b) et des substances dissoutes sont directement issus des résultats des expériences en mésocosme (Chapitre 2, Fig. 33).

A)



B)



C)

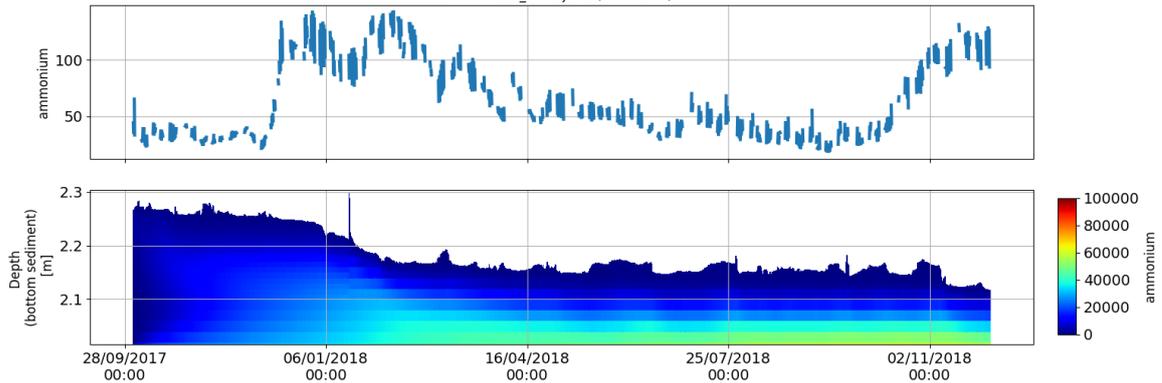


Figure 57 : Variation temporelle de la distribution verticale de l'ammonium sans effet de la bioturbation (simulation avec $fsw2 = 0.5$). Les graphiques du haut (A) montrent les résultats de la version sans bioturbation avec le forçage hydrodynamique (frottement), la concentration d'ammonium au fond de la colonne d'eau et la distribution verticale de l'ammonium dans les sédiments. Les graphiques du milieu (B) montrent les résultats de la même simulation avec l'effet du ver *Hediste* (seul) sur les flux diffusifs d'ammonium. Les graphiques du bas (C) montrent ceux de la simulation avec *Hediste* et *Scrobicularia* (modifiant le mélange sédimentaire par brassage particulière).

La comparaison des résultats avec les 2 types de bioturbation (Fig. 57) montre l'effet majeur des populations de *Hediste* dans le contrôle des flux biogéochimiques dans les 10 premiers centimètres de sédiment. Ces organismes permettent d'établir des flux d'ammonium et de phosphate vers la colonne d'eau et de ceux d'oxygène et de nitrates de l'eau vers la colonne sédimentaire avec des effets particulièrement visibles en été et en automne. L'impact de la scrobiculaire change peu les flux biogéochimiques ou bien de manière indirecte en jouant surtout sur la dynamique sédimentaire en mélangeant la vase et le sable en surface. La dynamique de l'ammonium dans la colonne d'eau semble peu différente entre les simulations avec et sans bioturbation.

En ajoutant également les effets directs de ces 2 espèces sur l'érodabilité des sédiments avec l'effet biostabilisateur par *Hediste* et déstabilisateur par *Scrobicularia* (Fig. 58), les résultats montrent des dynamiques biogéochimiques encore différentes. Par exemple, avec l'impact biostabilisateur de *Hediste*, les flux d'ammonium sont encore amplifiés car le taux d'envasement est plus fort en présence de ces annélides. La dynamique de l'ammonium dans la colonne d'eau montre des valeurs plus élevées dans l'eau en été. Avec la scrobiculaire seule et son effet déstabilisateur vis-à-vis de l'érodabilité, la dynamique de l'ammonium semble être plus proche de celle de la version abiotique avec une variation altimétrique plus forte (érosion) mais aussi des épisodes ponctuels de dépôt massifs de couches de vases, issues de la turbidité provenant de l'érosion des vasières plus basses et venant se déposer sur le site le plus haut. En combinant les 2 effets biologiques ensemble, les variations altimétriques sont beaucoup plus stables que dans les simulations sans faune ou celles avec l'une des 2 espèces seules. La stabilité sédimentaire et biogéochimique est donc beaucoup plus stable quand ces 2 espèces cohabitent sur les vasières de la Seine. Cela peut expliquer pourquoi ces 2 espèces relativement antagonistes en termes d'impact sur les processus sédimentaires et biogéochimiques peuvent mieux survivre et stabiliser l'équilibre écologique des vasières quand elles vivent ensemble. L'équilibre entre les 2 espèces est donc un processus favorable à une meilleure restauration des vasières intertidales.

3.4.2 Résultats de la modélisation de la production primaire microphytobenthique

Le module MPB intégré dans le modèle MARS/MUSTANG/BLOOM-2DV est le module développé par Rakotomalala *et al* (2019, annexe 3 et 4) et adapté en multicouches pour le couplage avec le modèle MARS. Ce module a tout d'abord été testé sur une application 1DV et comparé à des mesures en mésocosme (Fig. 41) ; il a montré des résultats satisfaisants et une paramétrisation du modèle écophysioologique.

Les résultats préliminaires sont encourageants mais très sensibles à plusieurs paramètres, notamment (Fig. 58) :

- À la fraction érodée (*fraction_erosion_MPB*), qui doit être très faible [ce qui correspond aux mesures de Dupuy *et al* (2014)] et qui a donc finalement été choisie égale à 5%
- Au taux de croissance du MPB (j^{-1}), $P_{max} (= \alpha_2^{NH_4} \times \frac{C}{N_{uptake}})$ dont la valeur dépasse facilement une valeur de référence de $1 j^{-1}$ intégrée dans un autre modèle de production primaire du MPB (Hochard *et al*, 2010).

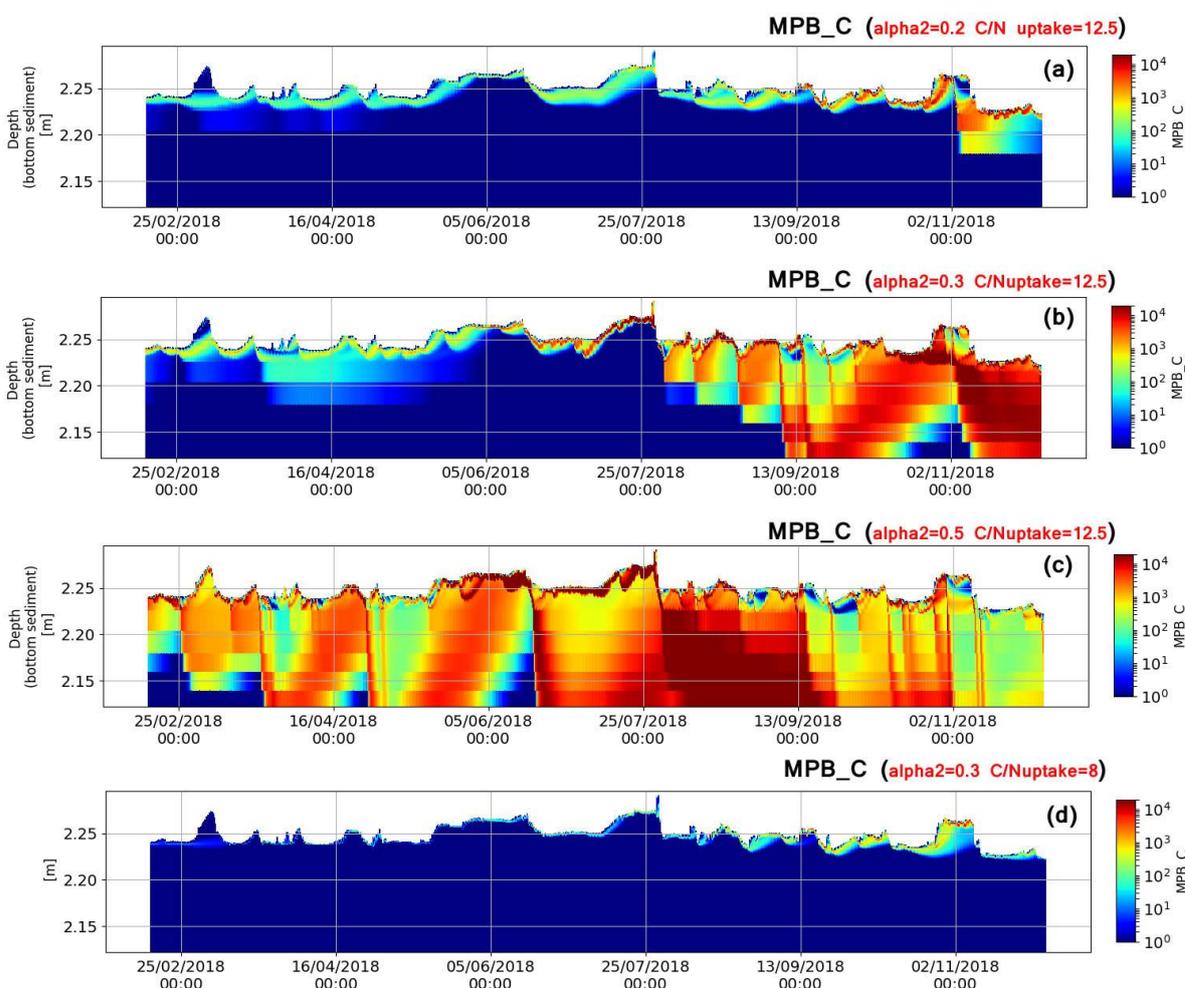


Figure 58 : MPB_C ($\mu\text{mole C/L}$) dans le sédiment au site 1 (point haut) de fin février à octobre 2018 pour 3 valeurs de $\alpha_2^{NH_4}$ avec $(C/N)_{uptake} = 12.5$: [(a) $\alpha_2^{NH_4}=0.2$ d'où $P_{max}=2.5 j^{-1}$, (b) $\alpha_2^{NH_4}=0.3$ d'où $P_{max}=3.75 j^{-1}$, (c) $\alpha_2^{NH_4}=0.5$ d'où $P_{max}=6.25 j^{-1}$] et test (d) avec $(C/N)_{uptake} = 8$ et $\alpha_2^{NH_4}=0.3$ d'où $P_{max}=2.4 j^{-1}$. Fraction érosion_MPB=5% pour tous les tests.

Le MPB est bien localisé à la surface du sédiment et augmente en été. Il descend plus en profondeur si son rapport C/N augmente beaucoup du fait d'une forte production primaire en surface. L'augmentation du P_{\max} provoque de telles concentrations que le MPB migre bien au-delà du centimètre superficiel du sédiment, ce qui semble très excessif (tests (b) et (c) Fig. 56). Les tests (a) et (d) de la Fig. 58 sont plus proches de ce qui est observé (zoom sur les 2 premiers centimètres superficiels sur la Fig. 59). Pour choisir le test le plus valide et ajuster les paramètres, il faut comparer la biomasse totale de MPB dans le sédiment et la production totale de MPB qui a été effectivement mesurée *in situ*.

La production totale de MPB intégrée sur la couche photique est très forte en été, de l'ordre de 20 à 150 mgC/m²/h pour les tests (b) et (c), inférieur à 5 mgC/m²/h pour les tests (a) et (d). Ces valeurs ont été évaluées en cumulant la production sur 4 heures consécutives. La production par jour doit tenir compte des périodes jour/nuit (à multiplier par un facteur entre 8 et 12 pour avoir un ordre de grandeur de la valeur estimée par jour). **Au contraire, l'effet de la température est prédominant et le MPB est produit en plus grande quantité dès que la température atteint les 18°C vers juin, ce qui correspond bien aux tendances observées dans le chapitre 1 sur les vasières et des biomasses et des activités microphytobenthiques très forte du printemps à l'automne..**

Dans ces tests, la production primaire dépend de la lumière avec une constante de saturation à la lumière E_k constante tout au long de l'année. En hiver, le MPB reçoit moins de lumière et la production primaire est faible. En été, la lumière et la température sont plus fortes et la production primaire "explose". Cela n'est pas ce qui est effectivement mesuré sur le terrain. Des études sont encore en cours pour tester le modèle avec un E_k variable dans l'année, exprimant l'adaptabilité du microphytobenthos à la lumière. Dans les simulations de référence ici (Fig. 58d), la biomasse produite en hiver est trop faible par rapport aux observations (Fig. 6), où le niveau de biomasse est plus faible également, mais d'un facteur 2 environ. L'ordre de grandeur des niveaux de biomasses produites sont donc trop faibles globalement et en particulier en été. Une partie de la biomasse de MPB est exportée dans la colonne d'eau par érosion, mais les processus de grazing par la faune benthique n'ont pas encore pu être ajoutés, car le niveau de biomasse du MPB serait encore plus faible.

Le modèle peine à reproduire les niveaux de biomasse observés sur le terrain et donc la dynamique saisonnière du MPB. Une des explications tient au fait que l'effet positif de la bioirrigation par *Hediste* sur la production primaire du MPB (observés dans les expériences en mésocosme) est mal reproduit dans le modèle. Lorsque nous mettons un effet de *Hediste* faisant augmenter les flux d'ammonium (d'un facteur 40 comme en mésocosme, ce qui est très élevé par rapport aux données de la littérature qui parle de facteur 2, e.g. Mermillod-Blondin et al., 2004), mais pourtant, cela n'a strictement aucun effet sur l'assimilation de cet azote par le microphytobenthos dans les 1^{ers} millimètres dans le modèle, ce qui montre qu'il reste des modifications de l'algorithme à réaliser. De même, les concentrations en ammonium diffusant dans l'eau dans le modèle ne répondent pas directement à l'effet attendu lorsqu'on fait augmenter les densités de *Hediste* (et observé en incubation de laboratoire). Il est donc nécessaire de mieux modéliser ce processus de la bioirrigation par *Hediste* et la piste la plus intéressante est qu'il s'agit d'un transport non local (advection du fond vers la surface) plutôt qu'une simple diffusion. La confrontation des allures des profils verticaux modélisés et observés *in situ* pour l'ammonium (Fig. 52) et les phosphates (Fig. 54) montrent aussi qu'une simple diffusion avec bioturbation ne reproduit pas bien les observations. L'intégration d'un processus de transport non-local (Mermillod-Blondin et al., 2004, François et al., 2002) induit par *Hediste* tel que celui observé en laboratoire serait plus pertinent (Figs. 31 et 33). Cela

semble être liée également au comportement de la teneur en eau du 1^{er} cm qui est très différente entre un sédiment sableux et vaseux, mais aussi entre un sédiment bioturbé et un sédiment abiotique. La teneur en eau joue directement sur la quantité de sels nutritifs plus ou moins concentrés dans cette eau. Une des pistes d'amélioration consiste 1) à mieux simuler l'effet de la bioturbation sur la teneur en eau superficielle et 2) les mouvements des nutriments dissous de la profondeur vers la surface par un transport non local.

En ajoutant les effets de la bioturbation sur le mélange particulaire par *Scrobicularia* ainsi que les effets de *Hediste* et *Scrobicularia* sur l'érodabilité le modèle montre une dynamique saisonnière du microphytobenthos intéressante, significative et relativement proche de la version de référence sans bioturbation (Fig. 59). Par contre, les autres simulations avec les effets des 2 espèces prises seule à seule montrent un effondrement des biomasses du microphytobenthos à cause d'érosion trop prononcés ou une diminution trop forte de l'ammonium en profondeur avec une forte biodiffusion par *Hediste*. Le modèle est très sensible et de nombreuses simulations montrent des niveaux de biomasse très faibles toute l'année. Il est clair que la paramétrisation du modèle de production primaire du MPB et la façon de modéliser la distribution verticale et les flux biogéochimiques sont encore à améliorer pour pouvoir bien coupler le modèle de production primaire microphytobenthique à la dynamique sédimentaire et biogéochimique.

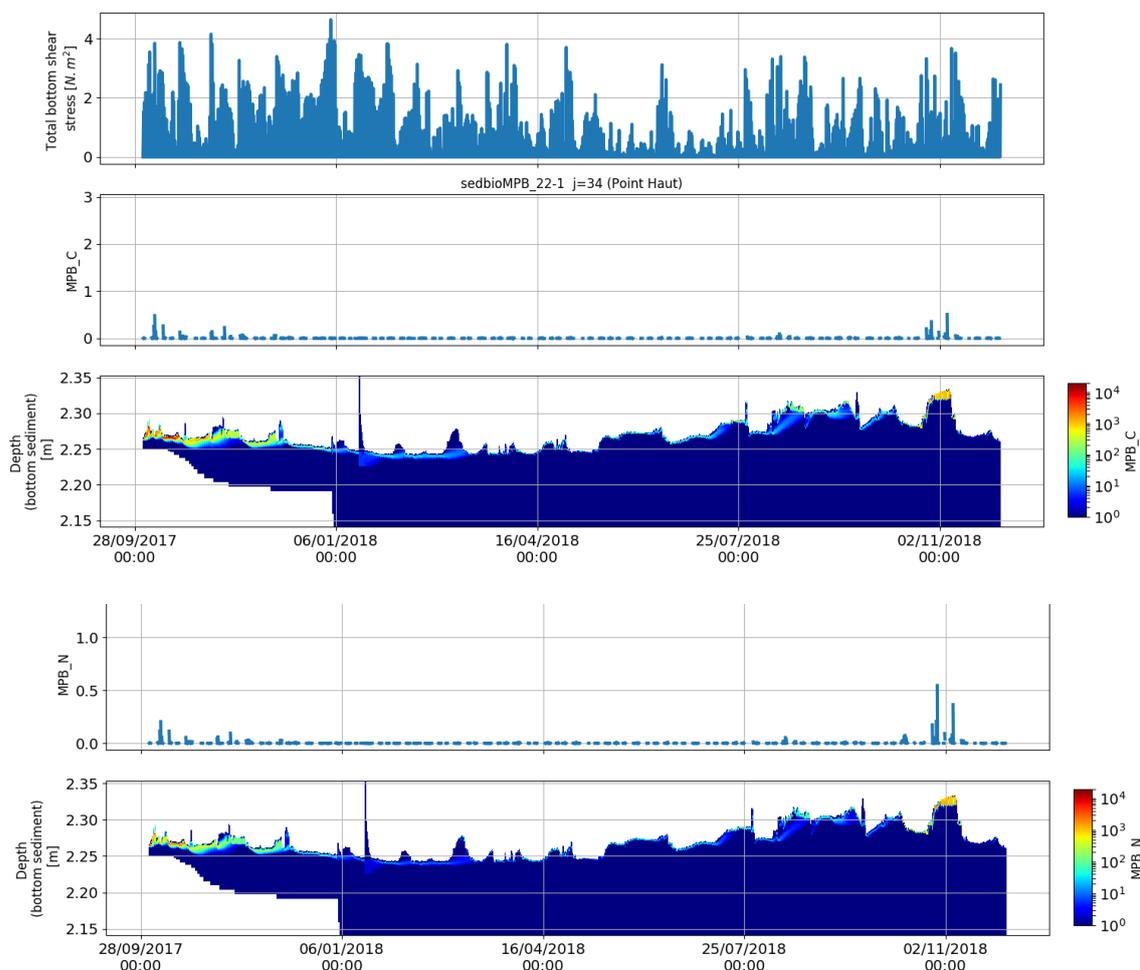


Figure 59 : Variation temporelle de la distribution verticale des biomasses de microphytobenthos sur le site haut dans le modèle Cross-shore 2DV (avec le contenu en carbone en haut et en azote en bas). Les graphiques du dessus pour les 2 variables microphytobenthiques (C et N) montrent l'exportation dans la couche de fond de la colonne d'eau du microphytobenthos érodé.

Concernant l'effet de la composition sédimentaire sur la production primaire microphytobenthique, les résultats aux sites 1 et 2 des simulations abiotiques sont légèrement différents, avec une production plus forte au site 1 (point haut) (Fig. 60). Il est intéressant de noter que cette légère différence correspond aussi à celle observée sur le terrain en termes de productivité (Figure 6). Le modèle réussit donc bien à reproduire le fait qu'un sédiment vaso-sableux en haut de vasière soit un peu plus propice à la croissance des diatomées benthiques qu'un site sablo-vaseux en bas de vasière (à cause d'une meilleure pénétration de la lumière dans un sédiment sableux).

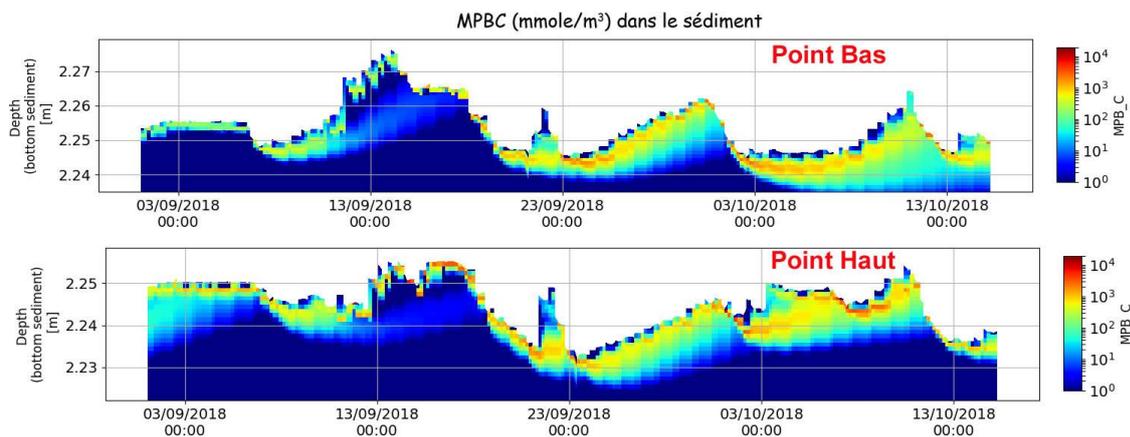


Figure 60: MPB_C ($\mu\text{mole C/L}$) dans l'eau et dans le sédiment aux sites 1 (point haut) et site 2 (point bas) de fin août à octobre 2018. Test avec $C/N_{\text{uptake}}=8$ et $\alpha_{\text{NH}_4}=0.3$. Zoom sur les deux premiers centimètres superficiels où la production photosynthétique a lieu.

Principales conclusions :

- ✓ L'application du modèle sédimentaire a permis de caler des paramètres clés quant à l'effet du frottement par les vagues. La prise en compte de la diversité des effets biologiques sur l'érodabilité a permis une amélioration des ajustements de modèles aux données et les facteurs biotiques et abiotiques contribuent environ à 50% à la dynamique morphosédimentaire annuelle mesurée.
- ✓ La forte diminution estivale du niveau d'élévation sédimentaire ne s'explique pas par l'effet seul du frottement et des vagues mais une bonne partie de cette érosion s'explique par l'effet saisonnier des scrobiculaire très efficaces en été pour favoriser l'érodabilité des sédiments. L'effet du ver *Hediste* est plus continu le long des saisons et contrebalance les effets érosifs du bivalve *Scrobicularia* visible l'été.
- ✓ Le modèle thermique est très bien ajusté à la dynamique thermique et les profils verticaux mesurés sur la vasière. Une nouvelle loi a été intégrée pour prendre en compte l'effet du type de sédiment sur les échanges thermiques.
- ✓ Les profils verticaux des sels nutritifs modélisés sont assez proches de ceux mesurés, mais il est encore nécessaire de faire des tests pour paramétrer tous les processus biogéochimiques et l'effet réel de la bioturbation.
- ✓ La production primaire du microphytobenthos est modélisée avec un effet de la température qui est très important en montrant des variations saisonnières plus fortes que celles mesurées. La biomasse produite est donc dépendante de l'assimilation des nutriments et de la lumière (photosynthèse) avec une dynamique en lien avec une migration sensible aux rapports C : N et les équilibres internes. Le modèle ne montre

pas encore d'effet réaliste de la bioturbation comme cela a pu être mesuré et observé dans la littérature. Il faut donc encore améliorer le formalisme des équations (bioturbation, assimilation, photoacclimatation).

BILAN SUR LES FACTEURS DETERMINANTS DU FONCTIONNEMENT ECOLOGIQUE D'UNE VASIERE INTERTIDALE DE L'ESTUAIRE DE LA SEINE

Facteurs structurant la dynamique sédimentaire

Parmi les services écosystémiques rendus par les zones estuariennes (Fig. 60), la lutte contre l'érosion estuarienne est particulièrement importante, surtout dans le contexte actuel du changement global. Ce service correspond à la formation de dépôts des stocks sédimentaires (transfert de particules de la colonne d'eau turbide vers le sédiment). Les conditions hydrodynamiques calmes dans les zones estuariennes et les fortes turbidités apportées par l'érosion du fleuve amont et du bassin versant sont responsables de dépôts importants. La présence de bivalves filtreurs et de vers biostabilisateurs peut contribuer à ce stockage sédimentaire. Les aménagements sur le fleuve et la baisse des débits fluviaux font baisser significativement les surfaces de vase intertidale.

Les résultats obtenus lors du projet PHARE-SEE montrent que les facteurs biologiques jouent un rôle très prononcé. L'addition de bioturbateurs tels que le ver annélide *Hediste diversicolor* lors d'expériences sur le terrain indique qu'il peut être responsable d'une accumulation sédimentaire de plus de 1 cm environ (15 jours après installation) en hiver comme en été, et permet également une meilleure croissance des diatomées benthiques étant mieux protégées contre l'érosion en présence de cet ingénieur d'écosystème (Fig. 62). Le bilan des observations faites à la fois en altimétrie pendant un an de suivi, mais aussi dans les expérimentations avec ensemencement en faune et des tests de modélisation pour simuler ces variations altimétriques montre que les facteurs biologiques interagissent sous forme de boucles de rétroactions positives en réponse à une perturbation initiée par des facteurs physiques. Les facteurs biologiques semblent amplifier cette initiation d'érosion ou de dépôt. Par exemple, si les conditions sont calmes et propices à une sédimentation nette (ce qui était le cas en février 2018 lors du suivi PHARE-SEE), le microphytobenthos se développe mieux et la croissance des vers *Hediste* est favorisée, ce qui contribue à accélérer encore les processus favorisant une accréation sédimentaire de la vase, même en hiver. A l'inverse, si les conditions hydrodynamiques, comme la présence de vagues, deviennent plus difficiles sur la vase (comme cela fut observé en août 2018 lors du projet PHARE-SEE), alors les effets de l'érosion vont amorcer une dynamique négative sur le niveau morphosédimentaire qui seront aussi responsables de perturbation du microphytobenthos et de leurs effets biostabilisateurs. L'effet positif des bivalves *Scrobicularia plana* sur l'érosion de sédiments peut alors très nettement amplifier le phénomène d'érosion initiée par une perturbation physique initiale (Fig. 62).

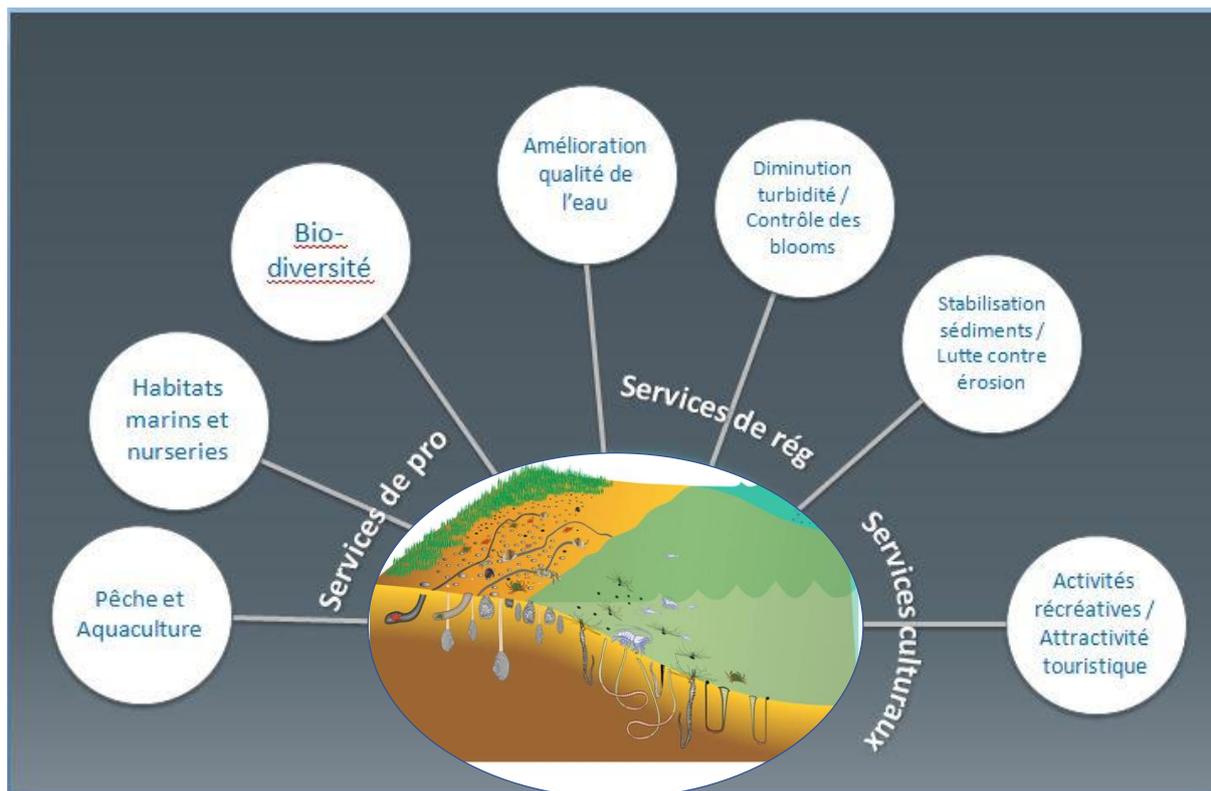


Figure 61 : Services écosystémiques et vasières intertidales

Dans les deux cas, les actions biologiques jouent un rôle important par un jeu d'interactions complexes entre processus physiques et biologiques, mais la contribution des facteurs biologiques semble plus ou moins prononcée selon les conditions générales. En 2014, à l'issue du projet SA5 BARBES, les résultats montraient un effet plutôt biostabilisateur qui était responsable de 20% des variations de niveau d'élévation sédimentaire dans les vasières à proximité du pont de Normandie. En 2018, sur ce site situé plus en aval et plus proche de l'embouchure avec un type de sédiment plus sableux, la contribution des facteurs biologiques à la variation générale du niveau sédimentaire est plutôt de l'ordre de 50% (figures 6 et 50) et cet effet peut être à la fois biostabilisateur et déstabilisateur selon la saison et l'espèce dominante au sein de la communauté macrozoobenthique.

Un déséquilibre de la communauté macrozoobenthique en faveur de *Scrobicularia* induirait une très forte augmentation de l'érodabilité des sédiments alors qu'un déséquilibre en faveur de *Hediste* favorise à la fois la présence de biofilms microphytobenthiques et joue un rôle protecteur contre l'érosion des vasières très efficace.

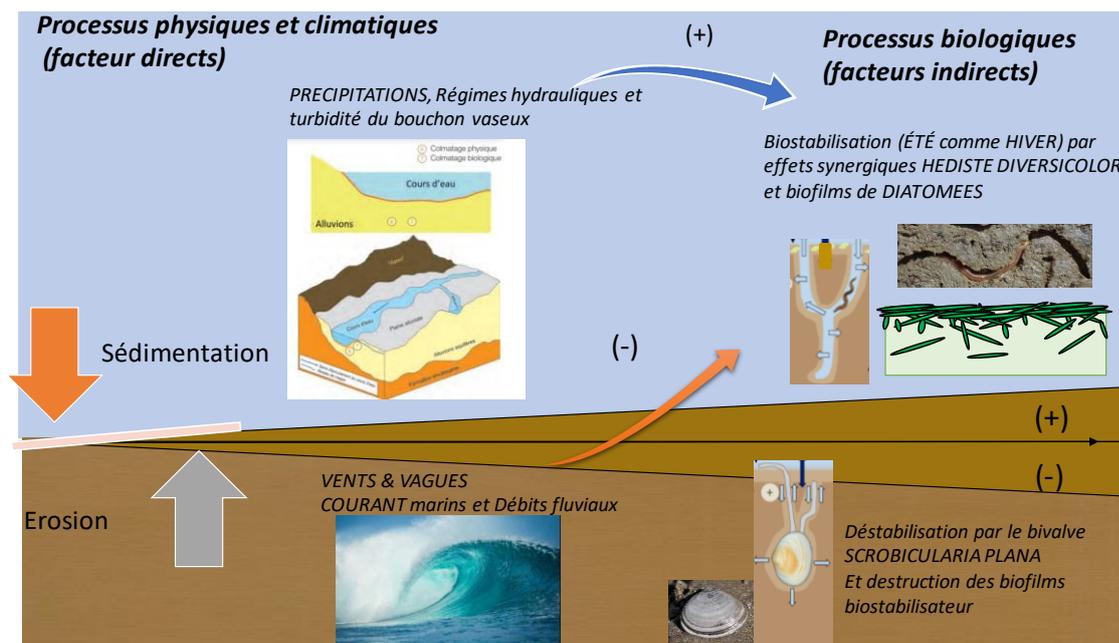


Figure 62 : Facteurs physiques et biologiques régulant la dynamique morphosédimentaire des vasières intertidales.

Facteurs déterminant les flux de matière et d'énergie au sein des vasières intertidales

Le projet PHARE-SEE confirme que les vasières intertidales de l'estuaire de la Seine sont des habitats avec une productivité remarquable qui contribuent très fortement au soutien trophique de la biodiversité estuarienne (projet SA5 PROUESSE et projet GIPSA SPORES). Les jeux d'interaction sont très complexes pour comprendre le devenir de la matière organique sur ces vasières. La matière organique arrivant via la colonne d'eau est diversifiée, avec une origine partiellement terrigène (provenant du bassin versant de la Seine - allochtone), le reste du matériel étant produit *in situ* (projet SA5 MOSAIC). Cette MO autochtone est notamment d'origine marine, en particulier via l'apport de phytoplancton avec la marée montante sur les zones basses de la vasière (Morelle 2020). Dans le sédiment, la MO présente une signature principalement terrigène quelle que soit la profondeur. Elle tend à être bien préservée et à participer à des cycles longs de la diagénèse. Cela suggère également qu'à la surface du sédiment, la MO d'origine autochtone semble elle rapidement consommée par la faune benthique. A l'inverse de la MO sédimentaire, la MO dissoute présente dans l'eau interstitielle du sédiment présente une signature autochtone plus marquée, est plus réactive et ses échanges à l'interface semblent plus dépendants des activités de bioturbation. Les bactéries peuvent rapidement reminéraliser cette matière organique, disponible pour les producteurs primaires des vasières.

Sur les vasières intertidales de l'estuaire de la Seine, les sédiments colonisés par des vers comme *Hediste diversicolor* voient leur profondeur de pénétration augmenter d'un facteur très élevé en particulier pour l'oxygène et les nitrates. Les flux diffusifs sont augmentés d'un facteur d'environ 40 d'après nos mesures pour l'oxygène et les nitrates, si on extrapole directement des résultats en laboratoire au contexte réel sur le terrain. Ce processus est à mettre en proportion certainement avec l'augmentation des surfaces d'échange le long des galeries qui agissent comme d'innombrables replis de la surface d'échange. Il faut imaginer que la surface

à l'interface eau sédiment peut être 40-50 fois plus élevée le long d'une galerie d'un animal en profondeur, et plus ces galeries sont profondes plus ce processus est efficace. C'est le même principe que le rôle des replis des membranes biologiques dans des alvéoles pulmonaires par exemple. Toutefois, il n'y a pas qu'un simple effet d'augmentation de la surface d'échange par les bioturbateurs. La bioirrigation, et en particulier les mouvements très rapides des parapodes de ces annélides par exemple, permet de faire circuler l'eau porale très activement à une échelle microscopique et sur des distances de profondeur supérieures à 20 cm. Le rôle lubrificateur du mucus sécrété par ces animaux contribue également à l'accélération des échanges, ainsi que celui des EPS microphytobenthiques dans une moindre mesure.

Les flux de matière et d'énergie au sein du compartiment benthique sont dépendants des apports de matière organique particulaire et, en particulier, ceux apportés par les blooms phytoplanctoniques et leur flux de dépôt. L'ensemble de ce matériel peut se déposer à la surface des vasières intertidales et être recyclé par les processus microbiens au sein des sédiments en relation avec les gradients d'oxydo-réduction. La bioturbation a pour effet de faire pénétrer la limite d'oxydo-réduction plus profondément en subsurface, ce qui conditionne directement les métabolismes bactériens. Les nutriments régénérés par ces activités bactériennes sont alors assimilés par les producteurs primaires microphytobenthiques. La production primaire microphytobenthique reste très élevée dans l'estuaire de la Seine, malgré l'ensablement constaté depuis plusieurs décennies. Les mélanges sablo-vaseux sont particulièrement productifs grâce à un accès facilité à la lumière et aux sels nutritifs abondants en profondeur (Morelle et al., 2020).

Il existe donc un couplage benthos-pélagos particulièrement efficace sur les vasières intertidales de l'estuaire, l'apport de MO planctonique venant soutenir une production primaire microphytobenthique particulièrement efficace. La plupart des variables biogéochimiques, microbiennes et microphytobenthiques montre une forte saisonnalité avec des minima hivernaux et des maxima estivaux (de juin à septembre).

Les zones humides sont connues pour être le siège d'une partie de l'élimination de l'azote provenant du lessivage des sols du bassin. Les nitrates de la colonne d'eau pourraient être disponibles pour le microphytobenthos et les bactéries. Les mesures sur les vasières supérieures à marée basse montrent que les concentrations en nitrates dans les sédiments sont particulièrement faibles 1 ou 2 heures après le début de l'émersion, ce qui laisse suggérer une utilisation rapide par les microorganismes. Par ailleurs, les activités de réduction des nitrates par les enzymes bactériennes ont été mesurées et se révèlent très élevées en octobre mais plus faible en février, comme le sont aussi l'activité bactérienne de production de CO₂. Les résultats montrent le rôle clé de la bioturbation par la faune en interaction avec le facteur thermique. Les flux des nutriments à l'interface eau-sédiment dépendent directement 1) des activités microbiennes et 2) du rôle de la faune benthique et, en particulier, celle douée pour la bio-irrigation comme les vers *Hediste diversicolor*.

Il y a certes beaucoup de nutriments dans la colonne d'eau dans l'estuaire de la Seine. Cependant, une grande partie de ces nutriments et en particulier les nitrates ne semblent pas très déterminants pour le MPB en termes de soutien à la production primaire et à la croissance de ces biofilms de microalgues à l'interface eau-sédiment. L'accès à ces nutriments de la colonne d'eau par diffusion ne peut avoir lieu que pendant les phases d'immersion. Plus les diatomées microphytobenthiques vivent en haut sur l'estran, plus elles sont éloignées de cette source de nutriments.

A marée haute, les flux diffusifs d'ammonium et de phosphates provenant des sédiments profonds et vers la colonne d'eau permettent d'alimenter les diatomées benthiques présentes à l'interface eau-sédiment. Comme nous l'avons parfaitement démontré dans cette étude (chapitre 2), les flux diffusifs du bas vers le haut en présence d'eau (incubation) dépendent avant tout du facteur faunistique qui est bien le facteur écologique principal dans la régulation de ces flux d'ammonium et phosphates. En effet, en présence de faune et en particulier les « gallery-diffusor » comme *Hediste diversicolor* et aussi d'autres espèces comme *S. plana* (dans une moindre mesure), les flux diffusifs d'oxygène ou de nitrates provenant de la colonne d'eau sont aussi considérablement augmentés (d'un facteur 40 avec *H. diversicolor* en été et environ 30 en hiver) en cas de présence de galeries du ver *Hediste*. Ce processus est dépendant de la température, mais reste très actif même en hiver et à température basse, car l'accélération des échanges est avant tout stimulée par la présence des galeries elles-mêmes, qui sont présentes toute l'année. L'activité de bioturbation renforce donc l'accès aux nutriments de part et d'autre de l'interface, en particulier pour les fonds sédimentaires colonisés par le ver annélide *Hediste*.

A marée basse, les diatomées benthiques semblent très rapidement limitées en sels nutritifs dans les 1ers mm du sédiment superficiel et dans les premières heures après le début de l'émersion. A l'inverse les flux diffusifs issus de la profondeur (NH_4^+ , PO_4^{2-}), très stimulés par la bioturbation et issus de la reminéralisation bactérienne, peuvent continuer à se faire à travers les eaux interstitielles. Ces éléments nutritifs sont donc directement accessibles pour les diatomées benthiques de manière plus continue (pas que à marée haute). Les nutriments diffusant de la profondeur vers la surface semblent donc mieux alimenter les diatomées microphytobenthiques vivant à l'interface air-sédiment. Les sels nutritifs fortement concentrés dans la colonne d'eau, comme les nitrates, semblent moins directement accessibles aux diatomées microphytobenthiques.

Les activités exercées par les vers sont très soutenues même en hiver car la formation de leurs galeries suffit à activer les flux biogéochimiques, même si l'activité métabolique de cette faune reste faible à cause des basses températures. La bioturbation stimule les flux biogéochimiques et la biodiffusion des nutriments sur une bonne profondeur (près de 30 cm en subsurface). Les résultats des expériences avec addition de faune sur le terrain montrent que les biomasses de chl *a* microphytobenthiques semblent très peu affectées par la bioturbation. C'est aussi le cas des paramètres photosynthétiques, qui dépendent avant tout du facteur thermique comme l'ensemble des flux de nutriments très sensibles au facteur saisonnier. Cependant, cette faune benthique ajoutée consomme directement le microphytobenthos. En parallèle, le fait que les biomasses ne soient pas modifiées suggère qu'il existe une compensation de la consommation par une action positive sur la production primaire et en particulier une accélération des processus de reminéralisation, comme cela a pu être observé pendant les expériences en mésocosme (Morelle et al., 2021) et sur le terrain (Morelle et al, soumis). La faune consommatrice profite directement de sa propre action bioturbatrice et de son effet sur la croissance microphytobenthique. Il semble donc que les biomasses de chl *a* microphytobenthiques ne répondent pas à la présence de leurs consommateurs par une diminution de ces ressources, mais plutôt que l'action bioturbatrice est responsable d'un maintien du niveau de biomasse à un niveau soutenable. Les niveaux de biomasse microphytobenthique mesurés *in situ* montrent bien une bonne croissance nette du microphytobenthos pendant tout l'été et ce malgré la forte consommation par les organismes benthiques (Figure 24). La faune apparaît comme une composante auto-

organisée qui vient remanier les sédiments de manière à rendre l'écosystème plus apte à sa propre croissance par un type de « jardinage écologique ».

Une fois la paramétrisation de l'influence de la bioturbation améliorée dans le modèle MARS3DV intégrant processus biogéochimiques et production primaire du MPB, un bilan plus approfondi pourra être envisageable en termes de perspectives. Il faudra donc chercher à vérifier et confirmer ces premières conclusions.

Les espèces de la faune sont très dépendantes de ces flux de matière et d'énergie et elles consomment toutes, méiofaune comme macrofaune, le microphytobenthos qui est très productif à la surface de ces vasières. Les espèces macrozoobenthiques dominantes sont les vers annélide *Hediste diversicolor* et les bivalves *Scrobicularia plana* qui dépendent à près de 100% des ressources microphytobenthiques. Après l'hiver, la dynamique de croissance et de recrutement de ces 2 espèces est très active (projet GIPSA6 SENTINELLES) et le suivi du régime alimentaire de ces espèces montrent bien que la bonne santé de ces 2 populations est reliée au niveau de productivité primaire du microphytobenthos.

Lorsque les biomasses de ces 2 populations augmentent au cours de la belle saison grâce à un bon recrutement, les activités de bioturbation peuvent devenir très intenses. Quand l'activité de la faune devient très élevée en août et si un phénomène d'érosion a lieu à cause d'une hausse des facteurs hydrodynamiques en lien avec la présence de vague, les activités déstabilisatrices de la faune, et en particulier celles des bivalves *Scrobicularia plana*, agissent directement sur l'élévation de l'érodabilité des sédiments, malgré les effets biostabilisateurs des EPS microphytobenthiques et des vers *Hediste*.

Les résultats du projet PHARESEE montrent la relative bonne santé des composantes biologiques et la réactivité des flux biogéochimiques. Ces organismes contribuent fortement aux services écosystémiques rendus par ces vasières comme l'épuration de l'azote provenant de la colonne d'eau, la reminéralisation rapide de la MO labile ou encore le rôle régulateur de la dynamique sédimentaire (et son impact potentiel sur la séquestration de carbone).

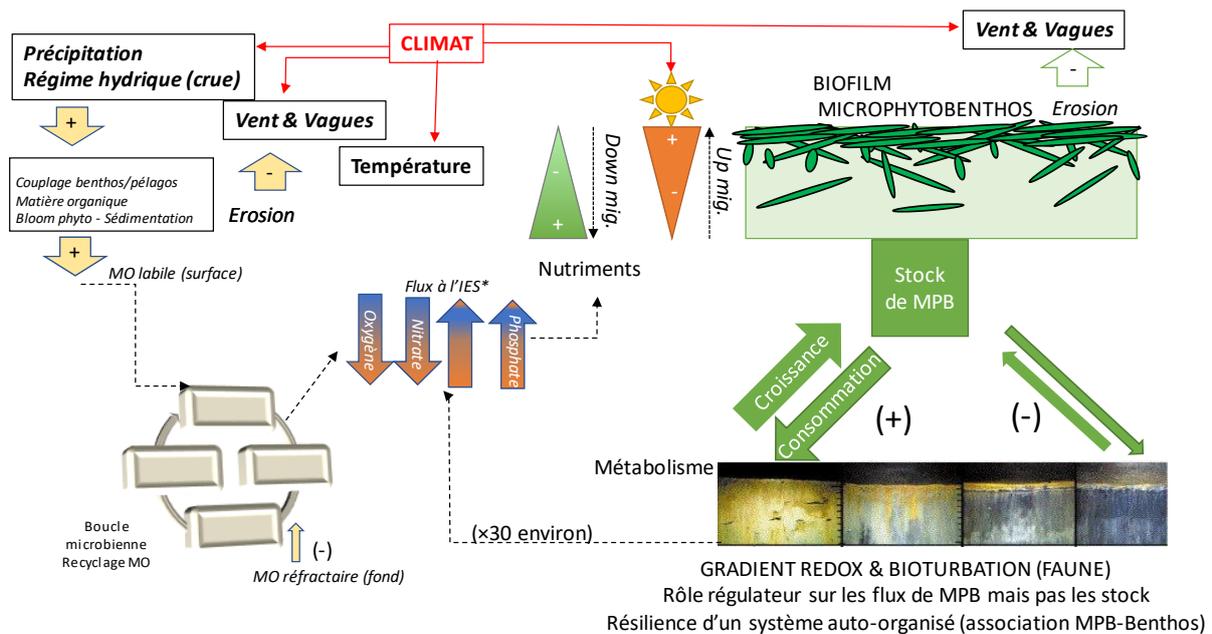


Figure 63 : Facteurs physiques et biologiques régulant les flux de matière et d'énergie, le devenir de la matière organique et le réseau trophique.

Eléments de prospective sur l'évolution des vasières

Le diagnostic global réalisé dans le cadre du projet PHARE-SEE montre que les organismes benthiques (communautés microbiennes, microphytobenthiques et la méiofaune et macrofaune benthique) restent résilients face à l'évolution sédimentaire récente montrant une diminution des surfaces de vasières intertidales (ensablement) ainsi qu'à la diminution des ressources phytoplanctoniques (apports de MO fraîche à la vasière) enregistrées depuis 2 décennies.

Au-delà des impacts à venir des aménagements de l'estuaire, et dans un contexte de changement climatique, 2 facteurs doivent être scrutés avec attention : les effets du vent (vague) et la température estivale pouvant devenir limitante en cas de longues périodes de sécheresse.

Tout d'abord, la dynamique sédimentaire est soumise au régime hydrodynamique avec des effets de vent et de vague qui peuvent induire des pertes de stocks de vases par érosion qui auraient un impact négatif sur la dynamique microphytobenthique si les événements érosifs sont plus fréquents qu'auparavant. Si les vasières ont évolué pour devenir des estrans sablo-vaseux (sous l'effet des aménagements et des facteurs hydrométéorologiques), le microphytobenthos ne subit pas de perte de productivité à l'heure actuelle. Si cette évolution persiste et que le taux de vase fine devient trop faible, une chute de la productivité microphytobenthique pourrait avoir lieu, ce qui aurait des conséquences importantes sur le fonctionnement du réseau trophique estuarien dépendant à plus de 80% de cette ressource. Pour l'instant, la modification de la composition sédimentaire ne se traduit pas par des baisses d'activités microphytobenthiques, mais des seuils irréversibles pourraient être atteints si le pourcentage de sable continue de monter dans les mélanges sablo-vaseux.

Contrairement aux organismes planctoniques, les organismes vivant sur les vasières intertidales sont soumis à des variations extrêmes des conditions au gré des cycles de marée, et en particulier la température et la lumière, dont les UV pouvant être responsables de dégradation cellulaire graves pour tous les organismes. La température et le vent peuvent également être responsables d'une forte évaporation de l'eau porale de surface, ce qui conduit à des salinités de l'eau interstitielle extrêmement élevées si les conditions estivales sont trop extrêmes (Orvain et al., 2014). L'ensemble des résultats montrent bien l'importance du facteur thermique et de ses co-variables. Les algues microphytobenthiques comme les autres organismes sont parfaitement adaptées à cette alternance de phase tamponnée par l'eau de mer à marée haute et très variable et à l'air libre à marée basse. Il est fréquent d'observer des preuves de l'impact négatif qu'un excès de température peut engendrer (photo-inhibition) en termes de performances photosynthétiques. Les cas de canicule ou de sécheresses sont des périodes où les niveaux de croissance microphytobenthiques sont très négativement impactées. Si les événements extrêmes de ce type deviennent de plus en plus fréquents, ce qui est prédit par le GIEC, nous pouvons émettre l'hypothèse que les niveaux de productivité globaux sur les vasières et les rendements énergétiques pourraient devenir moins bons dans le contexte du réchauffement global, malgré la bonne résilience observée aujourd'hui, dont une bonne partie semble s'expliquer par l'intensité de la bioturbation par la faune. Si les biomasses de faune finissent par diminuer, nous pouvons suspecter que les flux de matière et d'énergie à la surface des vasières intertidales s'en trouveront affaiblies. Il est donc primordial de poursuivre les efforts de restauration écologique des vasières et de protéger les espèces qui sont inféodées à ces zones humides.

CONCLUSION

Le projet PHARESEE a permis d'étudier les interactions écologiques complexes entre processus hydrosédimentaires, biologiques et biogéochimiques sur la vasière Nord de l'estuaire de Seine. Un effort équilibré a été fourni entre les études de terrain, les expériences en laboratoire et la modélisation.

Parmi les résultats majeurs, nous avons observé sur le terrain :

- Des variations altimétriques faibles, avec surtout une dynamique saisonnière et une érosion modérée (< 10 cm après un an).
- Un effet saisonnier bien plus prononcé que l'effet des bioturbateurs sur l'ensemble des paramètres biogéochimiques dans le sédiment (matière organique sédimentaire, processus et biomasse microbiens).
- Une origine et une réactivité différente de la matière organique en fonction du compartiment considéré. La MO du sédiment est majoritairement d'origine terrigène. A l'inverse, la MO dissoute présente dans les eaux interstitielles est issue d'un mélange de sources avec une forte composante produite *in situ*. Elle est bien plus dynamique que la MO sédimentaire et est, quant à elle, influencée par l'activité des bioturbateurs.
- Un taux de reminéralisation de la MO produite *in situ* extrêmement rapide grâce à des mécanismes de bioturbations intenses et des taux d'assimilation par les bactéries et le MPB très efficace.
- Le rôle majeur du MPB dans le réseau trophique (> 80%) pour les 2 espèces principales de la communauté benthique et pour la méiofaune
- Le niveau de production primaire qui reste très élevé malgré des processus de consommations primaires très élevés et des pertes par érosion.
- Les effets de la faune sur l'érodabilité très prononcés avec un rôle biostabilisateur efficace pour *Hediste diversicolor* en été comme en hiver et un rôle déstabilisateur du bivalve *Scrobicularia plana* exclusivement en été.

Les expériences en mésocosme, complémentaires des manipulations réalisées sur le terrain, ont permis d'étudier très précisément le rôle fonctionnel des 2 espèces majoritaires (*S. plana* et *H. diversicolor*) vivant sur la vasière intertidale de l'estuaire de Seine. Il apparaît ainsi que :

- le brassage particulaire qui est particulièrement élevé pour *S. plana* en été et les flux de substances dissoutes jusqu'à 40 fois plus élevées avec *H. diversicolor* en été comme en hiver.
- Les flux d'ammonium et de phosphates de la colonne sédimentaire vers la colonne d'eau sont beaucoup plus forts en présence de densités naturelles de *H. diversicolor*, alors que ceux d'oxygène et de nitrates sont fortement amplifiés de la colonne d'eau vers les sédiments superficiels.
- *S. plana* consomme très activement les biofilms microphytobenthiques et limite fortement la capacité des biofilms microphytobenthiques à produire, alors qu'*H. diversicolor* maintient les biofilms à des biomasses et des niveaux de productivité stable malgré un intense broutage.

Le suivi de l'effet des annélides et scrobiculaires sur le microphytobenthos, les paramètres hydrosédimentaires et biogéochimiques a été réalisé sur une vasière donnée, avec des



sédiments pauvres en matière organique, et à deux périodes spécifiques – période hivernale, particulièrement froides et fin d'été/début d'automne. Les résultats obtenus doivent donc être interprétés avec précaution, ayant été obtenus sur un site donné dans des conditions environnementales particulières. Ils ne peuvent donc être extrapolés directement aux autres vasières de l'estuaire, pour lesquels un suivi spécifique serait nécessaire, tenant également compte des périodes printanières et estivales.

Les expériences en laboratoire et sur le terrain ont servi à développer un modèle de production primaire microphytobenthique prenant en compte les paramètres hydrosédimentaires et biogéochimiques. Le modèle MARS3D en version Cross-shore 2DV a été implémenté sur la vasière intertidale étudiée sur le terrain avec une très bonne qualité des simulations des processus hydrosédimentaires et des variations altimétriques. L'intégration de l'effet de la bioturbation et de la régulation de l'érodabilité des sédiments a permis d'améliorer encore la qualité des simulations. Un modèle de diffusion thermique a été intégré, testé et amélioré en termes d'interaction avec la composition sédimentaire.

Le modèle biogéochimique BLOOM a été intégré également dans le modèle MARS3D avec une dynamique biogéochimique saisonnière bien représentée. Le modèle prend en compte le rôle des bioturbateurs sur les flux diffusifs, mais une perspective d'amélioration doit être envisagée pour mieux reproduire les flux à l'interface eau-sédiment et l'assimilation du NH_4^+ par le microphytobenthos en surface.

Le modèle de la production primaire microphytobenthique a été implémenté dans le code MARS3D et fournit des simulations de la dynamique spatio-temporelle des biomasses microphytobenthiques intéressantes, même si les flux sont encore sous-estimés dans le modèle et les interactions avec la faune (consommation par broutage et bioirrigation par transport no-local) qui doivent encore être améliorées.

Les observations comme les simulations par modèle 2DV montrent que les effets des 2 espèces majoritaires des vasières intertidales sont très contrastées, voir même antagonistes à tous les niveaux :

- Faible niveau de variation saisonnière du rôle fonctionnel (bioturbation) pour *H. diversicolor*, et forte dépendance à la température pour *S. plana*
- Stabilisation des sédiments pour *H. diversicolor* et déstabilisation pour *S. plana*
- Taux élevé de bioturbation des particules sédimentaires (coefficient de mélange) pour *S. plana* et très faible pour *H. diversicolor*
- Taux élevé de bioirrigation et d'influence sur les flux des éléments dissous pour *Hediste* (en particulier en été)
- Rôle positif de *H. diversicolor* sur les biomasses de MPB compensant les pertes par broutage, alors que *S. plana* ne montre aucun effet positif direct par bioturbation.

Les 2 espèces dominantes de la macrofaune benthique et leurs interactions avec les processus écologiques (sédimentaires, biogéochimiques et microphytobenthiques) contribuent à maintenir un bon niveau de productivité benthique sur les vasières intertidales de l'estuaire, malgré les changements morpho-sédimentaires subis lors des dernières décennies et la réduction des surfaces envasées (Lesourd et al., 2006). Ces 2 espèces ont donc des taux de croissance et de recrutement qui restent bons et la dynamique des 2 populations se maintient à un bon niveau de santé (projet SENTINELLES).

Le travail de terrain et de modélisation réalisé au cours du projet PHARE-SEE a d'ores et déjà donné lieu à une publication disciplinaire dans une revue internationale (effet des bioturbateurs sur la distribution du microphytobenthos et l'activité photosynthétique, correspondant à une partie des résultats présentés dans le chapitre 1 ; cf. Annexe 3). Les prochains mois serviront à croiser les très nombreuses données obtenues. A l'image du projet PHARESEE, résolument interdisciplinaire, deux publications, réunissant une grande partie des équipes du consortium, sont en cours de préparation : l'une porte sur l'effet des scrobiculaires et annélides sur le microphytobenthos, les paramètres biogéochimiques et hydrosédimentaires obtenues lors du suivi haute-fréquence de la station 2 ; l'autre s'intéressa au suivi saisonnier des différents paramètres mesurés sur la vasière (cf. chapitre 1). La valorisation du travail présenté dans les chapitres 2 et 3 (incubations en laboratoire et modélisation) sera également effectuée à court et moyen terme. Un dernier article sera publié sur les résultats de l'application du modèle MARS2DV sur la vasière étudiée et en particulier les facteurs régulant les cycles érosion-dépôt et le dynamique sédimentaire. Le développement du modèle microphytobenthique a été publié dans un modèle initial discrétisé de manière simple (bi-couche). L'étude des flux biogéochimiques et des facteurs régulant la production primaire microphytobenthique intégrée dans un sédiment discrétisé finement (1DV) est la partie la plus complexe qui pourrait faire l'objet d'une valorisation à plus long terme après étude plus approfondie des processus isolés puis en interaction. La synthèse des données, qui sera poursuivie à l'issue de ce rapport, est nécessaire pour comprendre de manière intégrée et relier les nombreux facteurs influençant le fonctionnement des vasières et leurs rôles écosystémiques essentiels – rôle physique, de régulation sur les cycles biogéochimiques et rôle de productivité biologique et soutien au réseau trophique.

LISTE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1 : Schémas de synthèse présentant les objectifs du projet PHARE-SEE et les chapitres du rapport.

Figure 2 : Position dans l'estuaire de la Seine (Normandie) avec 2 sites d'étude sur la vasière nord de l'estuaire de la Seine au Havre (49° 27' 01.6" N ; 0° 12' 20.0" E). Le site 1 un peu plus haut sur la vasière supérieure était plus riche en vase que le site 2 qui était un peu plus en bas.

Figure 3 : Diagramme de plan d'expérience. Lors des 2 campagnes (Février et octobre), 12 quadrats en acier inoxydable (50 × 50 × 10 cm) ont été installés pour différencier 5 traitements : défauné (QD), non défauné mais remanié (QT), les traitements avec 2 types contrastés d'ingénieurs d'écosystèmes : le ver annélide *Hediste diversicolor* (QH) et le mollusque bivalve *Scrobicularia plana* (QS).

Figure 4 : Mesures de variations altimétriques (élévation sédimentaire en cm) et de profondeur d'eau (m) sur le site 1 (haut de vasière). Les mêmes mesures ont été effectuées sur le site 2 (voir partie modélisation Cross-shore 2DV).

Figure 5 : Variation des paramètres environnementaux sur les sites 1 et 2 lors de l'échantillonnage de février (en haut) et en octobre (en bas) avec profil de profondeur de température dans les sédiments (°C), irradiance de surface ($\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) et niveau d'eau (m).

Figure 6 : Variation des valeurs de niveau altimétrique dans les quadrats (cm) en février (graphique de gauche) et octobre (graphique de droite) en fonction du site de prélèvement (site 1 en noir et site 2 en gris) et des différents traitements considérés (QT, QD, QH et QS).

Figure 7 : Variation des valeurs de chlorophylle a ($\mu\text{gchl a gPS}^{-1}$) en février (graphique de gauche) et octobre (graphique de droite) en fonction du site de prélèvement (site 1 en noir et site 2 en gris) et des différents traitements (QN, QT, QD, QH et QS).

Figure 8 : Variation (A) du rendement quantique maximal de fluorescence (FV/FM; unité relative); (B) de l'efficacité photosynthétique maximale (α , unité relative); (C) de l'irradiance optimale pour la photosynthèse (Eopt; $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et (D) du taux de transport d'électrons maximal relatif (rETRmax; unité rel.). Les graphiques présentent les résultats des campagnes de février (à gauche) et octobre (à droite) en fonction du site d'échantillonnage (sites 1 et 2) et en considérant tous les traitements (QT, QD, QH et QS).

Figure 9 : Variation des concentrations en glucides ($\mu\text{g gPS}^{-1}$; en haut) et en protéines des EPS ($\mu\text{g gPS}^{-1}$; en bas) en février (à gauche) et octobre (à droite) en fonction du site de prélèvement (site 1 non hachuré et site 2 en hachuré site 2) en tenant compte de tous les différents traitements (QN, QT, QD, QH et QS). Les EPS colloïdaux étaient représentées en noir tandis que les EPS liés et internes étaient représentées en gris.

Figure 10 : Profils de pH dans le sédiment naturel en fonction de la profondeur (février 2018).

Figure 11 : Profils verticaux du carbone organique dissous (COD) et de l'ammonium en février et octobre 2018 pour les sites 1 (haut) et 2 (bas). Chaque courbe représente les données issues d'un dialyseur.

Figure 12 : Profils verticaux des phosphates en février et octobre 2018 pour les sites 1 et 2. Chaque courbe représente les données issues d'un dialyseur.

Figure 13 : Formes du P dans les sédiments de surface (0-2 cm) et profonds (20-25 cm) des sites 1 et 2 prélevés en février 2018.

Figure 14 : Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et C/N de la MO sédimentaire pour les échantillons prélevés en février (vert) et octobre 2018 (bleu) et celles observées pour les différents types de MO dans la littérature (Meyers et al., 1997).

Figure 15 : Abondance relative des n-alcanes à longues chaînes impaires (C27-C31) par rapport à l'ensemble des n-alcanes impairs (C15-C31) dans les sédiments de surface (0-1 cm) des sites 1 (à gauche) et 2 (à droite) prélevés dans les différents quadrats (N : normal ; C : contrôle ; H : enrichi en *Hediste diversicolor* ; S : enrichi en *Scrobicularia plana* ; D : défauné).

Figure 16 : Abondance relative des n-alcools à longues chaînes ($\geq C_{20}$) par rapport à l'ensemble des n-alcools (C_{12} - C_{32}) dans les sédiments de surface (0-1 cm) des sites 1 (gauche) et 2 (droite) prélevés dans les différents quadrats (N : normal ; C : contrôle ; H : enrichi en *Hediste diversicolor* ; S : enrichi en *Scrobicularia plana* ; D : défauné).

Figure 17 : Concentration en tétraéthers d'origine bactérienne (brGDGTs ; rouge) et archéenne (iGDGTs ; bleu) dans les sédiments de surface (0-1 cm) et profonds (7,5-10 cm) des sites 1 et 2 en février et octobre 2018.

Figure 18 : Moyennes ($n=3$) des intensités de fluorescence (unités Raman) des 8 composants (C_1 à C_8) déterminés par PARAFAC en fonction de la profondeur, pour les quatre campagnes et pour les sites 1 (en haut) et 2 (en bas).

Figure 19 : Distribution des moyennes ($n=3$) des indices d'humification HIX (à gauche), de production autochtone BIX (au milieu) et de source terrestre ou microbienne FI (à droite) en fonction de la profondeur dans le sédiment pour les eaux interstitielles du site 1 en haut, et du site 2 en bas.

Figure 20 : Variation des indices A) d'humification HIX, B) de production autochtone BIX et C) de source terrestre ou microbienne FI, pour les sites 1 (à gauche) et 2 (à droite) à trois niveaux de profondeur du sédiment (0-1 cm, 2-3,5 cm et 7,5-10 cm) pour les différents traitements étudiés (N : normal ; C : contrôle ; D : défauné ; H : enrichi en *Hediste diversicolor* ; S : enrichi en *Scrobicularia plana*). Le code couleur saisonnier est identique à celui de la Fig. 18.

Figure 21 : Représentation en boîtes et moustaches des médianes de la biomasse microbienne correspondant à la masse d'ADN extrait contenu dans 2 g de sédiments frais de la vasière Nord en fonction des traitements (quadrats). Deux à trois extractions ont été réalisées par type de traitement.

Figure 22 : Taux (a) de réduction des nitrates et de production (b) d'ammonium et (c) de CO_2 mesurés dans des réacteurs en flux continu pour les sédiments de surface prélevés dans les différents quadrats en février et octobre 2018.

Figure 23 : Structure de communauté de la macrofaune benthique avec les biomasses des 8 espèces observées sur les 2 sites (en haut de vasière et en bas de vasière) aux 4 saisons.

Figure 24 : Comparaison des variables principales du suivi saisonnier sur les 2 sites avec moyennes \pm erreur type ($n=9$).

Figure 25 : Diagramme des variables (graphique de gauche) et des individus (graphique de droite) sur les 2 composantes principales des corrélations entre les variables sédimentaires, microphytobenthiques et macrozoobenthiques. Les variables sédimentaires sont les suivantes : CSED (Densité sèche en kg/m^3) ; MASSVOL (Masse volumique en g/l) ; MEDIAN (médiane granulométrique en μm) ; FINE (% de particules fines $< 63\mu m$) ; POM (% de matière organique sédimentaire), WATER (teneur en eau des sédiments en %) et TEMP (température des sédiments à 1 cm de profondeur). Les variables microphytobenthiques sont les suivantes : CHLA (biomasses chlorophylliennes en mg/m^2) ; les 4 fractions d'exopolymères des biofilms d'EPS (carbohydre/protéique et Colloïdaux/liés en mg/m^2) ; les substances intracellulaires (IPS), ainsi que les paramètres photosynthétiques des Diatomées benthiques - YIELD : rendement photosynthétique (Sans unité) ; EK : lumière d'acclimatation (W/m^2) ; rETRMAX : le taux maximum relatif de transfert des électrons à travers les photosystèmes (Unité relative) et ALPHA (le taux de productivité photosynthétique). Les variables relatives à la macrofaune benthique sont les suivantes : BIOFAUNE (poids sec sans cendre, en g/m^2 de la communauté) et RESPIRATION (indice de respiration de l'ensemble de la communauté reflétant l'activité métabolique et donc le taux de bioturbation exercée par l'ensemble de la communauté).

Figure 26 : Compositions isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$, moyenne \pm écart type) des sources trophiques potentielles et de la méiofaune de la vasière nord de l'estuaire de la Seine. Les sources potentielles sont le microphytobenthos, la matière détritique, la matière organique du sédiment (MOS) et la matière organique particulaire en suspension (MOPS). La MOS provient de deux couches sédimentaires distinctes : surface (0-1 cm) et sub-surface/profondeur (1-5 cm). Les compositions isotopiques des nématodes ont été déterminées pour des individus provenant de différentes couches sédimentaires : 0-1 cm, 1-4 cm et 4-5 cm. Les compositions isotopiques des genres et familles de nématodes proviennent de la combinaison d'individus issus des couches sédimentaires (0-4 cm et 1-4 cm).

Figure 27 : Abondances relatives (%) en acides gras spécifiques des sources trophiques potentielles (microphytobenthos, matière organique du sédiment (MOS) des couches 0-1 et 1-5 cm, matière organique particulaire de la colonne d'eau (MOPS)), du peuplement de nématodes (toutes espèces confondues) et de familles ou genres spécifiques de nématodes (Chromadoridae, Daptonema spp. et Viscosia spp.) de la vasière nord de l'estuaire de la Seine. Les acides gras sont regroupés en fonction de leur origine : diatomées (vert), bactéries (bleu), flagellés (rouge), plantes vasculaires (jaunes), animaux (fuchsia), ubiquistes (gris) et autres (gris foncé). Les acides gras avec des pourcentages relatifs supérieurs à 5 % sont identifiés par des lettres : (a) 14:0, (b) 16:1(n-7), (c) 16:4(n-1), (d) 20:5(n-3), (e) 18:1(n-7), (f) 22:5(n-3), (g) 22:6(n-3), (h) 20:0, (i) 20:1(n-7), (j) 16:0 et (k) 18:0.

Figure 28 : Compositions isotopiques ($\delta_{13}C$ et $\delta_{15}N$, moyenne \pm écart type) des sources trophiques potentielles et de deux espèces de la macrofaune : le bivalve *Scrobicularia plana* et l'annélide *Hediste diversicolor*, de la vasière nord de l'estuaire de la Seine. Les sources potentielles sont le microphytobenthos, la matière détritique, la matière organique du sédiment (MOS) et la matière organique particulaire en suspension (MOPS). La MOS provient de deux couches sédimentaires distinctes : surface (0-1 cm) et sub-surface/profondeur (1-5 cm).

Figure 29 : Densités relatives des taxons de la méiofaune de la vasière nord de l'estuaire de la Seine.

Figure 30 : Profils verticaux moyens de bromures (A) et de luminophores (B) (\pm Erreur Standard) pour chaque traitement (C : contrôle, HD : *Hediste diversicolor*, SP : *Scrobicularia plana*, D0 : densité naturelle, D1 : densité intermédiaire et D2 : forte densité) mesurés lors de la campagne estivale.

Figure 31 : Coefficient moyen de bioirrigation (A) et de remaniement sédimentaire (B) (\pm Erreur Standard) pour chaque traitement (C : contrôle, HD : *Hediste diversicolor*, SP : *Scrobicularia plana*, D0 : densité naturelle, D1 : densité intermédiaire et D2 : forte densité) mesurés lors de la campagne estivale.

Figure 32 : Profils verticaux moyens de bromures (A) et de luminophores (B) (\pm Erreur Standard) pour chaque traitement (C : contrôle, HD : *Hediste diversicolor*, SP : *Scrobicularia plana*, D0 : densité naturelle, D1 : densité intermédiaire et D2 : forte densité) mesurés lors de la campagne hivernale.

Figure 33 : Flux biogéochimiques moyens à l'interface eau-sédiment (\pm Erreur Standard) (A : oxygène, B : ammonium (NH_4^+), C : nitrate-nitrite ($NO_2^- + NO_3^-$), D : phosphate (PO_4^{3-}) et E : silice dissoute (dSi)) pour chaque traitement (C : contrôle, D0 : densité naturelle, D1 : densité intermédiaire et D2 : forte densité) mesurés lors de la campagne estivale.

Figure 34 : Exemple d'image de fluorescence minimale F0 de surface, proxy de la biomasse de MPB de surface, pour chaque traitement d'une série (Contrôle, HD : *Hediste diversicolor*, SP : *Scrobicularia plana*, D0 : densité naturelle) mesurés pendant les 6 jours de suivi lors de la campagne estivale.

Figure 35 : Concentration moyenne de chlorophylle a (\pm Erreur Standard) (A) et pourcentage moyen de phéopigment (B) (\pm Erreur Standard) pour chaque traitement (C : contrôle, HD : *Hediste diversicolor*, SP : *Scrobicularia plana*, D0 : densité naturelle, D1 : densité intermédiaire et D2 : forte densité) mesurés lors de la campagne estivale.

Figure 36 : Exemple d'image de fluorescence minimale F0 de surface, proxy de la biomasse de MPB de surface, pour chaque traitement d'une série (Contrôle, HD : *Hediste diversicolor*, SP : *Scrobicularia plana*, D0 : densité naturelle) mesurés pendant les 6 jours de suivi lors de la campagne hivernale.

Figure 37 : Concentration moyenne de chlorophylle a (\pm Erreur Standard) (A) et pourcentage moyen de phéopigment (B) (\pm Erreur Standard) pour chaque traitement (C : contrôle, HD : *Hediste diversicolor*, SP : *Scrobicularia plana*, D0 : densité naturelle, D1 : densité intermédiaire et D2 : forte densité) mesurés lors de la campagne hivernale.

Figure 38 : Schéma bilan de l'effet des bioturbateurs sur les mélanges des particules et échanges dissouts dans les eaux porales.

Figure 39 : Répartition verticale initiale des variables d'état du modèle 1DV dans le sédiment.



Figure 40 : Biomasse de MPB (mg Chl a m⁻²) dans la couche photique dans les carottes correspondantes aux sites 1 et 2 en été (graphiques de gauche) et de la production primaire estimée (graphique de droite). Les observations représentées en noires correspondent à la moyenne \pm écart type estimée à partir des mesures en imaging PAM.

Figure 41 : Distribution verticale de MPB ($\mu\text{mol C L}^{-1}$ et $\mu\text{mol N L}^{-1}$) sur la profondeur dans les carottes de sédiment correspondantes au site 2 pendant la période des expérimentations en été.

Figure 42: Biomasse de MPB (mg Chl a m⁻²) dans la couche photique dans les carottes correspondantes au site 2 en été (graphique de gauche) et de la production primaire estimée (graphique de droite).

Tableau 4 : Intervalles d'exploration des valeurs de paramètres dans l'analyse de sensibilité

Figure 43 : Biomasse de MPB (mg Chl a m⁻²) dans la couche photique (au centre) et production primaire du MPB (mg C m⁻² h⁻¹) dans les carottes correspondantes au site 2 en été (en bas). Les points bleus, rouges et verts représentent la moyenne des observations imaging PAM \pm écart-type à la surface des différents répliquats (séries) des carottes de sédiment. La ligne grise correspond à la médiane de la biomasse simulée par le modèle et la zone grisée correspond à l'enveloppe entre le maximum et le minimum simulés dans les 973 simulations (Tab. 4 et graphique du haut).

Figure 44 : Biomasse de MPB (mg Chl a m⁻²) dans la couche photique dans les carottes correspondantes au site 2 en été (à gauche) et production primaire du MPB (mg C m⁻² h⁻¹) ; à droite) en l'absence de bioturbation, en présence de remaniement sédimentaire, de bioirrigation ou les deux.

Figure 45 : Positionnement du transect cross-shore 2DV couvrant la zone de mesure de la campagne in situ. Bathymétrie fournie par le GIP Seine Aval (com. pers. Eric L'Ebrelec) avec 41 mailles de 20 m de fond en axe cross-shore

Figure 46 : Evolution altimétrique aux sites haut et bas, mesurée par l'Altus (points orange et bleu – J ; Deloffre-M2C) et simulée par le modèle 2DV (trait vert).

Figure 47 : Variation altimétrique calculée par le 2DV aux sites haut et bas pour 3 valeurs du coefficient de frottement fw, avec la même condition initiale (fw/2=0.4 en mauve, = 0.5 en vert, = 0.6 en rouge). Mesures de J. Deloffre en bleu et orange.

Figure 48 : Variation altimétrique calculée par le 2DV aux sites haut et bas pour 4 conditions initiales différentes avec une même valeur du coefficient de frottement fws2=0,5 (le même que la courbe verte de la figure 45).

Figure 49 : Variation altimétrique calculée par le modèle avec et sans bioturbation pour 2 valeurs du coefficient de frottement. La courbe verte avec bioturbation est comparée à la courbe rouge sans bioturbation ou la courbe mauve avec bioturbation est comparée à la courbe en marron sans bioturbation.

Figure 50 : Variation altimétrique calculée par le modèle avec bioturbation et autres effets biologiques sur l'érodabilité, pour la valeur du coefficient de frottement fws2=0,5 et sur les sites 1 et 2. La courbe verte avec bioturbation (mélange sédimentaire par S. plana) est comparée aux courbes en rouge (avec déstabilisation par S. plana), en mauve (avec stabilisation par Hediste) et en marron avec les effets antagonistes des 2 espèces ensemble.

Figure 51 : Profil vertical dans le sédiment pour l'azote et l'oxygène dissous au point haut (site 1 sur les graphiques du haut) et au point bas (site 2 sur les graphiques du bas), en hiver (fin mars) et en été (début octobre), comparés aux mesures (Fig. 11).

Figure 52 : Profils verticaux dans le sédiment des flux réactifs pour l'azote au point haut en hiver (fin mars) et en été (début octobre) exprimés en mmoleN/m²/4h.

Figure 53 : Oxygène dissous (mg/L), Nitrate ($\mu\text{mole/L}$), N détritique labile et lentement minéralisable ($\mu\text{mole/L}$) dans l'eau (/Litre d'eau) et dans le sédiment (par Litre d'eau interstitielle pour les variables dissoutes ou par litre de sédiment pour les particulaires) au point haut de fin février à octobre 2018.

Figure 54 : Flux diffusifs à l'interface eau/sédiment calculés par le modèle de mars à novembre 2018 pour l'ammonium, le phosphate, le nitrate et l'oxygène dissous. Flux cumulés sur 4h (trait noir) et flux cumulé sur 24h (trait rouge).

Figure 55 : Profil vertical pour le phosphore au point haut (site 1 sur les graphiques du haut) et au point bas (site 2 sur les graphiques du bas) en hiver (fin mars) et en été (début octobre).

Figure 56 : Profils verticaux dans le sédiment des flux réactifs pour le phosphore au point haut en hiver (fin mars) et en été (début octobre) exprimés en $\text{mmoleP}/\text{m}^2/4\text{h}$. Le flux d'adsorption/désorption est positif quand il y a adsorption.

Figure 57 : Variation temporelle de la distribution verticale de l'ammonium sans effet de la bioturbation (simulation avec $\text{fsw}2 = 0.5$). Les graphiques du haut (A) montrent les résultats de la version sans bioturbation avec le forçage hydrodynamique (frottement), la concentration d'ammonium au fond de la colonne d'eau et la distribution verticale de l'ammonium dans les sédiments. Les graphiques du milieu (B) montrent les résultats de la même simulation avec l'effet du ver Hediste (seul) sur les flux diffusifs d'ammonium. Les graphiques du bas (C) montrent ceux de la simulation avec Hediste et Scrobicularia (modifiant le mélange sédimentaire par brassage particulaire).

Figure 58 : MPB_C ($\mu\text{mole C/L}$) dans le sédiment au site 1 (point haut) de fin février à octobre 2018 pour 3 valeurs de $\alpha 2\text{NH}_4$ avec $(\text{C/N})_{\text{uptake}} = 12.5$: [(a) $\alpha 2\text{NH}_4 = 0.2$ d'où $P_{\text{max}} = 2.5 \text{ j}^{-1}$, (b) $\alpha 2\text{NH}_4 = 0.3$ d'où $P_{\text{max}} = 3.75 \text{ j}^{-1}$, (c) $\alpha 2\text{NH}_4 = 0.5$ d'où $P_{\text{max}} = 6.25 \text{ j}^{-1}$] et test (d) avec $(\text{C/N})_{\text{uptake}} = 8$ et $\alpha 2\text{NH}_4 = 0.3$ d'où $P_{\text{max}} = 2.4 \text{ j}^{-1}$. Fraction érosion $\text{MPB} = 5\%$ pour tous les tests.

Figure 59 : Variation temporelle de la distribution verticale des biomasses de microphytobenthos sur le site haut dans le modèle Cross-shore 2DV (avec le contenu en carbone en haut et en azote en bas). Les graphiques du dessus pour les 2 variables microphytobenthiques (C et N) montrent l'exportation dans la couche de fond de la colonne d'eau du microphytobenthos érodé.

Figure 60 : MPB_C ($\mu\text{mole C/L}$) dans l'eau et dans le sédiment aux sites 1 (point haut) et site 2 (point bas) de fin août à octobre 2018. Test avec $\text{C/N}_{\text{uptake}} = 8$ et $\alpha 2\text{NH}_4 = 0.3$. Zoom sur les deux premiers centimètres superficiels où la production photosynthétique a lieu.

Figure 61 : Services écosystémiques et vasières intertidales

Figure 62 : Facteurs physiques et biologiques régulant la dynamique morphosédimentaire des vasières intertidales.

Figure 63 : Facteurs physiques et biologiques régulant les flux de matière et d'énergie, le devenir de la matière organique et le réseau trophique

Tableau 1 : Résultats des variables sédimentaires obtenus aux 2 périodes, avec moyennes et erreur-type dans les 4 traitements ou quadrats (N : naturel ; T : témoin ; H : Hediste ; S : Scrobiculaire). Les niveaux de significativité ont été obtenus par ANOVA et test de Tukey en référence au contrôle TT ($p < 0.05$: *; $p < 0.01$: **; $p < 0.001$: ***).

Tableau 2 : Pente moyenne de la courbe de croissance de la biomasse de surface microphytobenthique ($\text{FO chl}a$) sur les 4 premiers jours de suivi, et état physiologique (yield) et flux d'électron ($r\text{TRE max}$) moyens sur les 6 jours suivi standardisés par rapport au contrôle, pour les 7 traitements (moyenne \pm SD, $n = 3$).

Tableau 3 : Concentrations en carbohydrates et en protéines divisées par la biomasse de MPB ($\text{chl}a$) pour les différentes fractions extraites (colloïdale, liée et résiduelle), pour les 7 traitements (moyenne \pm SD, $n = 3$) lors de l'expérience estivale.

Tableau 4 : Conditions initiales pour chaque site et chaque saison.

Tableau 5 : Intervalles d'exploration des valeurs de paramètres dans l'analyse de sensibilité.

BIBLIOGRAPHIE

- Admiraal, W., 1984. The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms. *Prog. Phycol. Res.* 269–322
- Andrews D., 1980. The prediction and measurement of dissolved silicate flux across marine sediments. Ph.D. Thesis, Dalhousie Univ, p. 196
- Arndt S., Jorgensen B.B., LaRowe D.E., Middelburg J.J., Pancost R.D., Regnier P., 2013. Quantifying the degradation of organic matter in marine sediments: A review and synthesis. *Earth-Science Reviews* 123, 53–86
- Bally, G., 2003. Contribution à l'étude de la dynamique d'échange du phosphore dans les sédiments d'une vasière intertidale de l'estuaire de Seine.
- Baker, A., Ward, D., Lieten, S.H., Periera, R., Simpson, E.C., Slater, M., 2004. Measurement of protein-like fluorescence in river and waste water using a handheld spectrophotometer. *Water Research* 38, 2934–2938
- Bellinger, B. J., G. J. C. Underwood, S. E. Ziegler, and M. R. Gretz, 2009. Significance of diatom-derived polymers in carbon flow dynamics within estuarine biofilms determined through isotopic enrichment. *Aquat. Microb. Ecol.* 55: 169–187. doi:10.3354/ame01287
- Bianchi, T.S., Canuel, E.A., 2011. *Chemical biomarkers in aquatic ecosystems*. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Bismuth E., Grasso F., Verney R., 2020. Référentiel de données de modélisation des variables hydro-sédimentaires de l'estuaire et stratégie d'actualisation [Projet ARES Seine-Aval 6]
- Blackford, J., 2002. The Influence of Microphytobenthos on the Northern Adriatic Ecosystem: A Modelling Study. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 55(1): 109-123
- Blanchard, G. F., J.-M. Guarini, P. Richard, P. Gros, and F. Mornet, 1996. Quantifying the short-term temperature effect on light-saturated photosynthesis of intertidal microphytobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134: 309–313
- Bradford, M. M., 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal. Biochem.* 72: 248–254
- Brey, T., 2010. An empirical model for estimating aquatic invertebrate respiration. *Methods in Ecology and Evolution* 1, 92–101. <https://doi.org/0.1111/j.2041-210X.2009.00008.x>
- Brito, A. C., Newton, A., Fernandes T. F., Tett, P. 2011. The role of microphytobenthos on shallow coastal lagoons: A modelling approach. *Biogeochemistry* 106(2): 207-228
- Brito, A. C., Benyoucef, I., Jesus, B., Brotas, V., Gernez, P., Mendes, C. R., Launeau, P., Dias, M. P., Barillé, L., 2013. Seasonality of microphytobenthos revealed by remote-sensing in a South European estuary. *Continental Shelf Research* 66, 83-91
- Burdige, D., 2007. Preservation of Organic Matter in Marine Sediments: Controls, Mechanisms, and an Imbalance in Sediment Organic Carbon Budgets? *Chem. Rev.* 107: 467-485



- Catalá, T.S., Álvarez-Salgado, X.A., Otero, J., Iuculano, F., Companys, B., Horstkotte, B., Romera-Castillo, C., Nieto-Cid, M., Latasa, M., Morán, X.A.G., Gasol, J.M., Marrasé, C., Stedmon, C.A., Reche, I., 2016. Drivers of fluorescent dissolved organic matter in the global epipelagic ocean: Drivers of FDOM in the epipelagic ocean. *Limnol. Oceanogr.* 61, 1101–1119
- Carstea, E.M., Baker, A., Bierzoza, M., Reynolds, D., 2010. Continuous fluorescence excitation–emission matrix monitoring of river organic matter. *Water Research* 44, 5356–5366
- Cartaxana P., Ruivo M., Hubas C., Davidson I., Serôdio J., Jesus B., 2011. Physiological versus behavioral photoprotection in intertidal epipelagic and epipsammic benthic diatom communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 405 120–127. [10.1016/j.jembe.2011.05.027](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.05.027)
- Cartaxana, P., Domingues, N., Cruz, S., Jesus, B., Laviale, M., Serôdio, J., Marques da Silva, J. 2013. Photoinhibition in benthic diatom assemblages under light stress. *Aquatic Microbial Ecology.* 70(1) :87–92.
- Cavieres, L.A., Badano, E.I., 2009. Do facilitative interactions increase species richness at the entire community level? *Journal of Ecology*, 97(6), 1181-1191. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01579.x>
- Chatelain M, Guizien K (2010). Modeling coupled turbulence – dissolved oxygen dynamics near the sedimentwater interface under wind waves and sea swell. *Water Research*, 44: 1361-72
- Chennu, A., Volkenborn, N., De-beer, D., Wetthey, D.S., Woodin S.A. et al., 2015. Effects of bioadvection by *Arenicola marina* on microphytobenthos in permeable sediments, *PloS one*, vol.10, pp.1-16
- Crain, C., Bertness, M.D., 2006. Ecosystem Engineering across Environmental Gradients: Implications for Conservation and Management. *Bioscience* 56(3) : 211-218. DOI: 10.1641/0006-3568(2006)056[0211:EEAEGI]2.0.CO;2
- De Brouwer, J. F. C., Stal, L. J., 2001. Short-term dynamics in microphytobenthos distribution and associated extracellular carbohydrates in surface sediments of an intertidal mudflat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 218: 33–44. doi:10.3354/meps218033
- Chen, H., Meng, W., Zheng, B., Wang, C., An, L., 2013. Optical signatures of dissolved organic matter in the watershed of a globally large river (Yangtze River, China). *Limnologica* 43, 482–491
- Chen, M., Kim, J.-H., Nam, S.-I., Niessen, F., Hong, W.-L., Kang, M.-H., Hur, J., 2016. Production of fluorescent dissolved organic matter in Arctic Ocean sediments. *Sci Rep* 6, 39213
- Chen, M., Kim, S.-H., Jung, H.-J., Hyun, J.-H., Choi, J.H., Lee, H.-J., Huh, I.-A., Hur, J., 2017. Dynamics of dissolved organic matter in riverine sediments affected by weir impoundments: Production, benthic flux, and environmental implications. *Water Research* 121, 150–161
- Chen, M., Park, M., Kim, J.-H., Shinn, Y.J., Lee, Y.K., Hur, J., 2018. Exploring pore water biogeochemical characteristics as environmental monitoring proxies for a CO₂ storage project in Pohang Basin, South Korea. *Marine Pollution Bulletin* 137, 331–338
- Chiovitti, A., P. Molino, S. A. Crawford, R. Teng, T. Spurck, Wetherbee, R., 2004. The glucans extracted with warm water from diatoms are mainly derived from intracellular chrysolaminaran and not extracellular polysaccharides. *Eur. J. Phycol.* 39: 117–128. doi:10.1080/0967026042000201885

Coble, P.G., 1996. Characterization of marine and terrestrial DOM in seawater using excitation-emission matrix spectroscopy. *Marine Chemistry* 51, 325–346. Crain, C. M., Bertness, M. D., 2006. Ecosystem Engineering across Environmental Gradients: Implications for Conservation and Management. *Bioscience* 56: 211–218

Consalvey, M., Paterson, D. M., Underwood, G. J. C. The ups and downs of life in a benthic biofilm: Migration of benthic diatoms. *Diatom Research* 19(2): 181-202

Cozzoli, F., Bouma, T.J., Ottolander, P., Lluch, M.S., Ysebaert, T., Herman, P.M.J., 2018. The combined influence of body size and density on cohesive sediment resuspension by bioturbators. *Sci Rep* 8, 3831. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-22190-3>

D'Hondt, A. S., Blommaert, W. S. L., Moens, T., Sabbe, K., 2018. Nematodes stimulate biomass accumulation in a multispecies diatom biofilm. *Mar. Environ. Res.* 140: 78–89. doi:10.1016/j.marenvres.2018.06.005

Davey, J. T., 1994. The architecture of the burrow of *Nereis diversicolor* and its quantification in relation to sediment-water exchange. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 179: 115–129. doi:10.1016/0022-0981(94)90020-5

Davey, J. T., Watson, P. G., 1995. The activity of *Nereis Diversicolor* (Polychaeta) and its impact on nutrient fluxes in estuarine waters AU - Davey, J. T. *Ophelia* 41: 57–70. doi:10.1080/00785236.1995.10422037

De Jong, D. J., and V. N. De Jonge, 1995. Dynamics and distribution of microphytobenthic chlorophyll-*a* in the Western Scheldt estuary (SW Netherlands). *Hydrobiologia* 311: 21–30. doi:10.1007/BF00008568

De Souza Sierra, M.M., Donard, O.F.X., Lamotte, M., Belin, C., Ewald, M., 1994. Fluorescence spectroscopy of coastal and marine waters. *Marine Chemistry* 47, 127–144

Dubois, M., K. A. Gilles, J. K. Hamilton, Pa. Rebers, and F. Smith. 1956. Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Anal. Chem.* 28: 350–356

Dupuy C, Mallet C, Guizien K, Montanié H, Bréret M, Mornet F, Fontaine C, Nérot C, Orvain F., 2014. Sequential resuspension of biofilm components (viruses, prokaryotes and protists) as measured by erodimetry experiments in the Brouage mudflat (French Atlantic coast), *Journal of Sea Research*, 92, 56-65

Edgar, L. A., Pickett-Heaps J. D., 1983. The mechanism of diatom locomotion. I. An ultrastructural study of the motility apparatus *Proc. R. Soc. Lond. B.* 218331–343 <http://doi.org/10.1098/rspb.1983.0042>

Eilers, P. H. C., Peeters, J. C. H., 1988. A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecological Modelling* 42: 199-215

Eglinton, G., Hamilton, R.J., 1967. Leaf epicuticular waxes. *Science* 156: 1322-1335

Ejarque, E., Freixa, A., Vazquez, E., Guarch, A., Amalfitano, S., Fazi, S., Romaní, A.M., Butturini, A., 2017. Quality and reactivity of dissolved organic matter in a Mediterranean river across hydrological and spatial gradients. *Science of The Total Environment* 599–600, 1802–1812

Eriksson, B. K., J. Westra, I. Van Gerwen, and others. 2017. Facilitation by ecosystem engineers enhances nutrient effects in an intertidal system. *Ecosphere* 8. doi:10.1002/ecs2.2051

- Esnault, G., C. Retiere, and R. Lambert., 1990. Food resource partitioning in a population of *Nereis diversicolor* (Annelida, Polychaeta) under experimental conditions. *Trophic Relationships Mar. Environ.* 453467: 453–467
- Esselink, P., Zwarts, L., 1989. Seasonal trend in burrow depth and tidal variation in feeding activity of *Nereis diversicolor*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 56: 243–254
- Falkowski, P. G., R. M. Greene, and R. J. Geider, 1992. Physiological limitations on phytoplankton productivity in the ocean. *Oceanography* 5: 84–91
- Fellman, J.B., D'Amore, D.V., Hood, E., Boone, R.D., 2008. Fluorescence characteristics and biodegradability of dissolved organic matter in forest and wetland soils from coastal temperate watersheds in southeast Alaska. *Biogeochemistry* 88, 169–184
- Fellman, J.B., Hood, E., Spencer, R.G.M., 2010. Fluorescence spectroscopy opens new windows into dissolved organic matter dynamics in freshwater ecosystems: A review. *Limnol. Oceanogr.* 55, 2452–2462
- François, F, Gerino, M, Stora, G, Durbec, JP, Poggiale, JC, 2002. A functional approach to sediment reworking by gallery forming macrobenthic organisms: modelling and application with the polychaete *Nereis diversicolor*. *Mar Ecol Prog Ser*, 229, 127–136
- Golterman, H.L., Booman, A., 1988. Sequential extraction of iron-phosphate and calcium-phosphate from sediments by chelating agents. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 23, 904-909
- Goto, N., Mitamura, O., Terai, H., 2001. Biodegradation of photosynthetically produced extracellular organic carbon from intertidal benthic algae. *Journal of Experimental Biology and Ecology* 257(1) : 73-86
- Grasso, F., Verney, R., Le Hir, P., Thouvenin, B., Schulz, E., Kervella, Y., Khojasteh Pour Fard, I., Lemoine, J.-P., Dumas, F., Garnier, V., 2018. Suspended Sediment Dynamics in the Macrotidal Seine Estuary (France) - Part 1: Numerical Modeling of Turbidity Maximum Dynamics. *Journal Of Geophysical Research-oceans*, 123(1), 558-577. <https://doi.org/10.1002/2017JC013185>
- Guarini, J. M., Blanchard, G. F., Gros, P., & Harrison, S. J., 1997. Modelling the mud surface temperature on intertidal flats to investigate the spatio-temporal dynamics of the benthic microalgal photosynthetic capacity. *Marine Ecology Progress Series*, 153, 25-36
- Guarini, J.-M., G. F. Blanchard, and P. Gros., 2000. Quantification of the microphytobenthic primary production in European intertidal mudflats – a modelling approach. *Cont. Shelf Res.* 20: 1771–1788. doi:10.1016/S0278-4343(00)00047-9
- Guo, W., Yang, L., Hong, H., Stedmon, C.A., Wang, F., Xu, J., Xie, Y., 2011. Assessing the dynamics of chromophoric dissolved organic matter in a subtropical estuary using parallel factor analysis. *Marine Chemistry* 124, 125–133
- Harjung, A., Sabater, F., Butturini, A., 2018. Hydrological connectivity drives dissolved organic matter processing in an intermittent stream. *Limnologia* 68, 71–81
- Harrison, S. J. (1985). Heat exchanges in muddy intertidal sediments: Chichester harbour, West Sussex, England. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 20(4), 477-490

- Harrison, S. J., & Phizacklea, A. P., 1985. Seasonal changes in heat flux and heat storage forth estuary, scotland in the intertidal mudflats of the forth estuary, scotland. *Journal of climatology*, 5(5), 473-485.
- Harrison S.J, Phizacklea A.P., 1987. vertical temperature gradients in muddy intertidal sediments in the Forth estuary, Scotland *Limnol Oceanogr.* 32:954-963
- Haubois, A.G., Sylvestre, F., Guarini, J.-M., Richard, P., Blanchard, G. F., 2005. Spatio-temporal structure of the epipellic diatom assemblage from an intertidal mudflat in Marennes-Oléron Bay, France. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 64(2):385-394
- Hayase, K., Shinozuka, N., 1995. Vertical distribution of fluorescent organic matter along with AOU and nutrients in the equatorial Central Pacific. *Marine Chemistry* 48, 283–290
- Hedman, J.E., Gunnarsson, J. S., Samuelsson, G., Gilbert, F. 2011. Particle reworking and solute transport by the sediment-living polychaetes *Marenzelleria neglecta* and *Hediste diversicolor*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 407, 294-301
- Helms, J.R., Stubbins, A., Ritchie, J.D., Minor, E.C., Kieber, D.J., Mopper, K., 2008. Absorption spectral slopes and slope ratios as indicators of molecular weight, source, and photobleaching of chromophoric dissolved organic matter. *Limnol. Oceanogr.* 53, 955–969
- Hochard, S., C. Pinazo, C. Grenz, J. L. B. Evans, and O. Pringault, 2010. Impact of microphytobenthos on the sediment biogeochemical cycles: A modeling approach. *Ecol. Modell.* 221: 1687–1701
- Huettel M., Cook P., Janssen F., Lavik G., Middelburg, J. J., 2007. Transport and degradation of a dinoflagellate bloom in permeable sublittoral sediment. *Mar Ecol Prog Ser* 340: 139–153
- Hughes, R. N., 1969. A study of feeding in *Scrobicularia plana*. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 49: 805–823
- Huguet, A., Vacher, L., Relexans, S., Saubusse, S., Froidefond, J.M., Parlanti, E., 2009. Properties of fluorescent dissolved organic matter in the Gironde Estuary. *Organic Geochemistry* 40, 706–719
- Janssen, F., M. Huettel, Witte, U. 2005. Pore-water advection and solute fluxes in permeable marine sediments (ii): Benthic respiration at three sandy sites with different permeabilities (german bight, north sea). *Limnol. Oceanogr.* 50: 779–792. doi:10.4319/lo.2005.50.3.0779
- Jassby, A. D., & Platt, T., 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and oceanography*, 21(4), 540-547
- Jaffé, R., Boyer, J.N., Lu, X., Maie, N., Yang, C., Scully, N.M., Mock, S., 2004. Source characterization of dissolved organic matter in a subtropical mangrove-dominated estuary by fluorescence analysis. *Marine Chemistry* 84, 195–210
- Kim, T. W., Cho, Y. K., You, K. W., & Jung, K. T., 2010. Effect of tidal flat on seawater temperature variation in the southwest coast of Korea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 115(C2)
- Kingston, M.B., 2002. Effect of subsurface nutrient supplies on the vertical migration of *Euglena proxima* (Euglenophyta). *J. Phycol.* 38, 872-880
- Kristensen, E., G. Penha-lobes, M. Delefosse, T. Valdemarsen, C. O. Quintana, and G. T. Banta., 2012. What is bioturbation ? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. 446: 285–302. doi:10.3354/meps09506

Kühl, M., C. Lassen, and B. B. Jørgensen, 1994. Light penetration and light intensity in sandy marine sediments measured with irradiance and scalar irradiance fiber-optic microprobes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 105: 139–148. doi:10.3354/meps105139

Lambert, T., Bouillon, S., Darchambeau, F., Morana, C., Roland, F.A.E., Descy, J.-P., Borges, A.V., 2017. Effects of human land use on the terrestrial and aquatic sources of fluvial organic matter in a temperate river basin (The Meuse River, Belgium). *Biogeochemistry* 136, 191–211

Lapierre, J.-F., del Giorgio, P.A., 2014. Partial coupling and differential regulation of biologically and photochemically labile dissolved organic carbon across boreal aquatic networks. *Biogeosciences* 11, 5969–5985

Le Gendre R., Romero E., Riou P., Castaings J., Ramarson A., Billen G., Garnier J., 2017. Modélisation estuarienne et marine avec le modèle ECO-MARS 3D, exploration des scénarios. Annexe 11. Rapport final Seine Aval5. projet RESET. GIP Seine Aval.

Le Hir P, Roberts W., Cazaillet O., Christie M., Bassoullet P. Bacher C., 2000. Characterization of intertidal flat hydrodynamics. *Continental Shelf Research* 20, 1433-1459

Lesourd S., Lesueur P., Fisson C., Dauvin J.-C., 2016. Sediment evolution in the mouth of the Seine estuary (France): A long-term monitoring during the last 150 years. *Comptes Rendus Geosciences* 348, 442-450

Lorenzen, C. J., 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments : Spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr* 12(2): 343-346

MacIntyre, H. L., R. J. Geider, and D. C. Miller, 1996. Microphytobenthos: The Ecological Role of the “Secret Garden” of Unvegetated, Shallow-Water Marine Habitats. I. Distribution, Abundance and Primary Production. *Estuaries* 19: 186. doi:10.2307/1352224

Mallet, C., Agogué, H., Bonnemoy, F., Guizien, K., Orvain, F., Dupuy, C., 2014. Structures of benthic prokaryotic communities and their hydrolytic enzyme activities resuspended from samples of intertidal mudflats: An experimental approach, *Journal of Sea Research*, 92, 158-169

Matilainen, A., Gjessing, E.T., Lahtinen, T., Hed, L., Bhatnagar, A., Sillanpää, M., 2011. An overview of the methods used in the characterisation of natural organic matter (NOM) in relation to drinking water treatment. *Chemosphere* 83, 1431–1442

McKnight, D.M., Boyer, E.W., Westerhoff, P.K., Doran, P.T., Kulbe, T., Andersen, D.T., 2001. Spectrofluorometric characterization of dissolved organic matter for indication of precursor organic material and aromaticity. *Limnol. Oceanogr.* 46, 38–48

Mermillod-Blondin, F., Rosenberg, R. Carcaillet F., Norling, K., Maulaire, L., 2004. Influence of bioturbation by three benthic infaunal species on microbial communities and biogeochemical processes in marine sediment. *Aquatic Microbial Ecology*, 36, 271-284

Menesguen A., Dussauze M., Dumas F., Thouvenin B., Garnier V., Lecornu F., Michel, R., 2019. Ecological model of the Bay of Biscay and English Channel shelf for Environmental Status assessment Part 1: Nutrients, phytoplankton and oxygen . *Ocean Modelling* , 133, 56-78 . Publisher's official version : <https://doi.org/10.1016/j.ocemod.2018.11.002> , Open Access version : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00469/58098/>

Meyers, P.A., 1997. Organic geochemical proxies of paleoceanographic, paleolimnological and paleoclimatic processes. *Org. Geochem.* 27: 213-250

Meymans F.J.R., Boudreau B.P., Middelburg J.J., 2003. Relations between local, nonlocal, discrete and continuous models of bioturbation. *J. Mar. Res.* 61, 391-410.

Middelburg, J. J., C. Barranguet, H. T. S. Boschker, P. M. J. Herman, T. Moens, and C. H. R. Heip, 2000. The fate of intertidal microphytobenthos carbon: An in situ ¹³C-labeling study. *Limnol. Oceanogr.* 45: 1224–1234. doi:10.4319/lo.2000.45.6.1224

Mitbavkar, S., and A. C. Anil, 2004. Vertical migratory rhythms of benthic diatoms in a tropical intertidal sand flat: influence of irradiance and tides. *Mar. Biol.* 145: 9–20. doi:10.1007/s00227-004-1300-3

Mopper, K., Schultz, C.A., 1993. Fluorescence as a possible tool for studying the nature and water column distribution of DOC components. *Marine Chemistry* 41, 229–238

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

Morelle, J., P. Claquin, and F. Orvain, 2020b. Evidence for better microphytobenthos dynamics in mixed sand/mud zones than in pure sand or mud intertidal flats (Seine estuary, Normandy, France). *PLoS One* 15: e0237211. doi:10.1371/journal.pone.0237211

Morelle, J., O. Maire, A. Richard, A. Slimani, and F. Orvain, 2021. Contrasted impact of two macrofaunal species (*Hediste diversicolor* and *Scrobicularia plana*) on microphytobenthos spatial distribution and photosynthetic activity at microscale. *Mar. Environ. Res.* 163. doi:10.1016/j.marenvres.2020.105228

Morelle, J., F. Orvain, and P. Claquin, 2018a. A simple , user friendly tool to readjust raw PAM data from field measurements to avoid over- or underestimating of microphytobenthos photosynthetic parameters. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 503: 136–146. doi:10.1016/j.jembe.2018.02.007

Morelle, J., Schapira, M., Orvain, F., Riou, P., Lopez, P.J., Pierre-Duplessix, O., Rabiller, E., Maheux, F., Simon, B., Claquin, P., 2018b. Annual Phytoplankton Primary Production Estimation in a Temperate Estuary by Coupling PAM and Carbon Incorporation Methods, *Estuaries and Coasts.* 41(5), 337-1355. DOI: 10.1016/j.ecss.2018.05.008

Morgan-Kiss, R. M., J. C. Priscu, T. Pockock, L. Gudynaite-Savitch, and N. P. A. Huner, 2006. Adaptation and Acclimation of Photosynthetic Microorganisms to Permanently Cold Environments. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 70: 222–252. doi:10.1128/MMBR.70.1.222-252.2006

Murphy, K.R., Bro, R., Stedmon, C.A., 2014. Chemometric Analysis of Organic Matter Fluorescence, in: Coble, P., Lead, J., Baker, A., Reynolds, D.M., Spencer, R.G.M. (Eds.), *Aquatic Organic Matter Fluorescence.* Cambridge University Press, Cambridge, pp. 339–375

Murray, A., Parslow, J., 1997. Port Phillip Bay integrated model: Final report. Technical Report 44. Port Phillip Bay Environmental Study, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation, Canberra, Australia.

Ní Longphuirt, S., J. H. Lim, A. Leynaert, P. Claquin, E. J. Choy, C. K. Kang, and S. An, 2009. Dissolved inorganic nitrogen uptake by intertidal microphytobenthos: Nutrient concentrations, light availability and migration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 379: 33–44. doi:10.3354/meps07852

- Oakes, J. M., B. D. Eyre, J. J. Middelburg, and H. T. S. Boschker. 2010. Composition, production, and loss of carbohydrates in subtropical shallow subtidal sandy sediments: Rapid processing and long-term retention revealed by ^{13}C -labeling. *Limnol. Oceanogr.* 55: 2126–2138. doi: 10.4319/lo.2010.55.5.2126
- Oakes, J. M., S. Rysgaard, R. N. Glud, and B. D. Eyre, 2016. The transformation and fate of sub-Arctic microphytobenthos carbon revealed through ^{13}C -labeling. *Limnol. Oceanogr.* 61: 2296–2308. doi:10.1002/lno.10377
- Orvain F., 2005. A model of sediment transport under the influence of surface bioturbation : generalisation to the facultative suspension-feeder *Scrobicularia plana*. *Marine Ecology Progress Series* 286: 43-56
- Orvain, F., R. Galois, C. Barnard, A. Sylvestre, G. Blanchard, and P.-G. Sauriau, 2003. Carbohydrate production in relation to microphytobenthic biofilm development: an integrated approach in a tidal mesocosm. *Microb. Ecol.* 45: 237–251
- Orvain, F., K. Guizien, S. Lefebvre, M. Bréret, and C. Dupuy. 2014. Relevance of macrozoobenthic grazers to understand the dynamic behaviour of sediment erodibility and microphytobenthos resuspension in sunny summer conditions. *J. Sea Res.* 92: 46–55. doi:10.1016/j.seares.2014.03.004
- Orvain, F., P. Le Hir, V. Méléder, S. Lesourd, C. Dancie, S. Israël, and J. Morelle, 2018. Associations Biologiques en relation avec le transport sédimentaire : développement d'un modèle de bioturbation par les ingénieurs d'écosystèmes en estuaire de Seine (Projet Seine-Aval 5 : BARBES)
- Orvain, F., S. Lefebvre, J. Montepini, M. Sébire, A. Gangnery, and B. Sylvand, 2012a. Spatial and temporal interaction between sediment and microphytobenthos in a temperate estuarine macro-intertidal bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 458: 53–68
- Orvain F., Le Hir P., Sauriau P.-G., Lefebvre S., 2012b. Modelling the effects of macrofauna on sediment transport and bed elevation: application over a cross-shore mudflat profile and model validation. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 108, 64-75
- Osburn, C.L., Boyd, T.J., Montgomery, M.T., Bianchi, T.S., Coffin, R.B., Paerl, H.W., 2016. Optical Proxies for Terrestrial Dissolved Organic Matter in Estuaries and Coastal Waters. *Front. Mar. Sci.* 2
- Osburn, C.L., Oviedo-Vargas, D., Barnett, E., Dierick, D., Oberbauer, S.F., Genereux, D.P., 2018. Regional Groundwater and Storms Are Hydrologic Controls on the Quality and Export of Dissolved Organic Matter in Two Tropical Rainforest Streams, Costa Rica. *J. Geophys. Res. Biogeosci.* 123, 850–866
- Parlanti, E., Worz, K., Geoffroy, L., Lamotte, M., 2000. Dissolved organic matter fluorescence spectroscopy as a tool to estimate biological activity in a coastal zone submitted to anthropogenic inputs. *Org. Geochem.* 31, 1765–1781
- Passarelli, C., C. Hubas, A. N. Segui, J. Grange, and T. Meziane, 2012. Surface adhesion of microphytobenthic biofilms is enhanced under *Hediste diversicolor* (O.F. Müller) trophic pressure. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 438: 52–60. doi:10.1016/j.jembe.2012.10.005
- Perkins, R. G., Honeywill, C., Consalvey, Austin, M. H. A., Tolhurst, T. J., Paterson, D. M., 2003. Changes in microphytobenthic chlorophyll *a* and EPS resulting from sediment compaction due to dewatering: opposing patterns in concentration and content, *Continental Shelf Research* 23(6): 575-586
- Piccolo, M. C., Perillo, G. M. E., & Daborn, G. R., 1993. Soil temperature variations on a tidal flat in Minas Basin, Bay of Fundy, Canada. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 36(4), 345-357.

Plus M., Thouvenin B., Dufois F., 2021. Modélisation biogéochimique de la zone Vilaine-Loire avec prise en compte des processus sédimentaires (Projet DIETE). Description du modèle BLOOM (Biogeochemical Coastal Ocean Model) Rapport projet DIETE.

Pniewski, F., Biskup, P., Bubak, I., Richard, P., Latala, A., Blanchard, G. 2015. Photo-regulation in microphytobenthos from intertidal mudflats and non-tidal coastal shallows. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 152: 153-161

Priestley CHN, 1959. Heat conduction and temperature profiles in air and soil. *J. Aust. inst Agric Sci.* 25:94-107

Rakotomalala, C., K. Guizien, K. Grangeré, S. Lefebvre, C. Dupuy, and F. Orvain, 2019. Modelling the functioning of a coupled microphytobenthic-EPS-bacterial system in intertidal mudflats. *Mar. Environ. Res.* 150: 104754. doi:10.1016/j.marenvres.2019.104754

Retelletti Brogi, S., Jung, J.Y., Ha, S.-Y., Hur, J., 2019. Seasonal differences in dissolved organic matter properties and sources in an Arctic fjord: Implications for future conditions. *Science of The Total Environment* 694, 133740

Riisgard, H. U., 1991. Suspension feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 70: 29–37. doi:10.3354/meps070029

Romero E., Garnier J., Billen G., Ramarson A., Riou P., Le Gendre R., 2019. Modeling the biogeochemical functioning of the Seine estuary and its coastal zone: Export, retention, and transformations. *Limnology And Oceanography* , 64(3), 895-912 . Publisher's official version : <https://doi.org/10.1002/lno.11082> , Open Access version : <https://archimer.ifremer.fr/doc/00469/58067/>

Saburova, M. A., and I. G. Polikarpov, 2003. Diatom activity within soft sediments: Behavioural and physiological processes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 251: 115–126. doi:10.3354/meps251115

Sahan, E., Sabbe, K., Creach, V., Hernandez-Raquet, G., Vyverman, W., Stal, L. J., and Muyzer, G. 2007. Community structure and seasonal dynamics of diatom biofilms and associated grazers in intertidal mudflats, *Aquat. Microb. Ecol.*, 47, 253–266

Savelli, R., Dupuy, C., Barillé, L., Lerouxel, A., Guizien, K., et al. 2018. On biotic and abiotic drivers of the microphytobenthos seasonal cycle in a temperate intertidal mudflat: a modelling study. *Biogeosciences* 15 (23): 7243-7271. fahal01946697

Scaps, P., 2002. A review of the biology, ecology and potential use of the common ragworm *Hediste diversicolor* (O.F. Müller) (Annelida: Polychaeta). *Hydrobiologia* 470: 203–218

Serôdio, J., 2004. Analysis of variable chlorophyll fluorescence in microphytobenthos assemblages: implications of the use of depth-integrated measurements. *Aquat. Microb. Ecol.* 36 137–152. 10.3354/ame036137

Schulz, E., Grasso, F., Le Hir, P., Verney, R., Thouvenin, B., 2018. Suspended Sediment Dynamics in the Macrotidal Seine Estuary (France) - Part 2: Numerical Modeling of Sediment Fluxes and Budgets Under Typical Hydrological and Meteorological Conditions. *Journal of Geophysical Research-oceans*, 123(1), 578-600. Publisher's official version: <https://doi.org/10.1002/2016JC012638>



- Serôdio, J., 2004. Analysis of variable chlorophyll fluorescence in microphytobenthos assemblages: Implications of the use of depth-integrated measurements. *Aquat. Microb. Ecol.* 36: 137–152. doi:10.3354/ame036137
- Serôdio, J., and F. Catarino., 2000. Modelling the primary productivity of intertidal microphytobenthos: time scales of variability and effects of migratory rhythms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 192: 13–30
- Soetaert, K., Herman P.M.J., Middelburg J.J., 1996. A model of early diagenetic processes from the shelf to abyssal depths. *Geochim. Cosmochim. Acta* 60: 10 19-1 040
- Søndergaard, M., Stedmon, C.A., Borch, N.H., 2003. Fate of terrigenous dissolved organic matter (DOM) in estuaries: Aggregation and bioavailability. *Ophelia* 57, 161–176
- Swanberg, I. L., 1991. The influence of the filter-feeding bivalve *Cerastoderma edule* L . on microphytobenthos : a laboratory study. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 151: 93–111
- Stedmon, C.A., Bro, R., 2008. Characterizing dissolved organic matter fluorescence with parallel factor analysis: a tutorial. *Limnol. Ocean. Methods* 6, 572–579
- Stedmon, C.A., Markager, S., Bro, R., 2003. Tracing dissolved organic matter in aquatic environments using a new approach to fluorescence spectroscopy. *Marine Chemistry* 82, 239–254
- Stubbins, A., Hood, E., Raymond, P.A., Aiken, G.R., Sleighter, R.L., Hernes, P.J., Butman, D., Hatcher, P.G., Striegl, R.G., Schuster, P., Abdulla, H.A.N., Vermilyea, A.W., Scott, D.T., Spencer, R.G.M., 2012. Anthropogenic aerosols as a source of ancient dissolved organic matter in glaciers. *Nature Geosci* 5, 198–201
- Takahashi, E., J. Ledauphin, D. Goux, and F. Orvain, 2009. Optimising extraction of extracellular polymeric substances (EPS) from benthic diatoms: comparison of the efficiency of six EPS extraction methods. *Mar. Freshw. Res.* 60: 1201–1210
- Thomson, J., 2010. Observations of thermal diffusivity and a relation to the porosity of tidal flat sediments. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 115(C5)
- Tzortziou, M., Zeri, C., Dimitriou, E., Ding, Y., Jaffé, R., Anagnostou, E., Pitta, E., Mentzafou, A., 2015. Colored dissolved organic matter dynamics and anthropogenic influences in a major transboundary river and its coastal wetland. *Limnol. Oceanogr.* 60, 1222–1240
- Ubertini, M., S. Lefebvre, C. Rakotomalala, and F. Orvain., 2015. Impact of sediment grain-size and biofilm age on epipellic microphytobenthos resuspension. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 467: 52–64
- Underwood, G. J. C., 2001. Microphytobenthos, Ed. J. H. Steele. *Encyclopedia of Ocean Science*, Academic Press, 1770-1777
- Underwood, G. J. C., and J. C. Kromkamp, 1999. Primary Production by Phytoplankton and Microphytobenthos in Estuaries. *Adv. Ecol. Res.* 29: 93–153. doi:10.1016/S0065-2504(08)60192-0
- Vacher, L., 2004. Etude par fluorescence des propriétés de la matière organique dissoute dans les systèmes estuariens. Cas des estuaires de la Gironde et de la Seine. Thèse de l'Université Bordeaux 1, 255 pages
- Van Boxel, J. H., 1986. Heat balance investigations in tidal areas. PhD thesis, Univ. Amsterdam.

- Van den Meersche, K., Middelburg, J., Soetaert, K., van Rijswijk, P., Boschker, H.T.S., Heip, C., 2004. Carbon-nitrogen coupling and algal-bacterial interactions during an experimental bloom: Modeling a ^{13}C tracer experiment. *Limnology and Oceanography*, 49(3) : 862-878
- Van Koolten, O., Snel, J., 1990. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis research*, 25(3) :147-150
- Vennin, A., 2018. Etude de l'interface eau-sédiment dans les géosystèmes estuariens : approche couplée biogéochimie et modélisation par l'évaluation des flux de nutriments (C,N,P). Sciences de la Terre. Normandie Université, 2018. Français. ffNNT : 2018NORMR023ff. fftel-01905203v1f
- Vonk, J.E., van Dongen, B.E., Gustafsson, O., 2008. Lipid biomarker investigation of the origin and diagenetic state of sub-arctic terrestrial organic matter presently exported into the northern Bothnian Bay. *Mar. Chem.* 112: 1-10
- Vugts, H. F., & Zimmerman, J. T. F., 1985. The heat balance of a tidal flat area. *Netherlands Journal of Sea Research*, 19(1), 1-14
- Walker, S.A., Amon, R.M.W., Stedmon, C., Duan, S., Louchouart, P., 2009. The use of PARAFAC modeling to trace terrestrial dissolved organic matter and fingerprint water masses in coastal Canadian Arctic surface waters. *J. Geophys. Res.* 114, G00F06
- Weerman, E.J., Herman, P.M.J., van de Koppel, J., 2011. Top-down control inhibits spatial self-organization of a patterned landscape. *Ecology* 92:487–495
- Weishaar, J.L., Aiken, G.R., Bergamaschi, B.A., Fram, M.S., Fujii, R., Mopper, K., 2003. Evaluation of Specific Ultraviolet Absorbance as an Indicator of the Chemical Composition and Reactivity of Dissolved Organic Carbon. *Environ. Sci. Technol.* 37, 4702–4708
- Wright J.P., Gurney W.S.C., Jones C. G., 2004. Patch dynamics in a landscape modified by ecosystem engineers. *Oikos* 105,3, 336-348
- Wright J.P., Jones C. G., 2006. The Concept of Organisms as Ecosystem Engineers Ten Years On: Progress, Limitations, and Challenges. *BioScience* 56(3), 203-209
- Wünsch, U.J., Murphy, K.R., Stedmon, C.A., 2017. The One-Sample PARAFAC Approach Reveals Molecular Size Distributions of Fluorescent Components in Dissolved Organic Matter. *Environ. Sci. Technol.* 51, 11900–11908
- Zsolnay, A., Baigar, E., Jimenez, M., Steinweg, B., Saccomandi, F., 1999. Differentiating with fluorescence spectroscopy the sources of dissolved organic matter in soils subjected to drying. *Chemosphere* 38, 45–50

Annexe 1. Méthode d'analyse de la matière organique dissoute et sédimentaire

Auteurs : Jérôme Morelle, Francis Orvain, Edith Parlanti, Arnaud Huguet, Benoit Lebreton et Luuk van der Heijen

Analyse des pigments microphytobenthiques (chl a et phéopigments).

Dans le 1er centimètre de sédiment, les variables sédimentaires (granulométrie et densité) et microphytobenthiques ont été mesurées. Pour calculer la teneur en chlorophylle a (chl a en $\mu\text{g.gPS-1}$) des échantillons, trois réplicats de 1,5 ml de sédiment homogénéisé frais provenant des carottes regroupées ont été immédiatement congelés (-20°C). Ces échantillons ont été lyophilisés et une fraction d'environ 1 g de sédiment a été pesée pour chaque répliat. Les photopigments ont été extraits dans 10 ml d'acétone à 90% pendant 18 h dans l'obscurité à 4°C sous mélange continu par rotation automatique. Après centrifugation (4°C , 3000 rpm, 10 min), la fluorescence du surnageant a été mesurée à l'aide d'un fluoromètre Turner Trilogy (Turner Designs, Sunnyvale, Californie, USA) avant et après acidification (10 μl de HCl, 0,3 M pour 1 ml d'échantillon). Les valeurs de Chl a (en $\mu\text{g gPS-1}$) et les teneurs en phéopigment ont ensuite été calculées en utilisant la méthode de Lorenzen (1967) et converties en mg m^{-2} en utilisant la densité sèche du sédiment en considérant une profondeur d'échantillon de 1 cm pour tenir compte des effets de la dilution de la chlorophylle associée au compactage lors d'une exposition à marée basse (Perkins et al. 2003). Les teneurs en phéopigment sont exprimées en pourcentage des photopigments totaux en calculant le rapport suivant : $[\text{teneur en phéo}] / ([\text{teneur en phéo} + \text{teneur en Chl a}]) \times 100$.

Mesure des variables photosynthétiques du microphytobenthos en fluorimétrie PAM.

La fluorescence (fiber-PAM) a été mesurée en triple sur chaque site en utilisant un fluoromètre PAM avec une unité de commande PAM et une unité de détection d'émetteur universel WATER-EDF (Walz, Effeltrich, Allemagne). La distance entre l'extrémité de la sonde à fibre optique et la surface du sédiment a été maintenue constante à 2 mm pour chaque mesure à partir d'une mini-carotte prélevée et congelée ensuite à l'azote liquide. Un anneau de 4 cm de diamètre et 2 mm de hauteur a été utilisé sur l'échantillon pour isoler l'échantillon de la lumière naturelle et pour contrôler l'adaptation à l'obscurité et le niveau d'irradiance imposé pendant la mesure de la courbe de lumière. Le signal de fluorescence de fond a été mesuré sur les sédiments du site d'étude en l'absence de cellules photosynthétiques, et automatiquement soustrait des mesures in vivo. Après 5 min d'adaptation à l'obscurité, ce qui était suffisant pour l'oxydation du pool de Quinone A dans cet environnement, l'échantillon a été excité par une lumière de mesure basse fréquence (photons $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 470 nm, fréquence 0,6 kHz) à accéder au niveau initial de rendement de fluorescence, F_0 . La fluorescence maximale (FM) a été obtenue lors d'une impulsion lumineuse saturante (0,6 s, $> 10000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 460 nm), permettant la quinone A (QA), la quinone B (QB) et une partie de la plastoquinone (PQ) piscines à réduire. L'efficacité de rendement quantique maximum du PSII (Van Kooten & Snel 1990) a ensuite été estimée comme $(FM-F_0) / FM$. Par la suite, chaque échantillon a été exposé à neuf étapes d'irradiance actinique (E: 0 à 168 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en février et 0 à 1130 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en octobre) pendant 30 secondes à chaque étape. Pour chaque étape de lumière actinique, une fluorescence en régime permanent (FS) et une nouvelle fluorescence maximale (FM') ont été mesurées et un rendement de fluorescence variable ($\Delta F / FM'$) a été calculé. Ensuite, les taux de transport d'électrons relatifs (unités relatives) ont été calculés à l'aide de l'équation : $rETR = \Delta F / FM' \times E$. Le modèle d'Eilers et Peeters (1988) a été appliqué aux courbes rETR-E pour obtenir l'efficacité photosynthétique (α ; unité relative), l'irradiance optimale pour la photosynthèse (E_{opt} ; $\mu\text{mol photons : m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et le taux de transport d'électrons maximal relatif ($rETR_{max}$; unité relative). Le coefficient de saturation de la lumière (E_k ; $\mu\text{mol photon : m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a ensuite été calculé comme étant $E_k = rETR_{max} / \alpha$.

Analyse des EPS (exopolymères) microphytobenthiques.

Les exopolymères (EPS) ont été extraits en trois répétitions à partir de sédiments frais homogénéisés des carottes regroupées immédiatement après l'échantillonnage pour éviter toute perturbation cellulaire et la contamination des extraits d'EPS par la chrysolamarine stockée sous vide (Chiovitti et al.2004; Takahashi et al. 2009). Pour chaque réplicat, 5 ml de sédiment ont été placés dans des tubes de centrifugation de 15 ml avec 5 ml d'eau salée artificielle. Après 1 heure d'incubation sous mélange continu dans l'obscurité à 4°C, les tubes ont été centrifugés (4°C; 3000 tr / min; 10 min). Les surnageants contenant la fraction colloïdale (C-EPS) ont été collectés dans un nouveau tube de centrifugation et conservés congelés (-20 ° C) jusqu'à l'analyse. La fraction liée a ensuite été extraite du culot avec 5 ml d'eau salée artificielle et ~ 1 g de résine cationique activée (Dowex Marathon C, Na+; Sigma-Aldrich). Après 1 heure d'incubation sous mélange continu dans l'obscurité à 4°C, les tubes ont été centrifugés (4°C; 3000 tr / min; 10 min). Les surnageants contenant la fraction liée (B-EPS) ont été collectés dans un nouveau tube de centrifugation et conservés congelés (-20 ° C) jusqu'à l'analyse. Les EPS internes ont ensuite été extraits du culot avec 5 ml d'eau distillée (MilliQ) et vortexés. Après 1 h d'incubation à 35 ° C sous mélange continu, les tubes ont été centrifugés à 3000 tr / min pendant 10 min. Les surnageants contenant l'EPS interne (I-EPS) ont été collectés dans un nouveau tube de centrifugation. Pour chaque fraction (C-EPS; B-EPS; I-EPS), des EPS de bas et haut poids moléculaire (LMW et HMW) ont été séparés des surnageants après incubation dans l'éthanol (concentration finale à 70%) pendant 16 h à - 20 ° C. Les échantillons ont été centrifugés (4 ° C, 3000 g, 30 min). Les EPS LMW ont été collectés dans le surnageant tandis que les EPS HMW n'ont pas été retenus pour une analyse ultérieure. Chaque surnageant a été séché à 60 °C dans un bain sec sous flux d'air (de 6 à 48 h selon la fraction). Les échantillons séchés ont été remis en suspension dans 3 ml d'eau distillée pour la quantification des glucides et des protéines. La teneur totale en sucre a été déterminée en utilisant le test phénol-acide sulfurique avec du glucose comme standard (Dubois et al.1956), et la teneur en protéines a été déterminée en utilisant le réactif de dosage Bradford (Bio-Rad) avec de l'albumine sérique bovine (BSA) de Sigma- Aldrich en standard (Bradford 1976). L'absorption a été lue après 30 min avec un lecteur de plaque FlexStation (Molecular Devices) à 485 nm pour les glucides et 590 nm pour les protéines.

Mesure des abondances et biomasses de la macrofaune benthique.

Les analyses de structure de communauté macrozoobenthique ont été effectuées à partir de 3 carottiers par site et par saison (TASM de 19 cm de diamètre) et tamisé sur le site sur une maille de 1 mm, puis fixées (formol 4%) pendant 24h et conservés (éthanol à 90%) sous une hotte. Les individus ont tous été triés, déterminés et leurs indices de condition estimés par des mesures de tailles et poids individuels. Pour chaque individu, un modèle métabolique (Brey, 2010) a été appliqué pour estimer le taux métabolique individuel en fonction de la température, du groupe taxonomique auquel il appartient et des traits fonctionnels de locomotion (avec 3 modalités : sessile, rampant ou nageur), la vision (avec ou sans yeux), le mode trophique (carnivore ou non). Des estimations de taux métaboliques de la communauté (Itot) ont ainsi pu être établis à chaque site et à chaque date. Cet indice de taux de respiration global (exprimé en mW/m² ou μmolO₂ par heure) permet d'expliquer de manière synthétique le niveau d'activité général de la faune et donc le niveau de bioturbation général et de respiration.

Analyse des signatures isotopiques de la matière organique et de leurs consommateurs.

Un suivi du benthos et du réseau trophique associé par isotopie a également été réalisé en février 2018. Pour ce volet, les échantillonnages ont été réalisés en février 2018, en même temps que le début du suivi saisonnier naturel. La matière organique particulaire en suspension (MOP) a été collectée à marée haute, et filtrée sur des filtres GFF pré-calcinés. Les échantillons de matière organique du sédiment (MOS), de matière détritique et de méiofaune ont été collectés à basse mer à l'aide de carottiers (ø = 19 cm ; 3 réplicats ; 2 couches : 0-1 cm, 1-4 cm et 1 5 cm). Pour la MOS et la matière détritique, les couches de sédiment collectées ont été tamisées sur 500 μm ; la fraction supérieure à 500 μm a été considérée comme contenant la matière détritique et la fraction inférieure a été considérée comme celle contenant la MOS. Pour la méiofaune, le sédiment a été tamisé sur 500 μm puis la méiofaune a été extraite vivante par élutriation à l'aide de Ludox HS-40 (Sigma Aldrich, France). La méiofaune collectée a été mise à jeuner pendant 72 heures à 4°C. Pour les mesures isotopiques, le microphytobenthos a



été collecté en raclant la couche de surface du sédiment. Tous les échantillons ont été lyophilisés et conservés à -20°C.

Pour le suivi du devenir trophique de la matière organique, les échantillons de MOP et de MOS ont été décarbonatés pour la mesure des $\delta^{13}\text{C}$. La méiofaune a été extraite manuellement à l'aide de pinces fines (#55, Dumont ; 5–100 individus par échantillon). Des échantillons représentatifs de l'ensemble de la population et de groupes taxonomiques avec des régimes alimentaires spécifiques (genres, familles) ont été collectés. Ces échantillons ont été placés dans des capsules en étain, lyophilisés puis analysés en spectrométrie de masse de rapports isotopiques à la plateforme de spectrométrie de l'UMR LIENSs (CNRS – Université de La Rochelle). Les résultats sont exprimés suivant la notation δ par comparaison à des standards (Vienna Pee Dee Belemnite pour le $\delta^{13}\text{C}$ et N_2 de l'air pour le $\delta^{15}\text{N}$) suivant la formule : $\delta^{13}\text{C}$ ou $\delta^{15}\text{N} = [(\text{Rechantillon}/\text{Rstandard}) - 1] * 103$, avec $R = 13\text{C}/12\text{C}$ ou $15\text{N}/14\text{N}$. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ ont été comparées à l'aide de PERMANOVAs en utilisant la distance Euclidienne, suivies de comparaisons post-hoc.

Analyse des profils de la MOD des eaux porales par spectroscopie optique

Parmi les outils de caractérisation de la matière organique dissoute (MOD), les techniques de spectroscopie optique, rapides, sensibles et non-invasives, ont été largement utilisées depuis de nombreuses années : spectrophotométrie (Hayase and Shinozuka, 1995 ; Helms et al., 2008 ; Stubbins et al., 2012) et spectrofluorimétrie notamment (Coble 1996 ; De Souza Sierra et al., 1994 ; Ejarque et al., 2017 ; Harjung et al., 2018 ; Huguet et al., 2009 ; Mopper and Schultz, 1993 ; Parlanti et al., 2000). L'investigation des sources et stades d'évolution/dégradation de la MOD des eaux porales a ainsi été réalisée par l'étude de ses propriétés optiques (absorbance UV-Visible et fluorescence 3D).

La spectroscopie d'absorption UV-visible a été utilisée pour la détermination rapide des propriétés générales de la MOD. Les spectres d'absorbance ont été enregistrés (entre les longueurs d'onde de 200 et 800 nm) à l'aide d'un spectrophotomètre Jasco V-560. Parmi les indices couramment utilisés pour obtenir des informations sur les propriétés de la MOD à partir des spectres d'absorbance différents indices tels que le SUVA ou les pentes spectrales ont notamment été développés et appliqués à l'étude de la MOD en milieu aquatique. L'absorbance à 254nm normalisée par la concentration en COD, appelée SUVA (Specific UV Absorbance), est corrélée avec le pourcentage d'aromaticité de la MOD (Weishaar et al., 2003). Le SUVA est donc considéré comme un indicateur de l'aromaticité, de la réactivité et du caractère hydrophobe ou hydrophile de la MOD en milieu aquatique. Quand sa valeur est haute (> 4) la MOD est dite hydrophobe avec un caractère aromatique fort alors que quand elle est faible (< 3) la MOD est dite hydrophile (Matilainen et al., 2011). Le rapport des pentes spectrales (SR) est calculé comme le rapport de la pente du spectre d'absorbance pour les courtes longueurs d'onde (S275-295nm) sur la pente spectrale de plus grandes longueurs d'onde (S350-400nm). Le rapport SR est négativement corrélé avec la taille de la MOD, quand SR augmente le poids moléculaire diminue (Helms et al., 2008).

Les propriétés de fluorescence de la MOD permettent d'obtenir des informations sur sa structure et ses propriétés générales. La fluorescence est une technique très sensible qui permet de caractériser la MOD à partir d'un échantillon aqueux de faible volume sans nécessité de concentration ou d'extraction. La fluorescence tridimensionnelle (ou matrices d'excitation-émission (EEM) de fluorescence) est généralement utilisée pour caractériser la MOD et étudier sa dynamique dans les environnements aquatiques (Carstea et al., 2010 ; Ejarque et al., 2017 ; Huguet et al., 2009 ; Jaffé et al., 2004 ; Tzortziou et al., 2015).

Les spectres EEM mettent en évidence les différents fluorophores constituant la MOD et donnent des informations sur sa source, sa composition chimique, son état de dégradation et sa réactivité (Ejarque et al., 2017 ; Fellman et al., 2010 ; McKnight et al., 2001 ; Parlanti et al., 2000).

Les spectres ont été enregistrés à l'aide d'un spectrofluorimètre Fluorolog FL3-22 Horiba Jobin-Yvon. Les données semi-quantitatives et qualitatives à prendre en compte sont l'intensité (proportionnelle à la



concentration des fluorophores) et la position des maxima de fluorescence qui varient en fonction de la nature et de l'origine des échantillons et dépendent des espèces moléculaires fluorescentes qu'ils contiennent. Des indices de fluorescence (HIX, BIX, FI, les rapports d'intensités des bandes de fluorescence) sont généralement déterminés afin d'estimer les sources et le degré de maturation de la MOD fluorescente. De fortes valeurs de l'indice d'Humification HIX indiquent la présence d'un matériel organique mature/aromatique (Huguet et al., 2009 ; Zsolnay et al., 1999). L'indice d'activité biologique (BIX) permet d'estimer la présence de matière organique fraîchement produite dans le milieu (Vacher, 2004 ; Huguet et al., 2009). L'indice FI permet d'identifier la contribution relative de MOD terrestre ou aquatique/microbienne (Mc Knight et al., 2001). Les intensités de fluorescence sont en unités Raman (normalisation des intensités mesurées par l'aire de la bande de diffusion Raman de l'eau pour une excitation à 350 nm).

Dans un spectre de fluorescence 3D de MOD, les pics se superposent et ont des influences les uns sur les autres. Afin d'extraire plus d'informations de ces spectres, une méthode numérique de traitement des spectres a été développée et permet une séparation mathématique des différentes contributions spectrales. Cette approche statistique de modélisation nommée PARAFAC (PARAllel FACTors analysis) est devenue incontournable pour traiter les spectres tridimensionnels de MOD en milieux naturels (Stedmon et al., 2003, 2008 ; Chen et al., 2013 ; Guo et al., 2011 ; Osburn et al., 2016). Elle nécessite un jeu de données suffisant (>20-30 échantillons environ) pour pouvoir être appliquée.

Analyses isotopiques et élémentaires de la MOS des profils verticaux.

Des analyses complémentaires de la MOS, à l'échelle globale et moléculaire, ont été réalisées. A l'échelle globale, les analyses élémentaires (teneur en carbone et azote) et isotopiques en carbone ($\delta^{13}C$) de la MO sont classiquement utilisées pour déterminer la ou les source(s) du matériel organique en milieu aquatique - autochtone (i.e. produit in situ, plancton) et/ou allochtone (i.e. matériel d'origine terrigène) - et son degré de dégradation. Les échantillons MOS ont été au préalable décarbonatés (HCl 3M) afin d'analyser uniquement la phase organique. Les analyses isotopiques et élémentaires ont été réalisées à partir de quelques mg d'échantillon sur la plateforme Alysés à Bondy à l'aide d'un spectromètre de masse isotopique Thermo Fisher Scientific Delta V Advantage.

Analyses moléculaires de la MOS des profils verticaux.

En parallèle, nous nous sommes intéressés à la composition moléculaire de la MOS et plus particulièrement aux lipides, constituants extractibles à l'aide de solvants organiques. Nous avons analysé dans les sédiments plusieurs familles de molécules naturelles (les n-alcanes, alcools, acides gras, tétraéthers de glycérol) biosynthétisées par différents types d'organismes vivants (végétaux terrestres, macrophytes, bactéries, archées...) et utilisées comme traceurs de source de la MO. D'un point de vue méthodologique, 20 g de sédiment sont placés dans un tube à centrifuger. On y ajoute 40 ml de dichlorométhane/méthanol (DCM/MeOH) 5 :1(v/v). Le tout est mis au bain à ultrasons pendant 10 minutes. L'échantillon est alors mis à centrifuger pendant 5 minutes à une vitesse de 3500 tours/min. Une fois le surnageant récupéré, on réitère l'opération trois fois. L'extrait lipidique est ensuite séché à l'évaporateur rotatif.

Les lipides récupérés étant de natures diverses, on réalise une première séparation sur colonne de silice afin de récupérer trois fractions de polarités croissantes qui pourront par la suite être analysées par chromatographie gazeuse et/ou liquide. Avant d'être utilisée, la silice est activée à 150°C pendant une nuit. L'élution se fait avec 30 ml de solvant sur des colonnes de 10ml. La première fraction est éluée avec de l'heptane, la deuxième avec un mélange DCM/heptane 4 :1(v/v) et enfin la dernière fraction avec du DCM/MeOH 1 :1(v/v). Les différentes fractions sont récupérées dans des vials et séchées sous azote puis à nouveau dissoutes dans 1 ml de DCM/MeOH 5 :1(v/v).

Les fractions apolaires (F1) ont été analysées par chromatographie gazeuse couplée à la spectrométrie de masse (GC-MS). Pour ce faire, dans des vials avec des inserts de 300 μ l on met 250 μ l d'échantillon que l'on sèche sous azote. Une fois sec, on ajoute 40 μ l de DCM/MeOH 5 :1(v/v) et 10 μ l de standard. Le standard utilisé ici est le tétracosane deutéré (C₂₄D₅₀) à une concentration de 110.2 μ g/ml.

En ce qui concerne les fractions polaires (F3) analysées en GC-MS, les échantillons sont préparés de la manière suivante : 500µl sont concentrés à sec dans un vial avec insert de 300µl. On ajoute ensuite 48 µl de DCM et 2 µl de standard (choléstane) à une concentration de 750 µg/ml. 5 µl d'un agent de dérivation (le N,O-Bis(triméthylsilyl)trifluoroacétamide (BSTFA) sont ajoutés pour silyler les composés et permettre leur analyse.

Les analyses en GC/MS sont réalisées à l'aide d'un GC Agilent 6890N couplé à un spectromètre de masse Agilent 5973. Le gaz vecteur (He) est à un débit constant de 1ml/min. La colonne utilisée est une Rxi-5silMS (60m x 0.25mm, 0.25 µm) de la marque Restek. Le volume d'injection est d'1 µL. L'injecteur est chauffé à 280 °C. Deux méthodes ont été mises en place pour l'analyse des fractions en GC/MS : une pour l'analyse des lipides apolaires F1 et l'autre pour l'analyse des lipides polaires F3. Pour les lipides apolaires la méthode d'analyse est la suivante : on se place à une température initiale de 50°C puis on effectue une rampe de 4°C par minute jusqu'à 320°C. Cette température est alors maintenue pendant 30 minutes. Les échantillons sont injectés en mode splitless. Pour les lipides polaires la méthode d'analyse est la suivante : après silylation des échantillons (1h, 70 °C), on se place à 70°C pendant 1 minute avant d'effectuer une rampe de 20°C par minute jusqu'à 130°C suivi d'une rampe de 4°C par minute jusqu'à 320°C. Cette température est alors maintenue pendant 25 minutes. Les échantillons sont injectés avec un split de 30/1. Dans ces deux cas les analyses ont été réalisées en mode full scan entre m/z=29 et m/z=700.

Les analyses de lipides spécifiques de certaines bactéries et archées, les alkyl tétraéthers de glycérol, ont également été effectuées par chromatographie liquide couplée à la spectrométrie de masse (HPLC-MS). Dans ce but, 300 µl de la fraction 3 sont introduits dans un tube Eppendorf d'1,5 mL avant d'être séchés sous azote. On ajoute ensuite 300 µl d'heptane avant de centrifuger l'échantillon. On récupère le surnageant. 45µl de ce dernier et 5µl de standard à une concentration de 10 µg/ml sont ajoutés dans un vial avec inserts. Le standard utilisé ici est un tétraéther synthétique en C46.

Les analyses sont réalisées avec un appareil LCMS 2020 Shimadzu. On utilise deux colonnes de silice en série de type Hypersil gold silica (150mm x 2.1mm, 1.9µm ; Thermo Fisher Scientific) situées dans un four à 40°C. A leur sortie de la colonne les molécules sont ionisées à l'aide d'une source APCI (ionisation à pression atmosphérique) puis analysées avec un quadripôle. La séparation des tétraéthers est effectuée avec une solution pure A d'hexane et un mélange B hexane/isopropanol 9:1 (v/v). On commence avec une élution isocratique à 18% en B pendant 25 minutes puis on augmente jusqu'à 35% en B de manière linéaire en 25 minutes. On passe en 10 minutes à 100% en B puis on diminue à 18% en 10 minutes et on maintient cette composition pendant 10 minutes. Les analyses sont réalisées en mode SIM (single ion monitoring) en utilisant les masses des tétraéthers d'intérêt.

Annexe 2. Biomasses de nématodes et de copépodes benthiques sur la vasière nord de l'estuaire de la Seine à différents niveaux sédimentaires (0-1 cm, 1-4 cm et 4-5 cm)

Auteurs : Benoit Lebreton, Luuk van der Heijden

Famille	Espèce	Couche 0-1 cm (mg.m ⁻²)		Couche 1-4 cm (mg.m ⁻²)		Couche 4-5 cm (mg.m ⁻²)	
		Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type	Moyenne	Ecart-type
Nématodes							
Leptolaimidae	<i>Antomicron elegans</i>	0,0	0,0	0,1	0,1	0,0	0,0
Axonolaimidae	<i>Axonolaimus</i> sp.	9,0	15,5	0,0	0,0	0,0	0,0
Chromadoridae	<i>Chromadora</i> sp.	6,3	1,4	0,2	0,2	0,3	311,2
Chromadoridae	<i>Chromadora macrolaima</i>	24,5	28,6	0,5	0,6	0,3	311,2
Chromadoridae	<i>Chromadorina</i> sp.	2,2	2,1	0,0	0,0	0,0	0,0
Chromadoridae	<i>Chromadorina germanica</i>	0,3	0,5	0,0	0,0	0,0	0,0
Chromadoridae	<i>Chromadorita tenuis</i>	4,3	4,5	0,0	0,0	0,0	0,0
Chromadoridae	<i>Chromadorita</i> sp.	2,6	2,4	0,0	0,0	0,0	0,0
Xyalidae	<i>Daptonema hirsutum</i>	8,2	2,2	0,0	0,0	0,0	0,0
Xyalidae	<i>Daptonema normadicum</i>	2,3	4,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Xyalidae	<i>Daptonema</i> sp.	25,9	15,2	0,3	0,5	0,0	0,0
Xyalidae	<i>Daptonema tenuispiculum</i>	13,1	17,0	0,0	0,0	0,5	905,0
Xyalidae	<i>Daptonema oxycerca</i>	4,6	8,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Chromadoridae	<i>Dichromadora</i> sp. 1	0,7	1,2	0,0	0,0	0,0	0,0
Chromadoridae	<i>Dichromadora</i> sp. 2	7,9	6,9	0,0	0,0	0,0	0,0
Oxystominidae	<i>Halalaimus</i> sp.	0,0	0,0	0,2	0,1	0,0	73,6
Oxystominidae	<i>Halalaimus gracilis</i>	2,6	0,9	0,2	0,1	0,0	0,0
Oxystominidae	<i>Nemanema cylindricaudatum</i>	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
Oxystominidae	<i>Nemanema</i> sp.	0,0	0,0	0,2	0,2	0,0	0,0
Chromadoridae	<i>Neochromadora</i> sp.	0,0	0,0	0,1	0,2	0,0	0,0
Oxystominidae	<i>Oxystomina</i> sp.	0,0	0,0	0,4	0,7	0,0	0,0
Chromadoridae	<i>Ptycholaimellus</i> sp.	20,4	8,4	4,5	2,1	0,1	177,0
Comesomatidae	<i>Sabatieria</i> sp.	2,0	2,0	2,0	1,9	3,0	3441,0
Comesomatidae	<i>Sabatieria pulchra</i>	1,3	1,2	2,8	0,8	0,0	0,0
Sphaerolaimidae	<i>Sphaerolaimus balticus</i>	26,0	24,1	0,0	0,0	0,0	0,0
Sphaerolaimidae	<i>Sphaerolaimus</i> sp.	10,2	17,6	0,0	0,0	0,0	0,0
Linhomoeidae	<i>Terschellingia communis</i>	0,0	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0
Linhomoeidae	<i>Terschellingia</i> sp.	0,0	0,0	0,3	0,3	0,0	0,0
Linhomoeidae	<i>Terschellingia longicaudata</i>	0,0	0,0	0,1	0,2	0,0	0,0
Oncholaimidae	<i>Viscosia viscosa</i>	65,8	45,3	11,7	7,4	1,2	1776,3
Oncholaimidae	<i>Viscosia</i> sp.	8,7	12,6	0,0	0,0	0,0	0,0
Copépodes benthiques		71,6	14,5	0,0	0,0	0,0	0,0



Contrasted impact of two macrofaunal species (*Hediste diversicolor* and *Scrobicularia plana*) on microphytobenthos spatial distribution and photosynthetic activity at microscale

Jérôme Morelle^{a,*}, Olivier Maire^b, Anaïs Richard^b, Alex Slimani^a, Francis Orvain^a

^a Univ. Normandie, Univ. Caen Normandie, IRF 2030 BOREA, CNRS-7205, BD-207, MHNN, LPMG, UCRN, UA, Caen, France

^b Univ. Bordeaux, UMR 5805, EPOC UMR, OASU, Arcachon, France

ARTICLE INFO

Keywords:
Imaging-PAM
Macrofauna
Microphytobenthos
Spatial distribution
Photosynthesis

ABSTRACT

Microphytobenthos is most often the primary source of carbon for coastal soft-sediment communities, especially in intertidal and shallow subtidal environments. The influence of benthic macrofaunal organisms on microphytobenthic biomass, spatial distribution and photosynthetic capacities is not only resulting from their feeding intensity but also indirectly from their bioturbation activity, which regulates nutrient fluxes and sediment mixing. This study compares the impact of two species (*Hediste diversicolor* and *Scrobicularia plana*) that dominate macrofaunal communities in estuarine intertidal mudflats on microphytobenthic biomass and photosynthetic activity. Imaging-PAM fluorescence was used to non-invasively map the development of microphytobenthic biomass and to assess its spatial extent. Our results showed that, due to intense deposit feeding, *Scrobicularia plana* quickly limited microphytobenthos growth and photosynthetic activity, even at low density (< 250 ind m⁻²). In contrast, the negative impact of *Hediste diversicolor* on microphytobenthos development due to direct consumption was very low. Thereby, the stimulation of nutrient fluxes at the sediment-water interface resulting from bioirrigation seems to enhance microphytobenthos growth and photosynthesis.

1. Introduction

Microphytobenthic assemblages are composed of photosynthetic microalgae (mostly diatoms), cyanobacteria, and flagellates that form a biofilm at the surface of soft-bottom substrates. With a high net production rate, microphytobenthos (MPB) represents the main source of carbon for benthic communities inhabiting coastal shallow environments (Underwood and Kromkamp 1999). Intertidal mudflats fueled by a high MPB primary production can support very high densities of benthic invertebrates and thus often constitute privileged feeding areas for a wide range of predators such as shrimp, fish and shorebirds (Darwin and Desroy 2006; Kurwa et al., 2008; Saint-Béat et al., 2013). Mudflats also play a transient role as a nursery or refuge for numerous benthic invertebrates, pelagic juvenile fish and migratory species (Hughes et al., 2014). The influence of benthic macrofauna or meiofauna on the biomass, spatial distribution and production rate of MPB not only results from their feeding activity (i.e., grazing pressure) but also depends on their effects on organic matter mineralization rates and

nutrient cycling, mainly through sediment bioturbation (Swanberg 1991; D'Hondt et al., 2018). Altogether, bioturbation processes (i.e. both sediment reworking and bioirrigation) increase the incorporation and regeneration rates of organic carbon within the benthic compartment, thereby stimulating nutrient fluxes across the sediment-water interface where microbenthic primary producers can assimilate them for photosynthesis under optimal conditions (Eriksson et al., 2017; Hope et al., 2020).

Until recently, microphytobenthic primary production was considered to be mainly regulated by temperature and light penetration into the sediment, with a low impact of inorganic nutrient concentrations compared to phytoplankton (Guarini et al., 2000; Savelli et al., 2018). Thereby, a progressive increase in primary production of intertidal MPB was demonstrated up to an optimum temperature beyond which production declined rapidly (Blanchard et al., 1996). In addition, many studies have shown that variations in light penetration at the sediment surface of intertidal mudflats, linked to the tidal cycle, sediment characteristics, and the vertical distribution of biofilm, strongly influence

* Corresponding author.

E-mail address: jerome.morelle@univ-rennes1.fr (J. Morelle).

¹ present address: UMR CNRS 6553 ECOBIO, Rennes, France.

Annexe 4. Modèle 1DV couplant processus biogéochimiques et production primaire du MPB
 Auteurs : Savelli R., Thouvenin B., Rakotomalala B., Orvain F., Guizien K., Richard A., Maire O.

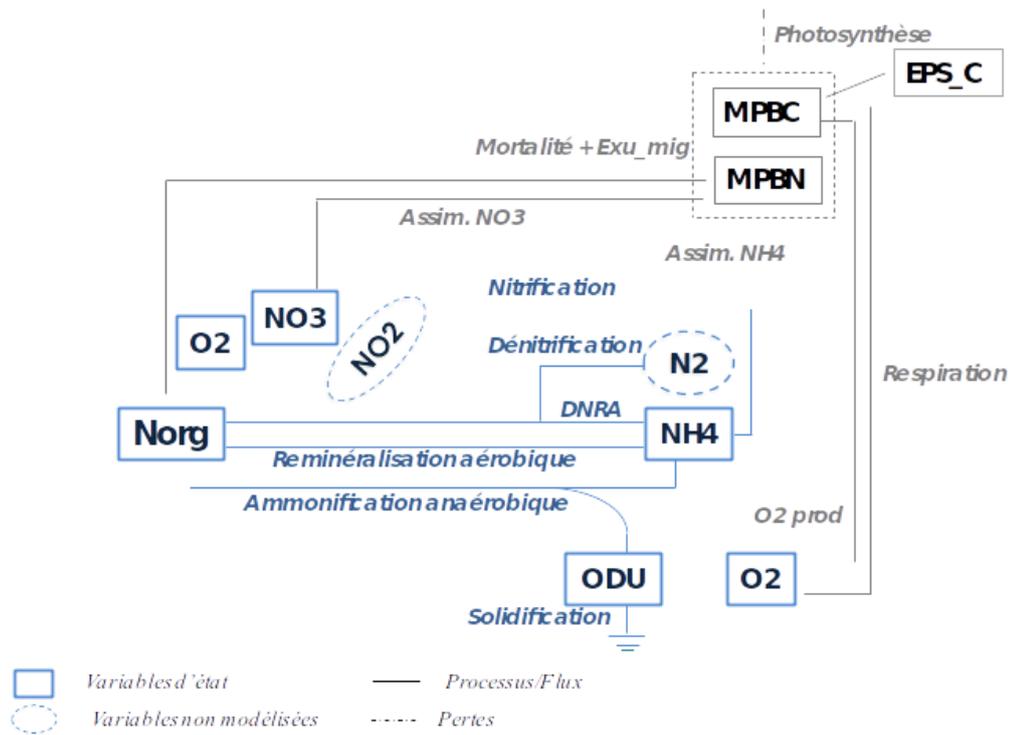


Figure 1 : Modèle de la dynamique microphytobenthique en lien avec la diagenèse du sédiment

Le modèle de production primaire microphytobenthique est couplé au modèle biogéochimique décrit dans l'annexe 5. Les équations décrivant l'évolution des variables associées aux processus qui décrivent la dynamique du microphytobenthos (MPB) sont les suivantes :

$$\frac{dMPB_C}{dt} = Upt_C - \mu_{mort}^{MPB} MPB_C - resp_C^{MPB} + \phi_{mig}^{MPB_C} - exudEPS_{photoC}^{MPB}$$

$$\frac{dMPB_N}{dt} = Upt_{NH_4} + Upt_{NO_3} - \mu_{mort}^{MPB} MPB_N + \phi_{mig}^{MPB_N} - exudEPS_{migN}^{MPB}$$

$$\frac{dEPS_C}{dt} = +exud_C^{MPB}$$

$$\frac{dNO_3}{dt} = (...) - Upt_{NO_3}$$

$$\frac{dNH_4}{dt} = (...) - Upt_{NH_4}$$

$$\frac{dNorg}{dt} = (...) + \mu_{mort}^{MPB} MPB_N + \alpha_{exumig} exudEPS_{migN}^{MPB}$$

$$\frac{dO_2}{dt} = (...) + O_2^{photo} - resp_{O_2}^{MPB}$$

Dans le modèle, l'assimilation de C ($\mu\text{mol C L}^{-1} \text{j}^{-1}$) par le MPB pendant la photosynthèse est définie selon la relation suivante :

$$Upt_C = P_{max} \times MPB_C \times \frac{MPB_N}{MPB_N + K_N} \times L_L \times L_T,$$

où P_{max} est le taux de croissance du MPB (j^{-1}), K_N la constante de demi saturation de l'assimilation de C par rapport à la biomasse de MPB en N ($\mu\text{mol N L}^{-1}$) et L_T et L_L , les termes de limitation par la température de la vase et la lumière, respectivement. Le terme de limitation par la température est décrit par la relation de Blanchard et al. (1996) :

$$L_T = \left(\frac{T_{max}^{MPB} - T}{T_{max}^{MPB} - T_{opt}} \right)^\beta e^{\left(-\beta \left(\frac{T_{max}^{MPB} - T}{T_{max}^{MPB} - T_{opt}} - 1 \right) \right)},$$

où T_{max} et T_{opt} ($^\circ\text{C}$) sont les températures maximale et optimale de croissance du MPB, respectivement et β le paramètre de courbe de la relation Production-Température. La relation Production-Irradiance de Jassby & Platt (1976) est appliquée sur la verticale dans la couche photique du sédiment grâce au schéma d'atténuation verticale de la lumière dans le sédiment décrit dans Morelle et al. (2018) :

$$L_L(k) = \frac{1}{\text{eps}_k} \int_{z_k}^{z_k + \text{eps}_k} \tanh\left(\frac{I_0 e^{-K_{ext}^{sed} z_k}}{E_k} \right) dz,$$

où eps_k correspond à l'épaisseur de la couche considérée, z_k la profondeur de sédiment au-dessus de la couche considérée, I_0 la lumière à la surface du sédiment, E_k la constante de saturation à la lumière (W m^{-2}), K_{ext}^{sed} le coefficient d'extinction de la lumière dans le sédiment et dz la profondeur d'intégration sur la verticale. K_{ext}^{sed} est défini selon la quantité de Chl *a* (auto-ombrage) et l'extinction dans le sédiment :

$$K_{sed}^{ext} = P_{chla}^{MPB} \times k_{chla}^d + (1 - P_{chla}^{MPB}) \times k_{sed}^d,$$



où $P^{MPB}_{chl a}$ correspond à la biomasse de MPB en mg Chl a m^{-2} dans l'épaisseur de sédiment considérée depuis la surface, $k^{d}_{chl a}$ (mm^{-1}) le coefficient d'atténuation par la Chl a et k^{d}_{sed} (mm^{-1}) le coefficient d'atténuation par le sédiment. Celui-ci est défini selon une relation décrite par Morelle et al. (2020) qui prend en compte le pourcentage de vase dans le sédiment :

$$k^{d}_{sed} = 0.0228 \times Mud_{fraction} + 2.817.$$

Compte tenu des micro-migrations dans les couches superficielles du sédiment lorsque le biofilm de MPB est bien établi en surface, aucune atténuation de la lumière n'est considérée sur les 10 premiers μm de sédiment.

Le taux de croissance du MPB (j^{-1}) est calculé à partir du temps d'assimilation de l'N (ammonium) $\alpha_2^{NH_4}$ (j^{-1}) :

$$P_{max} = \alpha_2^{NH_4} \times \frac{C}{N_{uptake}},$$

où $\frac{C}{N_{uptake}}$ est le ratio entre assimilation de C et assimilation de N. L'assimilation d'ammonium (Upt_{NH_4}) et de nitrate (Upt_{NO_3}) par le MPB est décrite par :

$$Upt_{NH_4} = \alpha_2^{NH_4} \times MPB_N \times \frac{MPB_C}{MPB_C + K_C} \times \frac{NH_4}{NH_4 + K_{DIN}} \times L_T,$$

$$Upt_{NO_3} = \alpha_2^{NO_3} \times MPB_N \times \frac{MPB_C}{MPB_C + K_C} \times \frac{NO_3}{NO_3 + K_{DIN}} \times L_T,$$

où K_C correspond à la constante de demi-saturation de l'assimilation de l'N par rapport à la biomasse de MPB en C ($\mu mol C L^{-1}$) et K_{DIN} la constante de demi-saturation de l'assimilation d'N inorganique par rapport aux concentrations environnantes ($\mu mol N L^{-1}$). $\alpha_2^{NO_3}$ est calculé à partir du taux d'assimilation de l'ammonium (j^{-1}) selon le ratio $\frac{NO_3}{NH_4_{uptake}}$ (affinité pour le NH_4) :

$$\alpha_2^{NO_3} = \alpha_2^{NH_4} \times \frac{NO_3}{NH_4_{uptake}}.$$

Le dégagement d'oxygène ($\mu mol O_2 L^{-1} j^{-1}$) par la photosynthèse du MPB est décrit par la relation suivante :

$$O_2^{photo} = QP^{phyto} \times Upt_C,$$

où QP^{phyto} est le quotient photosynthétique en mol O_2 mol C^{-1} . La respiration du MPB ($\mu mol C L^{-1} j^{-1}$) dans le modèle est liée à l'assimilation d'N selon le ratio de C utilisé par la respiration sur l'assimilation d'N, ϕ_{resp} (mol C mol N^{-1}):

$$Resp_C = \phi_{resp} \times (Upt_{NO_3} + Upt_{NH_4}),$$

La consommation d' O_2 ($\mu mol O_2 L^{-1} j^{-1}$) liée à la respiration du MPB est donc égale à :

$$Resp_{O_2} = \frac{1}{QR_{phyto}} \times Resp_C,$$

où QR_{phyto} est le quotient respiratoire ($\mu\text{mol O}_2 \mu\text{mol C}^{-1}$).

La vitesse de migration ascendante du MPB dans le sédiment (m j^{-1}) est régie par la présence de lumière à la surface du sédiment, la marée basse et le ratio $\frac{C}{N}$:

$$Mig_{up} = \alpha_1 \times v \times \left(1 + \tanh \left(\frac{\frac{MPB_N}{MPB_C} - qN2C}{\delta_{NC}} \right) \right),$$

où α_1 est la proportion de biomasse de MPB associée à la migration ($1-\alpha_1$: exudation associée), v la vitesse de migration du MPB (m j^{-1}), $qN2C$ le ratio $\frac{C}{N}$ seuil pour la migration ascendante et δ_{NC} le paramètre de sensibilité de la migration (sans unité). La vitesse de migration descendante est quant à elle modulée uniquement par le ratio $\frac{C}{N}$:

$$Mig_{down} = \alpha_1 \times v \times \left(1 + \tanh \left(\frac{\frac{MPB_C}{MPB_N} - qC2N}{\delta_{NC}} \right) \right),$$

où $qC2N$ est le ratio $\frac{C}{N}$ seuil pour la migration descendante. Au cours de ses migrations, le MPB excrète des EPS. Cette exudation, assimilée à du N organique est représentée dans le modèle de la façon suivante :

$$EPS_{migdw} = (1 - \alpha_1) Mig_{down},$$

$$EPS_{migup} = (1 - \alpha_1) Mig_{up}.$$

Lors de son temps de résidence et de production à la surface du sédiment, le MPB exude également des EPS, sous forme carbonée :

$$EPS_{photo} = \gamma_{photo} Upt_C,$$

où γ_{photo} est la proportion de C photosynthétisé excédentaire excrété en EPS. Cette forme carbonée d'EPS est effectivement représentée comme une variable d'état dans le modèle (EPS_C). Ces derniers sont érodés à marée haute au taux τ égal à 69.12 j^{-1} .



Tableau 1 : Paramètres du modèle de MPB

Symbole	Définition	Unité	Valeur	Référence
T_{opt}	Température optimale pour la croissance du MPB	°C	20	Rakotomalala et al. (2019)
T_{max}	Température maximale pour la croissance du MPB	°C	38	Rakotomalala et al. (2019)
E_k	Constante de saturation à la lumière	W m ⁻²	8	Pniewski et al. (2015)
β	Paramètre de forme de la relation Prod.-Temp.	-	1.3	Blanchard et al. (1997)
P_{max}	Taux d'assimilation C	j ⁻¹	1	Hochard et al. 2010
$\alpha_2^{NH_4}$	Taux assimilation NH ₄	j ⁻¹	0.08	Ní Longphuirt et al. (2009)
K_{DIN}	Constante de demi-saturation de l'assimilation N	μmol N L ⁻¹	3	Hochard et al. (2010)
K_N	Constante de demi-saturation de l'assimilation de carbone par rapport à la biomasse de MPB en azote	μmol N L ⁻¹	1000	Rakotomalala et al. (2019)
K_C	Constante de demi-saturation de l'assimilation d'azote par rapport à la biomasse de MPB en carbone	μmol C L ⁻¹	10000	Rakotomalala et al. (2019)
$\frac{C}{N_{uptake}}$	Ratio entre assimilation de C et assimilation de N	mol C mol N ⁻¹	12.5	Ajusté
α_1	Proportion de biomasse de MPB associée à la migration	-	0.99	Rakotomalala et al. (2019)
v	Vitesse de migration du MPB	m j ⁻¹	0.0864	Ajusté
q_{N2C}	ratio N/C seuil pour la migration ascendante	mol N mol C ⁻¹	0.55	Ajusté
q_{C2N}	ratio C/N seuil pour la migration descendante	mol C mol N ⁻¹	2.5	Ajusté
γ_{photo}	Proportion de C photosynthétisé excédentaire excrété en EPS	-	0.38	Rakotomalala et al. (2019)
δ_{NC}	Pente de la courbe de sensibilité des migrations du MPB	-	0.1	Rakotomalala et al. (2019)
τ	Perte d'EPS via dissolution ou hydrolyse	j ⁻¹	69.12	
ϕ_{resp}	Ratio de C utilisé par la respiration sur l'assimilation d'N	mol C mol N ⁻¹	2	
QP_{phyto}	Quotient photosynthétique	mol O ₂ mol C ⁻¹	1	
QR_{phyto}	Quotient respiratoire	mol C mol O ₂ ⁻¹	0.95	
$K_{chl a}^d$	Coefficient d'atténuation de la lumière par la Chl a	mm ⁻¹	58	Morelle et al. (2018)

Annexe 5. Equation set paramètres du modèle de diagénèse BLOOM / sédiment

Auteurs : Plus M., Thouvenin B.

Cycle de l'azote

Les équations résolues par le module BLOOM dans les couches de sédiment sont les suivantes (Φ étant la porosité) :

$$\begin{aligned}\frac{dN_{org}}{dt} &= \left(-\min_{aer}^N - \min_{anaer}^N - \min_{NO_3}^N - transf_{MO} - burried \right) N_{org} + mort_{diat} N_{diat} \\ \frac{dN_{org}^R}{dt} &= \left(-\min_{aer}^{NR} - \min_{anaer}^{NR} - \min_{NO_3}^{NR} - burried \right) N_{org}^R + transf_{MO} N_{org} \\ \frac{dNH_4}{dt} &= \left(\min_{aer}^N + \min_{anaer}^N + drna \right) N_{org} / \phi + \left(\min_{aer}^{NR} + \min_{anaer}^{NR} + drna^R \right) N_{org}^R / \phi - nitrif \cdot NH_4 \\ \frac{dNO_3}{dt} &= nitrif \cdot NH_4 - \left(denit + drna \right) N_{org} \gamma_{NO_3/Norg} / \phi - \left(denit^R + drna^R \right) N_{org}^R \gamma_{NO_3/NorgR} / \phi \\ \frac{dODU}{dt} &= \min_{anaer}^N \cdot N_{org} \gamma_{ODU/Norg} / \phi + \min_{anaer}^{NR} \cdot N_{org}^R \gamma_{ODU/NorgR} / \phi - \left(oxyd_{ODU} + solid_{ODU} \right) \cdot ODU \\ \frac{dO_2}{dt} &= - \left(\min_{aer}^N \cdot N_{org} \gamma_{O_2/Norg} + \min_{aer}^{NR} \cdot N_{org}^R \gamma_{O_2/NorgR} \right) / \phi - oxyd_{ODU} \cdot ODU - nitrif \cdot NH_4 \cdot \gamma_{O_2/NH_4}\end{aligned}$$

avec la formalisation des processus suivante :

minéralisation aérobie :

$$\min_{aer}^N = R \min_{O^{\circ}C}^N f(T) \cdot f(O_2) \cdot \frac{1}{\sum(Limit)}$$

$$\min_{aer}^{NR} = R \min_{O^{\circ}C}^{NR} f(T) \cdot f(O_2) \cdot \frac{1}{\sum(Limit)} \cdot f_{limz}$$

minéralisation anaérobie :

$$\min_{anaer}^N = R \min_{O^{\circ}C}^N f(T) \cdot g_1(NO_3) g_1(O_2) \cdot \frac{1}{\sum(Limit)}$$

$$\min_{anaer}^{NR} = R \min_{O^{\circ}C}^{NR} f(T) \cdot g_1(NO_3) g_1(O_2) \cdot \frac{1}{\sum(Limit)} \cdot f_{limz}$$

Minéralisation suboxique due au nitrate (réaction dissimulatrice du nitrate en ammonium (DRNA) + dénitrification

$$\min_{NO_3}^N = R \min_{O^{\circ}C}^N \cdot f(T) f_1(NO_3) \cdot g_1(O_2) \cdot \frac{1}{\sum(Limit)}$$

$$\min_{NO_3}^{NR} = R \min_{O^{\circ}C}^{NR} \cdot f(T) f_1(NO_3) \cdot g_1(O_2) \cdot \frac{1}{\sum(Limit)} \cdot f_{limz}$$

$$denit = \delta_{NO_3} \left(\min_{NO_3}^N + \min_{NO_3}^{NR} \right)$$

$$drna = \left(1 - \delta_{NO_3} \right) \min_{NO_3}^N$$

$$drna^R = \left(1 - \delta_{NO_3} \right) \min_{NO_3}^{NR}$$

Nitrification

$$nitrif = R_{nitrif} f_2(O_2) \cdot f(T)$$

Oxydation de l'ODU

$$oxyd_{ODU} = R_{oxyd} f_3(O_2)$$

Solidification de l'ODU

$$solid_{ODU} = R_{solid}$$



avec les fonctions limitantes suivantes :

$$f(T) = \exp(K_T \cdot Temp)$$

K_T = constante d'augmentation de la vitesse avec la température ($^{\circ}C^{-1}$)

$$f_1(O_2) = \frac{O_2}{O_2 + K_{O_2}}$$

K_{O_2} = Constante demi-saturation de limitation de la minéralisation aérobie par l'oxygène

$$f_2(O_2) = \frac{O_2}{O_2 + K_{NitO_2}}$$

K_{NitO_2} = Constante demi-saturation de limitation de la nitrification par l'oxygène

$$f_3(O_2) = \frac{O_2}{O_2 + K_{ODU_{O_2}}}$$

$K_{ODU_{O_2}}$ = Constante demi-saturation de limitation de la réoxydation de l'ODU par l'oxygène

$$f_1(NO_3) = \frac{NO_3}{NO_3 + K_{NO_3}}$$

K_{NO_3} = Constante demi-saturation de limitation de la minéralisation suboxique par le nitrate

$$g_1(O_2) = 1 - \frac{O_2}{O_2 + K_{inhib_{O_2}}}$$

$K_{inhib_{O_2}}$ = Constante demi-saturation de l'inhibition de la minéralisation anaérobie par l'oxygène

$$g_1(NO_3) = 1 - \frac{NO_3}{NO_3 + K_{inhib_{NO_3}}}$$

$K_{inhib_{NO_3}}$ = Constante demi-saturation de l'inhibition de la minéralisation anaérobie par le nitrate

$$\sum(Limit) = f_1(O_2) + f_1(NO_3) \cdot g_1(O_2) + g_1(NO_3) \cdot f_1(O_2)$$

$$f_{lim z} = \max(x/z, e^{-k_{rem} \cdot z})$$

Cycle du phosphore

Les équations résolues par le module BLOOM dans les couches de sédiment sont les suivantes :

$$\frac{dP_{org}}{dt} = (-\min_{aer}^P - \min_{anaer}^P - \min_{NO_3}^P - transf_{MO} - burried) \cdot P_{org} + mort_{diat} N_{diat} \left(\frac{P}{N} \right)_{diat}$$

$$\frac{dP_{org}^R}{dt} = (-\min_{aer}^{PR} - \min_{anaer}^{PR} - \min_{NO_3}^{PR} - burried) \cdot P_{org}^R + transf_{MO} \cdot P_{org}$$

$$\begin{aligned} \frac{dPO_4}{dt} = & (\min_{aer}^P + \min_{anaer}^P + \min_{NO_3}^P) P_{org} / \phi + (\min_{aer}^{PR} + \min_{anaer}^{PR} + \min_{NO_3}^{PR}) P_{org}^R / \phi \\ & + dissol_{PFe} \cdot PFe / \phi + desorb.Pads / \phi \\ & - (adsorb + precip_{PFe/NO_3} + precip_{PFe/O_2}) PO_4 \end{aligned}$$

$$\frac{dPFe}{dt} = (precip_{PFe/O_2} + precip_{PFe/NO_3}) PO_4 \cdot \phi - dissol_{PFe} \cdot PFe - burried \cdot PFe$$

$$\frac{dPads}{dt} = adsorb \cdot PO_4 \cdot \phi - desorb \cdot Pads - burried \cdot Pads$$

$$\frac{dO_2}{dt} = (...) - precip_{PFe/O_2} PO_4 \cdot \gamma_{O_2/PFe}$$

$$\frac{dNO_3}{dt} = (...) - precip_{PFe/NO_3} PO_4 \cdot \gamma_{NO_3/PFe}$$



avec la formalisation des processus suivante :

minéralisation aérobie :

$$\min_{aer}^P = R \min_{O_2C}^P f(T) \cdot f(O_2) \cdot \frac{1}{\sum(Limit)}$$

$$\min_{aer}^{PR} = R \min_{O_2C}^{PR} f(T) \cdot f(O_2) \cdot \frac{1}{\sum(Limit)}$$

minéralisation anaérobie :

$$\min_{anaer}^P = R \min_{O_2C}^P f(T) \cdot g_1(NO_3) g_1(O_2) \cdot \frac{1}{\sum(Limit)}$$

$$\min_{anaer}^{PR} = R \min_{O_2C}^{PR} f(T) \cdot g_1(NO_3) g_1(O_2) \cdot \frac{1}{\sum(Limit)}$$

Minéralisation suboxique due au nitrate

$$\min_{NO_3}^P = R \min_{O_2C}^P \cdot f(T) f_1(NO_3) \cdot g_1(O_2) \cdot \frac{1}{\sum(Limit)}$$

$$\min_{NO_3}^{PR} = R \min_{O_2C}^{PR} \cdot f(T) f_1(NO_3) \cdot g_1(O_2) \cdot \frac{1}{\sum(Limit)}$$

Adsorption sur les particules de vase :

$$adsorb = R_{adsorb} (P_{max} MUD - P_{ads})$$

Désorption des particules de vase :

$$desorb = R_{desorb} \frac{P_{ads}}{P_{max} MUD}$$

Précipitation avec le fer :

$$precip_{PFe/O_2} = R_{precipO_2} f_4(O_2)$$

$$precip_{PFe/NO_3} = R_{precipNO_3} f_2(NO_3) g_3(O_2)$$

Dissolution du PFe :

$$dissol_{PFe} = R_{dissol} g_3(NO_3) g_3(O_2) f_{limz}$$

et les fonctions limitantes suivantes :

$$f_4(O_2) = \frac{O_2}{O_2 + K_{PreO_2}}$$

K_{PreO_2} = Constante demi-saturation de limitation par l'oxygène de la précipitation du PFe

$$f_2(NO_3) = \frac{NO_3}{NO_3 + K_{PreNO_3}}$$

K_{PreNO_3} = Constante demi-saturation de limitation par le nitrate de la précipitation du PFe

$$g_2(O_2) = 1 - \frac{O_2}{O_2 + Kinhib_{disO_2}}$$

$Kinhib_{disO_2}$ = Constante demi-saturation de l'inhibition par l'oxygène de la dissolution du PFe

$$g_3(NO_3) = 1 - \frac{NO_3}{NO_3 + Kinhib_{dissNO_3}}$$

$Kinhib_{dissNO_3}$ = Constante demi-saturation de l'inhibition par le nitrate de la dissolution du PFe

La liste des paramètres est la suivante :



Parametre modele	Nom Equations	valeur	identification	unité
p_N_remin	$R_{min_N_0^{\circ}c}$	0.01	Taux remineralisation de N labil detritique a 0°C	d-1
p_P_remin	$R_{min_P_0^{\circ}c}$	0.03	Taux remineralisation de P labil detritique a 0°C	d-1
p_N_reminR	$R_{min_NR_0^{\circ}c}$	0.00001	Taux remineralisation de N refractaire detritique a 0°C	d-1
p_P_reminR	$R_{min_PR_0^{\circ}c}$	0.00001	Taux remineralisation de P refractaire detritique a 0°C	d-1
p_k_remin	k_{remin}	20	Coefficient de réduction exponentiel de la minéralisation en fonction de la profondeur	d-1
p_xflimz	xlz	0.001	facteur limite de diminution de la reminéralisation avec la prof	n.d.
p_nitrif	R_{nitrif}	0.3	Taux nitrification a 0°C	d-1
p_aging_MO		0.001 à 0,01 ?	Taux de vieillissement MO labil devenant refractaire	d-1
p_burried	$burried$	0.00000	Taux d'enfouissement de la MO	d-1
p_T_effect	K_T	0.0693	Taux d augmentation thermique des vitesses	degre-1
p_ODU_oxyl	R_{oxyd}	5.	Taux max de reoxygenation de ODU a 0°C	d-1
p_ODU_precip	R_{solid}	0.000001	Taux max de precipitation (solidification) de ODU a 0°C	d-1
p_kO2_reminO2	K_{O2}	0.032	Constante demi-saturation limitation par O2 de mineralisation aerobie	mg.l-1
p_kO2_nit	K_{nitO2}	0.32	Constante demi-saturation limitation par O2 de nitrification	mg.l-1
p_kNO3_reminssO2	K_{NO3}	10	Constante demi-saturation limitation par NO3 mineralisation sub-oxic	micromol.l-1
p_kO2_reoxyd	K_{ODUO2}	0.032	Constante demi-saturation limitation par O2 de reoxyd de ODU	mg.l-1
p_kiO2_remin0O2	K_{inhib_O2}	0.16	Constante demi-saturation inhibition par O2 minera anoxic	mg.l-1
p_kiNO3_remin0O2	K_{inhib_NO3}	10.	Constante demi-saturation inhibition par NO3 minera anoxic	mg.l-1
p_kiO2_denit		0.032	Constante demi-saturation inhibition par O2 precipitation Si lithogenic	mg.l-1
p_DNO3_denit	δ_{NO3}	0.9	Part de la denitrification dans la mineralisation due au NO3	s.d
p_GO2_Norg	$\gamma_{O2/NOrg}$	6.625	mol d O2 utilisee par mol de Norg mineralise	mol O2. mol Norg-1
p_GO2_NorgR	$\gamma_{O2/NOrg}$	7.5	mol d O2 utilisee par mol de Norg refractaire mineralise	mol O2. mol Norg-1
p_GODU_NOrg	$\gamma_{ODU/NOrg}$	6.625	mol d ODU produit par mol de Norg mineralise en anaerobie	mol ODU. mol Norg-1

p_GODU_NOrgR	$\gamma_{ODU/NOrgR}$	7.5	mol d ODU produit par mol de Norg refractaire mineralise en anaerobie	mol ODU. mol Norg-1
p_GNO3_Norg	$\gamma_{NO3/NOrg}$	5.3	mol de NO3 utilise par mol de Norg denitrifié	mol NO3. mol Norg-1
p_GNO3_NOrgR	$\gamma_{NO3/NOrg}$	6.	mol de NO3 utilisee par mol de Norg refractaire denitrifié	mol NO3. mol Norg-1
p_GO2_NH4	$\gamma_{O2/NH4}$	2.	mol d O2 utilisée par mol de NH4 nitrifie	mol O2. mol NH4-1
p_P_speedup_reminanaer		1.	Coef d'accélération de la mineralisation de P sous anoxie	
p_P_adsor	Rads	0.12	Coefficient d'adsorption du phosphate	l.micromolP-1.d-1
p_P_desor	Rdesor	2.400	Coefficient de desorption du phosphate	d-1
p_P_adsormaxspim	Pmax	40 (part fines)	Capacite maxi d'adsorption du P sur particules	micromolP.g-1
p_P_adsormaxsed	Pmax	20 ?	Capacite maxi d'adsorption du P sur sediment	micromolP.g-1
p_P_precFeO2	Rprecip_O2	0.26	Taux de precipitation du P avec le fer dû a O2	d-1
p_P_precFeNO3	Rprecip_NO3	0.26	Taux de precipitation du P avec le fer dû a NO3	d-1
p_P_dissFe	Rdissol	0.00053	Taux de dissolution de P lie au Fer	d-1
p_kO2_precPFe	Kpre_O2	0.032	Constante demi-saturation limitation par O2 de precipitation PFe	mg.l-1
p_kNO3_precPFe	Kpre_NO3	30.	Constante demi-saturation limitation par NO3 de precipitation PFe	micromol.l-1
p_kiO2_dissPFe	Kinhib_disO2	0.32	Constante demi-saturation inhibition par O2 de dissolution PFe	mg.l-1
p_kiO2_desorP	Kinhib_desorO2	2.	Constante demi-saturation inhibition par O2 de desorp Pads	mg.l-1
p_kiNO3_dissPFe	Kinhib_disNO3	5.	Constante demi-saturation inhibition par NO3 de dissolution PFe	micromol.l-1
p_GO2_PFe	$\gamma_{O2/PFe}$	0.25	mol d O2 utilisee par mol P precipite en PFe	mol O2. mol PFe-1
p_GNO3_PFe	$\gamma_{NO3/PFe}$	0.2	mol de NO3 utilisee par mol P precipite en PFe	mol NO3. mol PFe-1

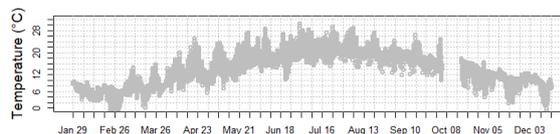
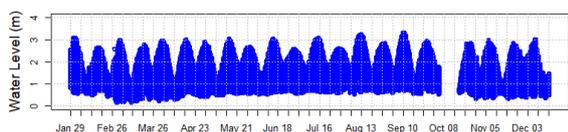
Annexe 6. Hypothèses et schématisations du modèle cross-shore 2DV appliqué à la vasière intertidale de la Seine

Auteurs : Thouvenin B., Grasso F, Le Hir P, Rakotomalala C, J. Deloffre, Lecoq N, Orvain F

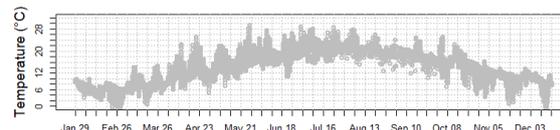
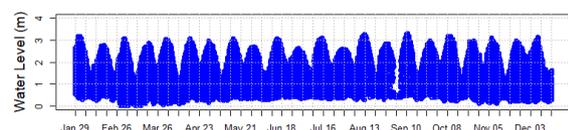
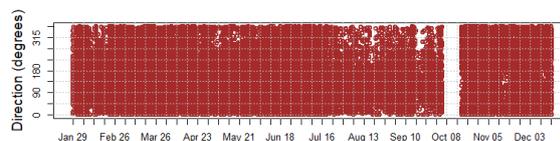
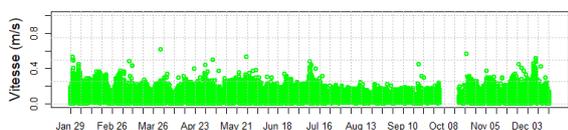
Les données des suivis ADV, ALTUS, capteur de pression et sondes HOBO (irradiance et température) ont été obtenus en particulier par l'équipe M2C de Rouen sur les 2 sites étudiés en 2018 et ces données ont permis de configurer le modèle cross-shore 2DV (**Fig. 1**).



Mesure	Courantométrie	Hauteur d'eau	Altimètre
Instruments	ADV 6 MHz © Sontek	Capteur de pression	ALTUS 2 MHz © Nke
Coordonnées GPS	N 49°27'04.0" E 00°12'23,9"	N 49°27'04.0" E 00°12'23,9"	N 49°27'04.0" E 00°12'23,9"
Hauteur du capteur / fond	10 cm	10 cm	20 cm
Intervalle de mesure	64 mesures / seconde	64 mesures / seconde	1 mesure / 30 secondes
Précision	(+/-) 0,5 % de la vitesse à (+/-) 1 mm/s	(+/-) 8 cm	(+/-) 0,2cm
Résolution	0,45 dB	2 cm	0,06 cm



ADV HAUT



ADV BAS

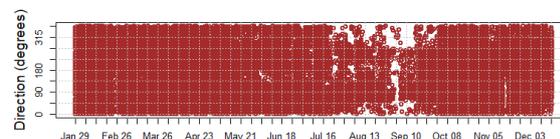
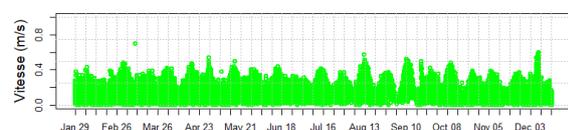


Figure 1 : Résultats des vitesses des courants (ADV), hauteur d'eau (capteur de pression), direction des courants (ADV) et températures mesurées sur les 2 sites (1 en haut et 2 en bas)

Les hypothèses et schématisations utilisées pour construire le modèle cross-shore 2DV sont développées dans cette annexe.

Hypothèse : propagation de la marée

La propagation de la marée est simulée sur un axe sud-nord, à partir du chenal, le long du transect (Fig. 2). Le niveau d'eau à la limite sud (dans le chenal) est donné par le modèle 3D qui simule la dynamique des masses d'eau dans l'estuaire et baie de Seine pendant l'année 2018 (Bismuth et al., 2020). La comparaison des hauteurs d'eau simulées et mesurées sur les sites 1 et 2 permet de confirmer que le modèle 2DV reproduit de façon satisfaisante la propagation de la marée (Fig. 3)

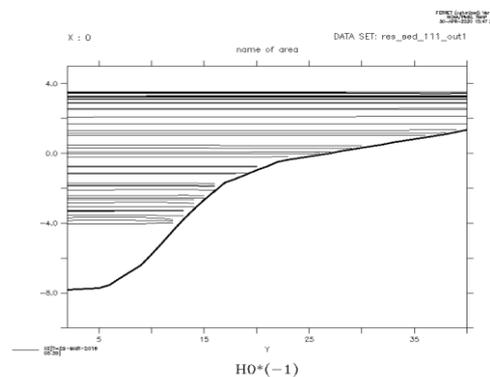


Figure 2 : Ligne d'eau le long du transect Sud-Nord à différents moments de la marée.

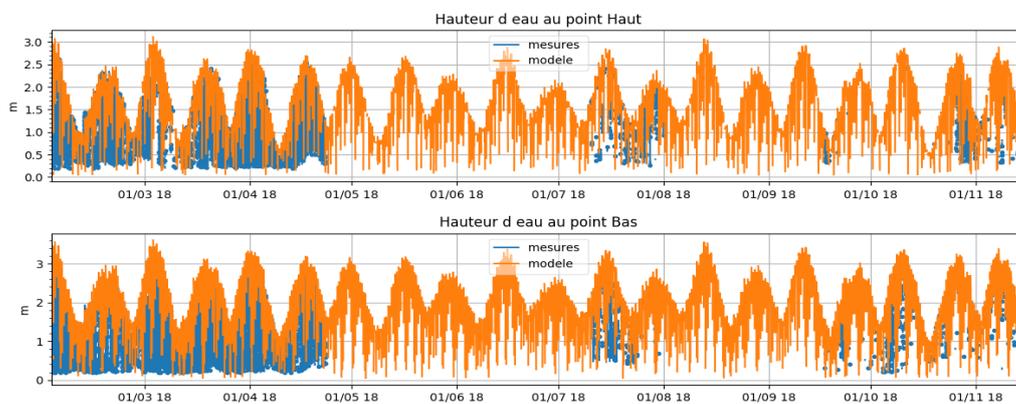


Figure 3 : Comparaison des hauteurs d'eau simulées et mesurées par un capteur de pression (Fig 1) aux points haut (site 1) et bas (site2) du transect pendant 20 cycles Morte eau – Vive eau de février à décembre 2018. Mesures de J. Deloffre et N. Lecoq (laboratoire M2C) par capteur de pression, à 10 cm au-dessus du fond.

Hypothèse : cross-shore

La dynamique hydrosédimentaire est simulée dans le 2DV en faisant l'hypothèse que les matières en suspension résultent d'une érosion locale ou de l'advection depuis le chenal. Une concentration à la limite sud est donnée (lorsque le flux est "entrant" dans le domaine), issue du modèle 3D (Bismuth et al., 2020). Les gradients long-shore sont donc supposés



négligeables sur la vasière c'est à dire que les divergences entre les apports par l'Est et par l'Ouest sur la vasière sont négligées (tout ce qui entre est égal à ce qui sort par l'Est ou par l'Ouest). Cette hypothèse forte est une simplification directement liée à la construction du 2DV.

Hypothèse : frottement sur le fond dû au courant long-shore

La deuxième hypothèse pour simuler la dynamique sédimentaire avec le 2DV consiste à évaluer empiriquement la tension de frottement sur le fond dû au courant long-shore (qui n'est pas simulé avec le 2DV cross-shore). La contrainte de cisaillement locale est déduite de celle calculée dans le chenal au même moment par le modèle 3D ; elle est supposée varier de façon proportionnelle à la hauteur d'eau locale. L'approximation paraît raisonnable dans la mesure où, pendant une majeure partie du temps, le cisaillement sur le fond rapporté à la hauteur d'eau équilibre la pente de la surface libre (conservation de la quantité de mouvement intégrée sur la verticale). Cette dernière est essentiellement long-shore dans le cas de l'estuaire de la Seine : l'hypothèse retenue consiste à supposer que la pente long-shore de la surface libre est uniforme entre le chenal et le bord, ce qui est réaliste. Une telle schématisation permet de restituer une moindre contrainte sur le haut estran que sur son flanc inférieur (Fig 4).

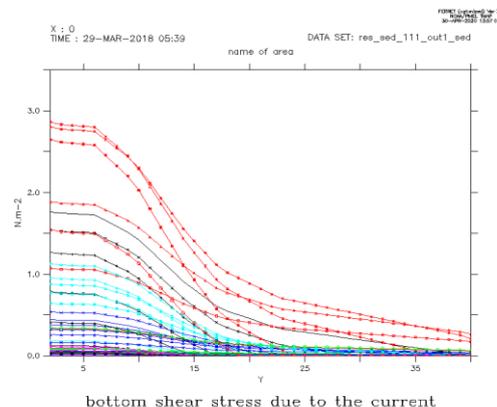


Figure 4 : tension de cisaillement sur le fond due au courant long-shore le long du transect Sud-Nord à différents moments de la marée

Hypothèse : frottement sur le fond dû aux vagues

Hypothèse : frottement sur le fond dû aux vagues

La troisième hypothèse pour simuler la dynamique sédimentaire avec le 2DV permet d'évaluer la tension de cisaillement sur le fond engendré par les vagues en résolvant une équation de bilan d'énergie des vagues supposées se propager du sud vers le nord, donc dans la direction cross-shore, par faible profondeur. En effet, l'effet des vagues sur la dynamique sédimentaire dans les vasières intertidales est très important. L'équation (Equation 1) permet, à partir de la hauteur significative des vagues connue dans le chenal grâce au modèle 3D, de calculer la vitesse orbitale due aux vagues, et par conséquent la tension de cisaillement (Equation 2). Un critère de déferlement limite la hauteur des vagues proportionnellement à la hauteur d'eau, par très petits fonds. Un coefficient de proportionnalité ($f_w/2$) de 0.3 a été choisi : il est déduit de mesures anciennes dans le secteur (Silva Jacinto et al., 1998 in Le Hir et al., 2000). Depuis la construction de Port 2000 et son impact morphologique, ce facteur mériterait d'être réévalué.

$$\frac{d}{dx} (H^2 h^{1/2}) = -\frac{2f_w}{3\pi} H^3 h^{-3/2} \quad (\text{Eq 1}) \quad (\text{Le Hir et al, 2000})$$

$$\tau_{fondW} = \frac{f_w}{2} \rho_{wbot} U_w^2 \quad (\text{Eq 2})$$

avec h= hauteur d'eau

H = hauteur des vagues
 U_w : vitesse orbitale
 f_w : facteur de frottement des vagues

Pour vérifier la cohérence du modèle 2DV par rapport au modèle 3D, les **Figs. 5a** et **5b** comparent les hauteurs significatives des vagues et les tensions de fond sur la vasière intertidale, évaluées par le 2DV et calculées par le modèle WW3 de l'estuaire de la Seine. Les valeurs ne sont bien sûr pas identiques mais les ordres de grandeur sont respectés. Les tensions de fond sont plutôt surestimées dans cet exemple pour le 2DV. Elles dépendent du coefficient de frottement f_w , qui est un paramètre d'ajustement du modèle.

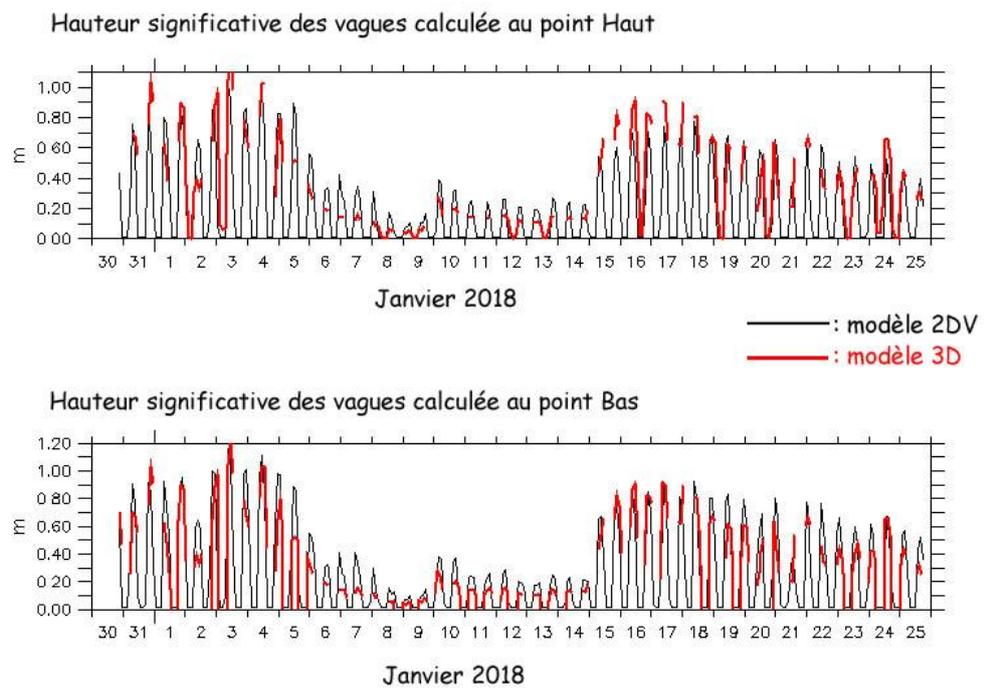


Figure 5a : Comparaison des hauteurs significatives des vagues calculées par le modèle 2DV et dans le modèle Mars3D à partir du code WW3 au mois de janvier 2018

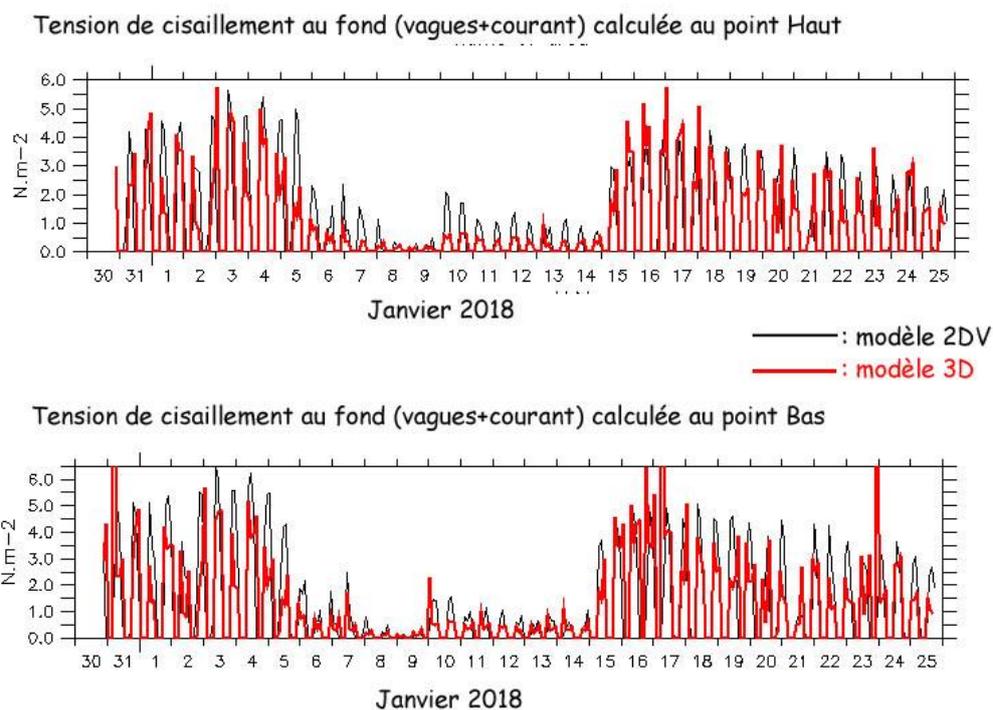


Figure 5b : Comparaison tensions de cisaillement au fond calculées par le modèle 2DV et dans le modèle Mars3D à partir du code WW3 au mois de janvier 2018

Schématisation des particules sédimentaires

Le modèle tient compte de 3 types de sable (sable fin, sable moyen, sable grossier), d'un gravier et d'une vase, dont les caractéristiques sont les mêmes que celles utilisées dans le modèle de transport sédimentaire MARS3D-MUSTANG dans la baie de Seine (Bismuth et al., 2020). Le paramétrage des processus sédimentaires est choisi également identique au paramétrage du modèle 3D (Grasso et al., 2018).

Conditions initiales

Le modèle tourne d'octobre 2017 jusqu'en décembre 2018 en partant de conditions initiales pour la composition des sédiments qu'il faut définir à partir des mesures et des connaissances acquises. Les facilités d'érosion vont dépendre de la concentration des sédiments, de leur compaction et du mélange sable/vase dans les premiers millimètres puis centimètres du sédiment s'il est érodé au cours du temps.

Les mesures acquises dans le projet PHARESEE sur le premier centimètre sur les deux sites en été (octobre 2018) et en hiver (février 2018) nous donnent des indications sur les concentrations, la fraction de vase et la porosité du sédiment aux deux saisons. Pour compléter, des mesures de granulométrie sur des prélèvements (rhizons) ont également été réalisées par F. Orvain (com. pers.) pour évaluer la composition du sédiment dans les couches plus profondes jusqu'à 10cm sous la surface.

On observe sur les **Fig. 6a** et **6b** une composition sablo/vaseuse avec plus de vase en profondeur et des sables fins à très fins de diamètre inférieur à 200 μm . Le site haut (1) est légèrement plus vaseux, surtout en profondeur, avec des sables un peu plus fins. Les mesures sur le 1^{er} cm de sédiment superficiel (**Fig. 7**) ne sont pas toujours très concordantes et montrent sans doute l'hétérogénéité spatiale.

La construction des conditions initiales s'est appuyée sur ces données, qui ne peuvent pourtant pas décrire l'hétérogénéité spatiale à l'échelle de la vasière. Des simplifications ont

été utilisées en prenant 4 zones le long de la vasière : (i) une zone représentant le chenal (fond dur), (ii) une zone représentant la pente du talus (fond sableux grossier), (iii) une zone représentant la vasière aval (fond sablo-vaseux), (iv) une zone représentant la vasière amont (fond sablo-vaseux un peu plus vaseux).

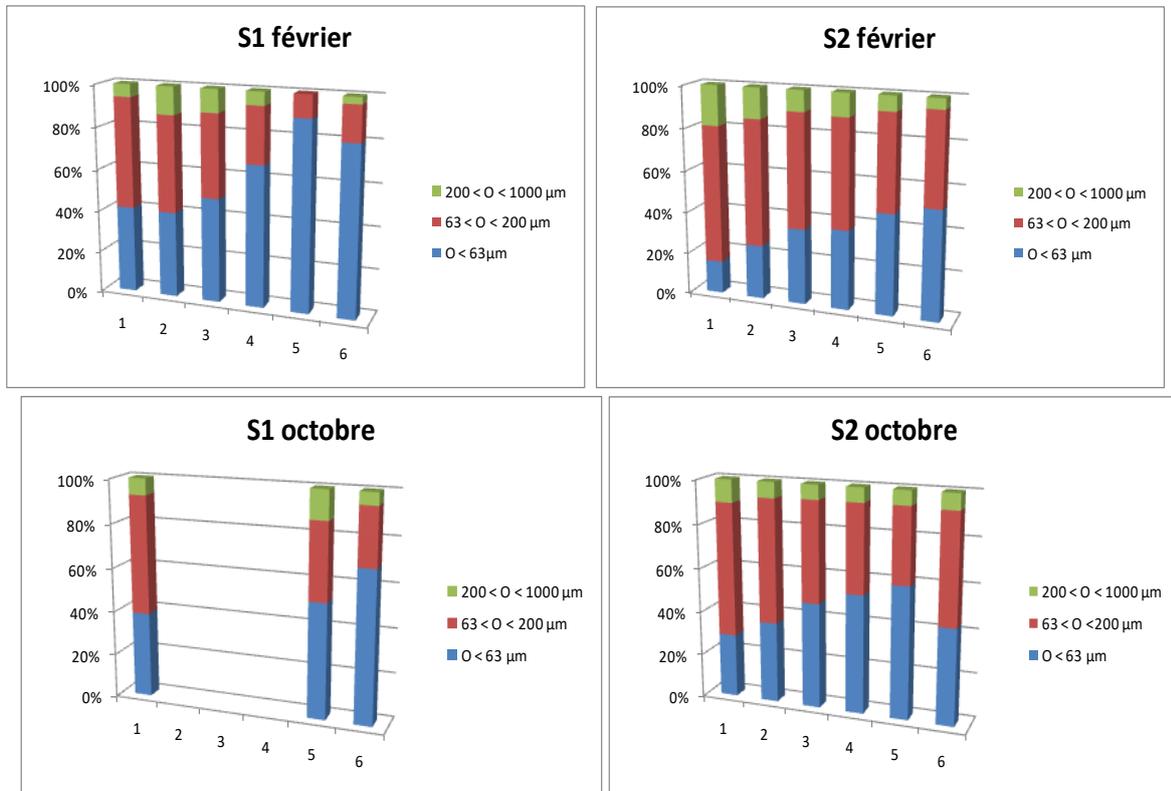


Figure 6a : Fractions granulométriques au point haut (colonne de gauche) et au point bas (colonne de droite) en février (période hivernale en haut) et octobre 2018 (période estivale en bas) sur différentes tranches de sédiment (1 : 0 à 1cm - 2 : 1 à 2cm - 3 : 2 à 3.5 cm - 4 : 3.5 à 5.5 cm - 5 : 5.5 à 7.5 cm - 6 : 7.5 à 10 cm). Mesures Rhizons.

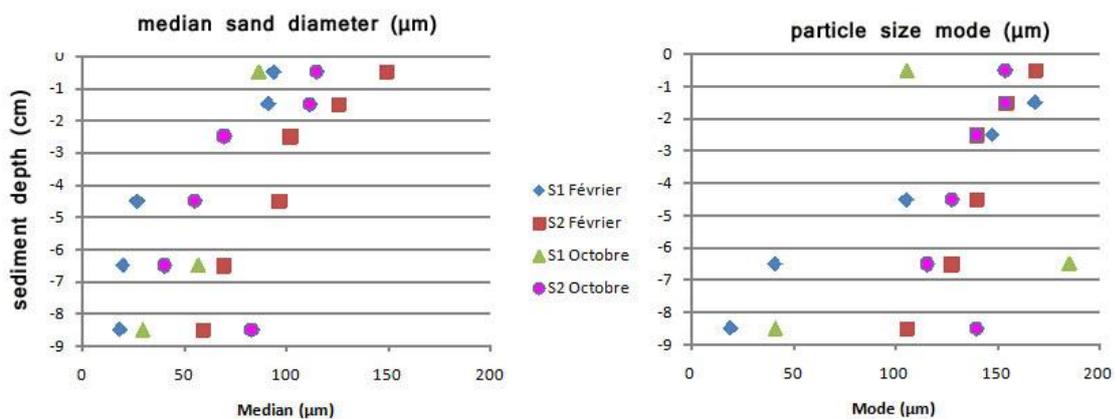


Figure 6b : Diamètre médian et mode granulométrique des sables pour les deux sites S1 et S2 et les deux saisons (février et octobre) en fonction de la profondeur dans le sédiment - mesures Rhizons (F. Orvain)

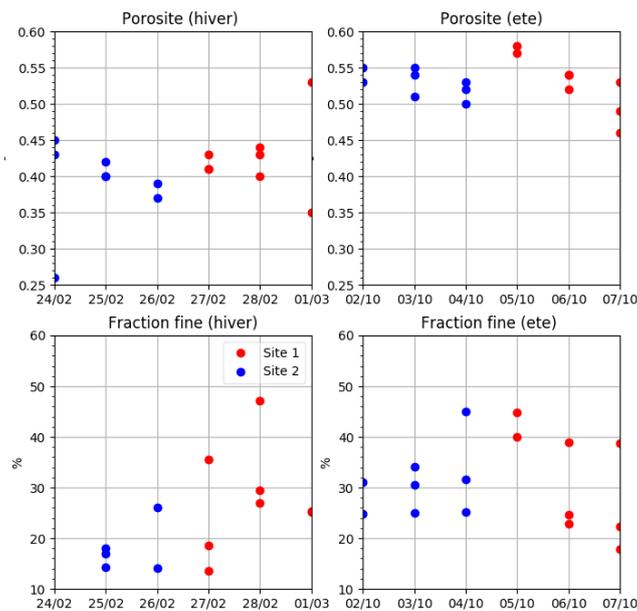


Figure 7 : porosité et fraction fine (<63µm) mesurés aux deux sites (point haut en rouge, point bas en bleu) pendant les deux campagnes février et octobre 2018, sur des prélèvements du premier centimètre de sédiment superficiel.

Plusieurs types de conditions initiales ont été testés pour la zone de la vasière. La concentration initiale totale des sédiments est prise homogène jusqu'à la surface ou bien jusqu'à 1 cm sous la surface selon les tests, représentant un sédiment compacté (porosité= 0,385). Sur le premier centimètre superficiel, une concentration homogène ou un gradient de concentration est construit de telle manière que la concentration moyenne sur le centimètre soit de l'ordre de 1200 kg/m³ (comme indiqué par les mesures). La condition initiale a été prise soit homogène spatialement le long de la vasière, soit en distinguant deux zones, une "basse" et une "haute" avec une composition légèrement différente du sédiment (**Fig. 8**)

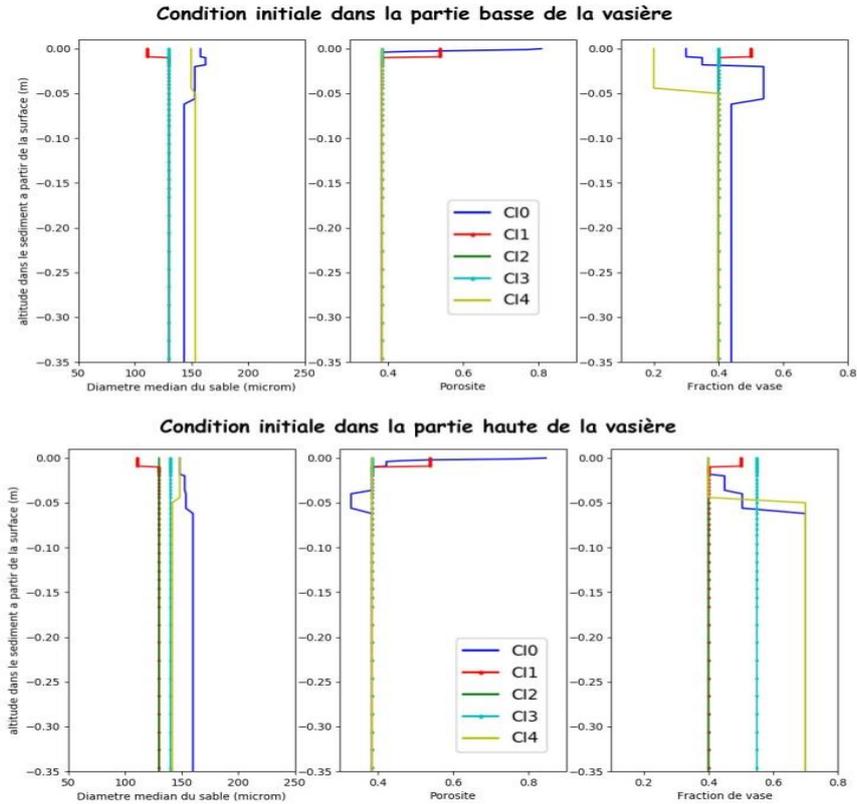


Figure 8 : Profils verticaux de porosité, fraction de vase et diamètre médian des sables dans le sédiment en condition initiale. Tests CI0 à CI4.

Le modèle démarrant en octobre 2017, la période de "spin up" est une période dynamique avec de forts débits d'hiver et des périodes de fortes vagues (Figs 9 et 10). L'hiver 2017/2018 est donc vu par le modèle comme une période d'érosion. Les conditions initiales données pour le sédiment superficiel sont relativement "oubliées" mais l'évolution de la composition du sédiment va dépendre de la redistribution du sédiment érodé et de l'état du sédiment dans les couches plus profondes.

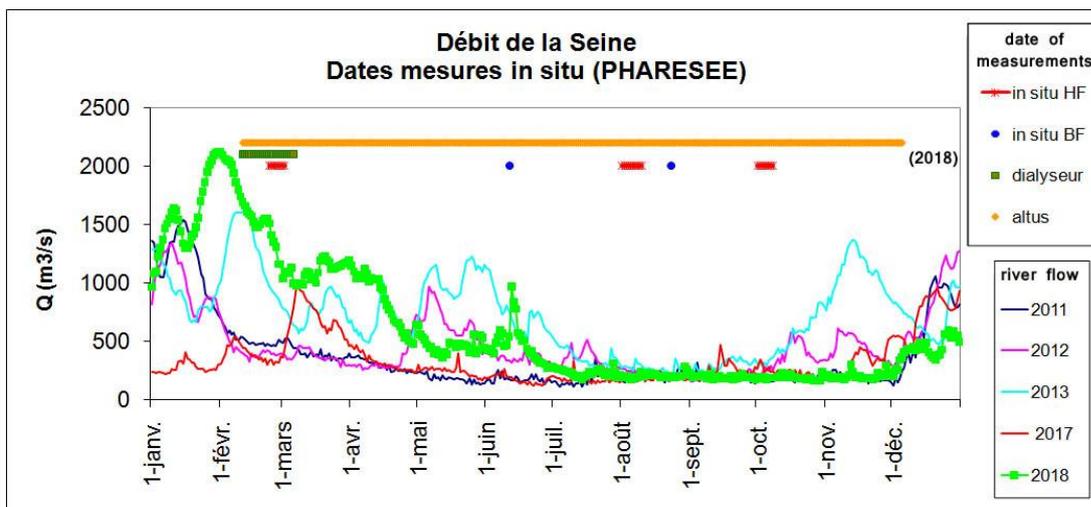


Figure 9 : Débit de la Seine en 2017 (rouge) et en 2018 (en vert) . Débit de Seine en 2011, 2012, 2013 (années de simulation du modèle baie de Seine ECOMARS (RESET)). Périodes de mesures du projet PHARESEE en 2018.

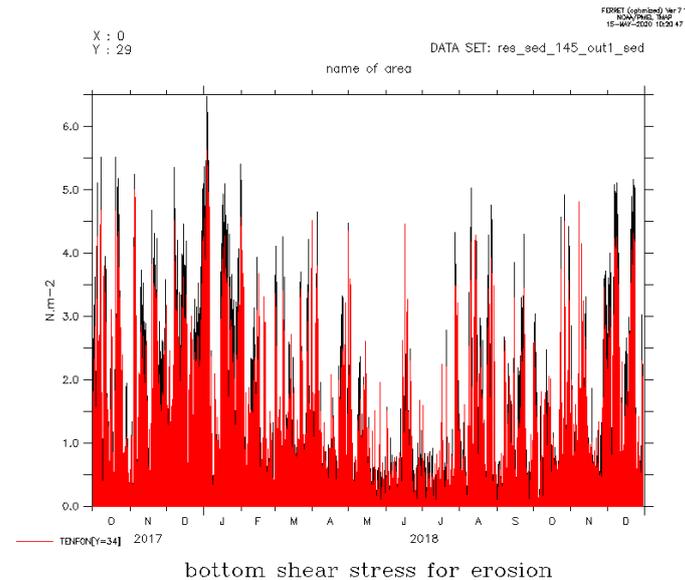


Figure 10 : Tension de cisaillement totale (vagues plus courant) au fond au point haut (rouge) et bas (noir) de fin 2017 à fin 2018.

Le sédiment est représenté par des couches d'épaisseur variable dans le temps et dans l'espace. Leur nombre varie au gré des épisodes de dépôt et d'érosion. La colonne de sédiment initial (sauf dans le chenal, où il y a un nombre plus limité de couches épaisses) est discrétisée en 50 mailles (**Fig. 11**) d'épaisseur fine en surface (1 à 5mm) puis plus épaisse au fond (de l'ordre du centimètre). Le modèle utilise l'option de découpage des couches à la surface du sédiment pour avoir toujours un nombre donné de couches fines en surface (1mm d'épaisseur), même après une forte érosion. Le nombre de couches fines est choisi a priori de l'ordre de 3 à 5 mais il a été finalement choisi assez élevé (10 ou 15 selon les tests) pour les besoins de la migration du microphytobenthos. Donc dès le départ, les premières couches de surface sont découpées pour avoir 1,5 cm de couches d'épaisseur constante et faible. Le nombre total de couches au départ est donc alors de 54 couches avec 10 ou 15 couches de 1 mm en surface.

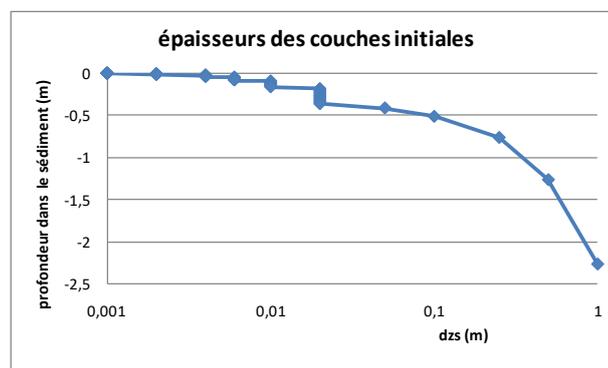


Figure 11 : Discrétisation initiale du sédiment dans la vasière (50 couches).



Annexe 7. Modélisation des taux de bioturbation et de leur dynamique annuelle sur la vasière intertidale de la Seine.

Auteurs : Orvain F., Thouvenin B.

Sur la base des observations *in situ*, nous avons considéré une variabilité saisonnière de l'intensité de la bioturbation par les organismes benthiques (Fig. 1). L'indice métabolique est une variable très pratique pour intégrer les variations annuelles des taux de bioturbation, puisqu'elle intègre à la fois la dynamique de population et l'influence des variables thermiques sur l'activité métabolique. Nous avons appliqué ces calculs pour le bivalve *Scrobicularia plana* et le ver *Hediste diversicolor*.

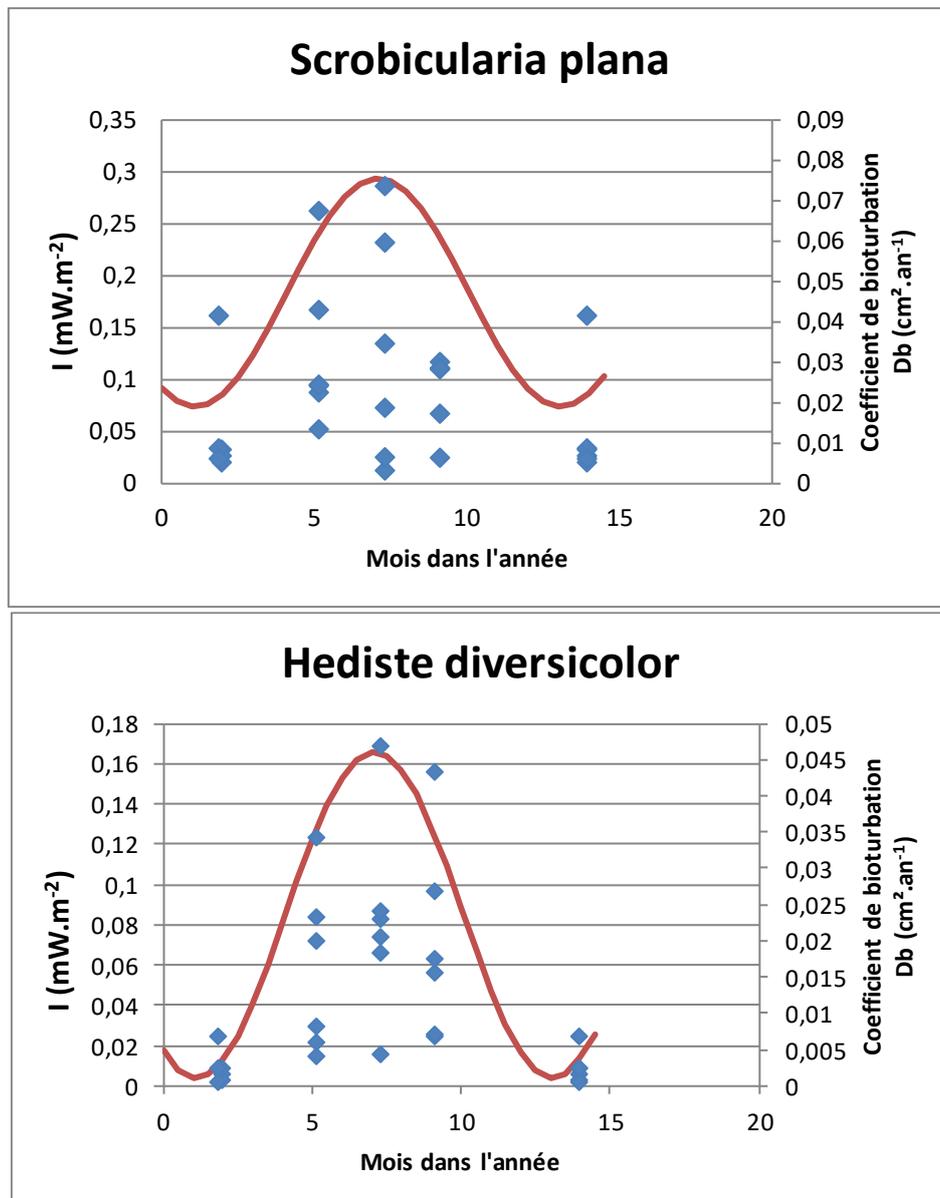


Figure 1 : Comparaison des taux métaboliques de la population de *Scrobicularia plana* (à gauche) et du ver *Hediste diversicolor* (à droite) mesurée aux 4 saisons sur les 2 sites de la vasière (en bleu) et application d'une fonction sinusoïdale pour intégration des effets bioturbateurs dans le modèle cross-shore (Equation 3).

La taille mesurée était arrondie au mm près lors des mesures biométriques. Les bivalves ont ensuite été disséqués et les tissus mous ont été extraits, séchés pendant à au moins 48 h à 60 ° C et enfin pesée (poids sec, DW) ainsi que le poids sans cendre (AFDW) après passage au four pendant 4 heures à 450 °C. Le poids AFDW a été utilisé pour calculer le métabolisme individuel de taux métabolique de base, c'est-à-dire le taux métabolique des organismes au repos, après Brey (2010) et en utilisant un rapport J / AFDW de 21,5 (Brey et al., 2010). Les taux métaboliques ont été calculés pour une température de l'eau de 12 ° C. Basal les taux métaboliques sont inférieurs aux taux métaboliques actifs qui comprennent énergie supplémentaire pour les activités de locomotion, d'alimentation, de fouille, etc. Cependant, les taux métaboliques actifs sont généralement un multiple constant de taux métaboliques (Savage et al., 2004). Les taux métaboliques individuels sont des approximations du niveau d'activité de bioturbateurs (Cozzoli et al., 2019, 2018) et peuvent être utilisés pour estimer l'influence des bioturbateurs individuels au niveau de la population. En effet, la contribution des populations à la remise en suspension des sédiments peut être décrit en fonction de leur énergie utilisée et être modélisé par taille lois d'échelle du taux métabolique individuel indépendamment du sédimentaire environnement (Cozzoli et al., 2020).

L'équation 1 a été ajustée par une régression quantile (90%) avec les paramètres suivants :

$$I_w = I_{max} \times \left[\left(-\frac{C}{2\pi} \right) \times \sin \left(2\pi \times \frac{(30,5 \cdot (T-1) + 15)}{365} - T_s \right) + I_{min} \right] \quad \text{et} \quad Db = \frac{I_w}{0.3} \times 0.08$$

(Eq 1)

Pour la scrobiculaire, nous avons $I_{max} = 0,23 \text{ mW/m}^2$, T le mois de l'année, $C = 3$, $T_s = 0,8$ et $I_{min} = 0,8$ et pour *Hediste*, nous avons $I_{max} = 0,17$, T le jour de l'année, $C = 3$, $T_s = 0,8$ et $I_{min} = 0,5$. Le taux de coefficient maximum Db en été est de $0,08 \text{ cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$.

Les effets des 2 organismes sur les seuils critiques d'érosion sont décrits par les équations 2 et 3.

Le bivalve *S. plana* fait baisser les seuils critiques selon une exponentielle négative (Equation 2) alors que l'annélide *H. diversicolor* le fait augmenter de manière linéaire (Equation 3).

$$\tau_{crit} = (\tau_{crit-abiatic} - 0.15) \times e^{-0.0478 \cdot \text{Densite}_{scrobi}} + \tau_{crit-abiatic} \quad \text{(Eq 2)}$$

$$\tau_{crit} = 1.595 \times 10^{-4} \times \text{Densite}_{hediste} + 1.0404 \times 10^{-4} \times \text{CrelMud} \quad \text{(Eq 3)}$$

Annexe 8. Modèle de diffusion thermique dans le sédiment

Auteurs : Grasso F., Thouvenin B.

Equations des échanges thermiques dans le sédiment.

Un module supplémentaire a été introduit dans MUSTANG pour simuler la diffusion thermique dans le sédiment. L'équation de propagation de la chaleur utilisée par Priestley, 1959, Harrison & Phizacklea (1987), reprise par Guarini et al, 1997 est résolue dans l'équation 1 :

$$\rho_M C_{p_M} \frac{\partial T_M(z, t)}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \eta \frac{\partial T_M(z, t)}{\partial z} \quad (\text{Eq 1})$$

Avec ρ_M = masse de vase par unité de volume (kg/m³)

C_{p_M} = capacité calorifique de la vase à pression constante (J.kg⁻¹.K⁻¹)

T_M = température de la vase (K)

η = conductivité (W.m⁻¹.K⁻¹)

z : profondeur dans le sédiment (m)

t : temps (s)

et avec $\mu = \frac{\eta}{(\rho_M C_{p_M})}$ diffusivité thermique (m².s⁻¹)

Dans MUSTANG, la concentration en sédiment et les épaisseurs de couches de sédiment varient selon la profondeur dans le sédiment et en fonction du temps, l'équation résolue s'écrit :

$$\begin{aligned} \frac{\partial(dz_{s_k} T_k)}{\partial t} &= \frac{\partial}{\partial z} \mu_z \frac{\partial[dz_{s_k} T_k]}{\partial z} \\ &= F_k^T - F_{k-1}^T \end{aligned} \quad (\text{Eq 2})$$

Avec :

Température du sédiment total	T_k	°C
Epaisseur de la couche k	dz_{s_k}	m[sed]
Flux à l'interface entre la couche k+1 et la couche k	F_k^T	°C/ m[sed] /s
Coefficient de diffusivité thermique entre la couche k+1 et la couche k	Ds_k	m ² [sed]/s

A la surface du sédiment, on tient compte du flux de chaleur arrivant par l'atmosphère, à travers une colonne d'eau d'épaisseur variable (nulle s'il n'y a plus d'eau surnageante).

On notera ce flux de chaleur : $\psi_{\text{Temp-sed}}$ (°C.m), cumulé pendant le temps dt.

La dernière couche au fond du sédiment (k=1) n'est pas censée accumuler de la chaleur sans qu'il y ait un transfert vers des couches plus profondes du sédiment ou du sol (non modélisé). Ce processus est pris en compte en introduisant une perte de chaleur en k=1, mais elle n'est pas bien connue ; la couche du fond est donc toujours prise très épaisse pour amortir cette erreur.

Le coefficient de diffusion thermique μ (m²/s) dépend du mélange sablo-vaseux et de la conductivité thermique. Il est pris fonction de la fraction de vase selon une formule construite à partir d'une synthèse bibliographique portant sur les estimations de diffusivité thermique pour différentes fractions de vases fines (courbe gras noir de la [fig. 1](#)). Cette synthèse s'appuie en

particulier sur les travaux de Andrews (1980), Harrison (1985), Harrison & Phizacklea (1985), Vugt & Zimmerman (1985), van Boxel (1986), Piccolo et al. (1993), Guarini et al. (1997), Kim et al. (2010), Thomson (2010).

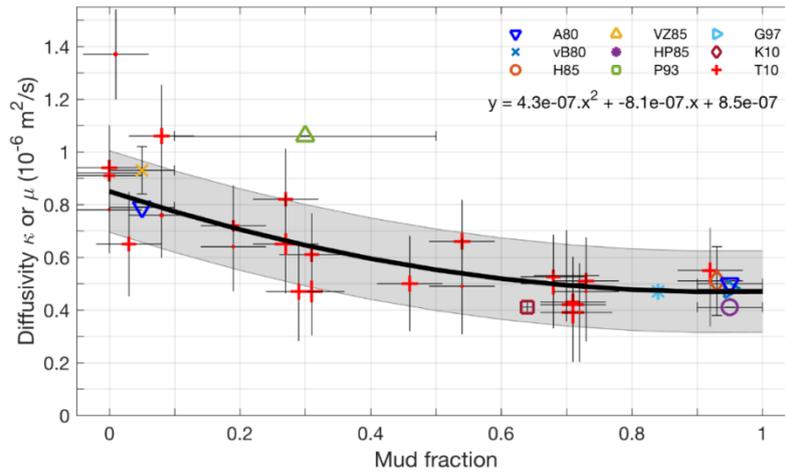


Figure 1 : Coefficient de diffusivité thermique en fonction de la fraction de vase (synthèse bibliographique)

Il n'est pas tenu compte dans ce modèle de l'état de compaction du sédiment qui devrait avoir un impact sur la diffusivité thermique. Ce processus manque dans la version actuelle. Il n'est pas tenu compte non plus du transfert de chaleur par advection de l'eau interstitielle (irrigation), le sédiment étant considéré par hypothèses comme étant à saturation.

Echanges thermiques à l'interface eau/sédiment

Quand il y a de l'eau au-dessus du sédiment, les échanges entre l'eau et le sédiment s'expriment à travers un flux de chaleur incident (Ψ_{TEMP_sed}), fonction de la radiation solaire et une « diffusion » due à la différence entre les températures de l'eau et du sédiment.

$$\Psi_{TEMP_sed} = \frac{(rad_{sed}(1. - albedo_s))}{Cp_s \rho_s} \text{ (}^\circ\text{C.m/s)} \quad \text{(Eq 3)}$$

rad_{sed} est la radiation solaire arrivant sur le sédiment (après avoir traversé la couche d'eau), exprimé en $W/m^2 = J/s/m^2$;

Cp en $J/kg / ^\circ C$; ρ_s en kg/m^3 ; ρ_s est ici la densité totale du sédiment (eau + sédiment sec).

$albedo_s$ est l'albédo du sédiment (de l'ordre de 0,2 ou plus), exprimant le pouvoir réfléchissant du sédiment (rapport de l'énergie solaire réfléchi par une surface sur l'énergie solaire incidente). Plus le sédiment est « noir », moins il est réfléchissant, plus l'albédo est faible. Une surface réfléchissant moins de 3% de la lumière incidente paraît noire (très vaseux ?). Un sol sombre aurait un albédo entre 0.05 et 0.15, un sable léger et sec aurait un albédo compris entre 0.25 et 0.45)

L'échange à l'interface eau/sédiment par « diffusion » et exprimé en prenant le coefficient de diffusion thermique de l'eau égal au rapport entre la conductivité thermique de l'eau (=0.8) sur le produit de la capacité calorifique de l'eau (=3986) avec la densité de l'eau. L'échange se fait avec la température dans la couche de fond sur une hauteur d'eau fixe

En période de découverte, quand il n'y a pas d'eau, les échanges entre l'air et le sédiment s'expriment à travers un flux de chaleur incident, fonction de la radiation solaire, qui s'ajoute aux flux de chaleur infra rouge, latent et sensible due à la différence entre les températures de l'eau et du sédiment

$$\Psi_{TEMP-sed} = \frac{\left(\frac{rad}{(1 - alb)} (1. - albedo_s) + I_{rlos} + S_{los} + \varphi_{sed-surf} I_{latlos} \right)}{Cp_s \rho_s} \quad (\text{Eq 4})$$

I_{rlos} : flux de chaleur infra rouge (W/m²)

S_{los} : flux de chaleur sensible (W/m²)

I_{latlos} : flux de chaleur latent (W/m²)

alb : albédo de l'eau qui a servi à calculer le flux radiatif rad , et qui est donc utilisé ici pour corriger le flux radiatif incident qui arrive directement sur le sédiment

Résultats pour la température

La simulation annuelle de la température sur le transect cross-shore a été réalisée, avec en condition à la limite sud, la température donnée par le modèle 3D. La température de l'air et les paramètres météorologiques sont connus via le modèle AROME (Météo France). Les résultats, comparés aux mesures à différentes profondeurs dans le sédiment (**Fig. 2**) sont satisfaisants avec des coefficients de corrélation entre les mesures et le modèle au-dessus de 0.9 en général. A noter que les positions des sondes sont fixes tandis que la surface du sédiment change d'altitude, les profondeurs comptées par rapport à la surface du sédiment sont donc imprécises (variabilités de 0 à 5cm).

Les résultats du modèle, comme dans les mesures, sont presque identiques entre le point haut et le point bas. Cependant on constate une tendance à diffuser plus en profondeur en hiver que dans les mesures, et le contraire en été (**Figs. 3 et 4**). Ces erreurs peuvent être attribuées aux paramètres de diffusion, à la compaction ou à la composition du sédiment, mal ou pas connue en dessous du premier centimètre superficiel.



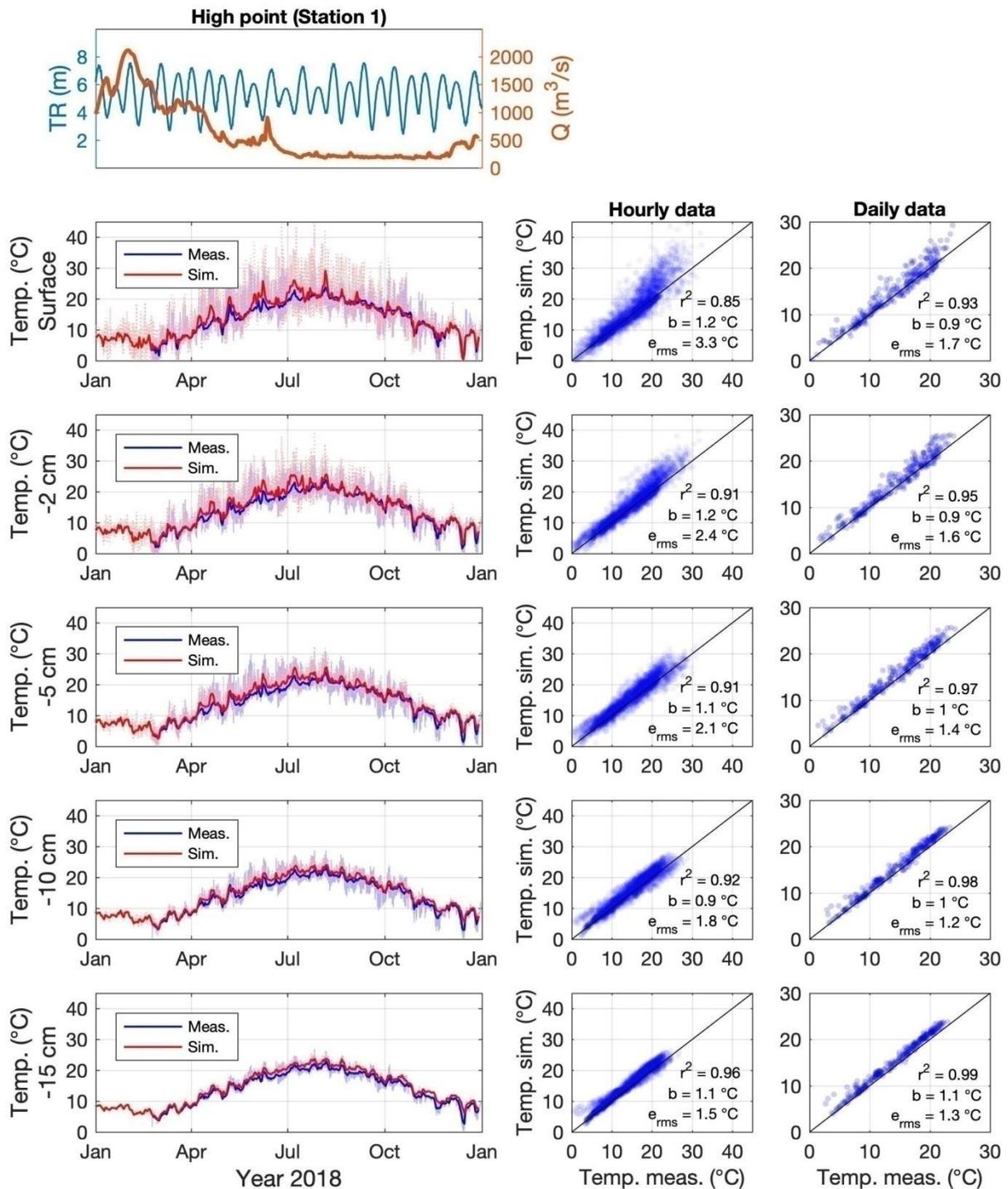


Figure 2 : Comparaison des résultats du modèle avec les mesures de température (N. Lecoq) sur 1 an à plusieurs profondeurs dans le sédiment (surface, 5 cm, 10 cm, 15 cm). Corrélation entre valeurs horaires et journalières. Résultats au point haut (point bas : résultats très proches, non montrés)

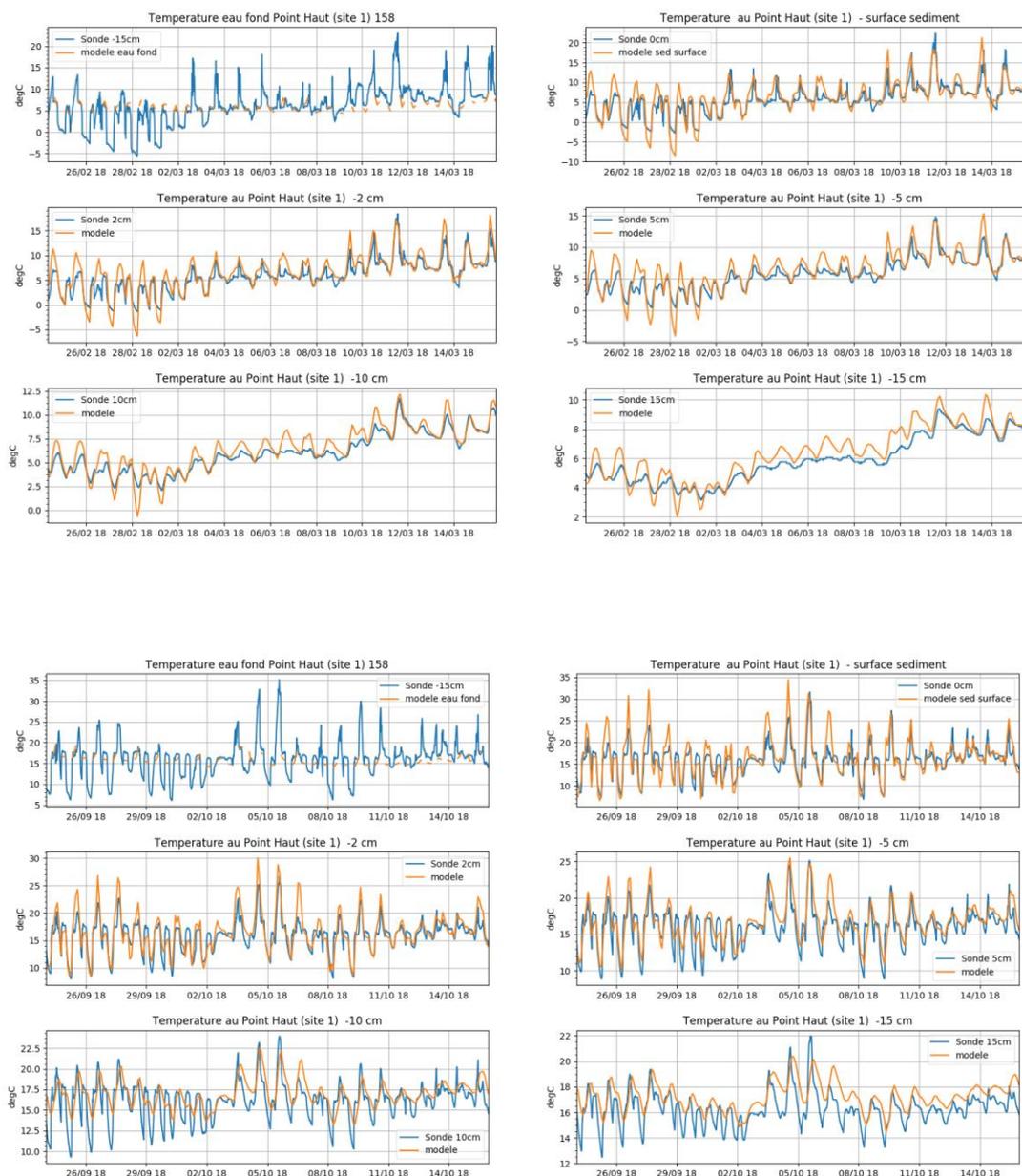


Figure 3 : Evolution de la température au point haut en période chaude (graphiques du haut) et en période froide (graphique du bas). Comparaison à plusieurs profondeurs au fond de la colonne d'eau (en haut colonne de gauche) et dans le sédiment (surface sédiment, 2,5, 10 et 15 cm de profondeur). Résultats des mesures (bleu) et du modèle (jaune) ; mesures réalisées par Nicolas Lecoq (UMR 6143, M2C). Les mesures au fond de la colonne d'eau (en haut, colonne de gauche) sont réalisées par une sonde placée au-dessus du fond qui mesure la température de l'air quand la vase est découverte. Le modèle ne donne ici que la température du sédiment lorsqu'il est recouvert.

Les résultats présentés sur les **Fig. 2 et 3** ont été calculés en utilisant une loi de dépendance du coefficient de diffusivité thermique en fonction de la fraction de vase qui a été légèrement modifiée par rapport à la loi tracée sur la **Fig. 1**, pour tenter d'améliorer les résultats de terrain.



Mais la comparaison des résultats en utilisant trois relations différentes du coefficient de diffusivité avec la fraction de vase (Fig. 4) montre que l'impact est faible (Fig. 5).

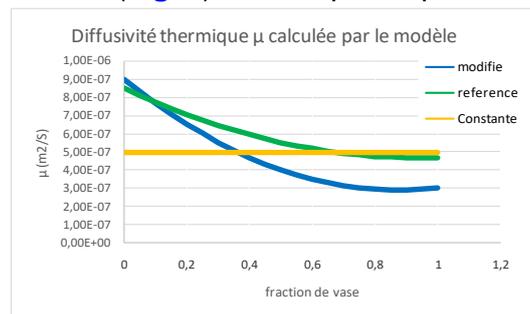


Figure 4 : Trois lois de variation du coefficient de diffusion thermique testées dans le modèle, en fonction de la fraction de vase.

Le modèle semble peu sensible à loi de la diffusivité en comparant les données ici, mais à une plus grande échelle spatiale avec des variations plus fortes de la fraction de vase fine, les résultats des simulations thermiques seraient beaucoup plus sensibles. Les résultats des températures du 1^{er} cm sont très bien reproduits et les résultats simulés semblent moins réaliste en profondeur (Fig. 5).

En conclusion sur le modèle thermique, même si les résultats ne sont pas parfaits, la simulation de la température dans le sédiment est jugée très satisfaisante pour les besoins de la modélisation des processus biologiques et en particulier dans le 1^{er} cm où la température est la variable la plus important dans le calcul de production primaire microphytobenthique. Cela constitue une amélioration significative en permettant de prendre en compte la composition des sédiments et leur structure verticale dans le calcul des échanges thermiques.

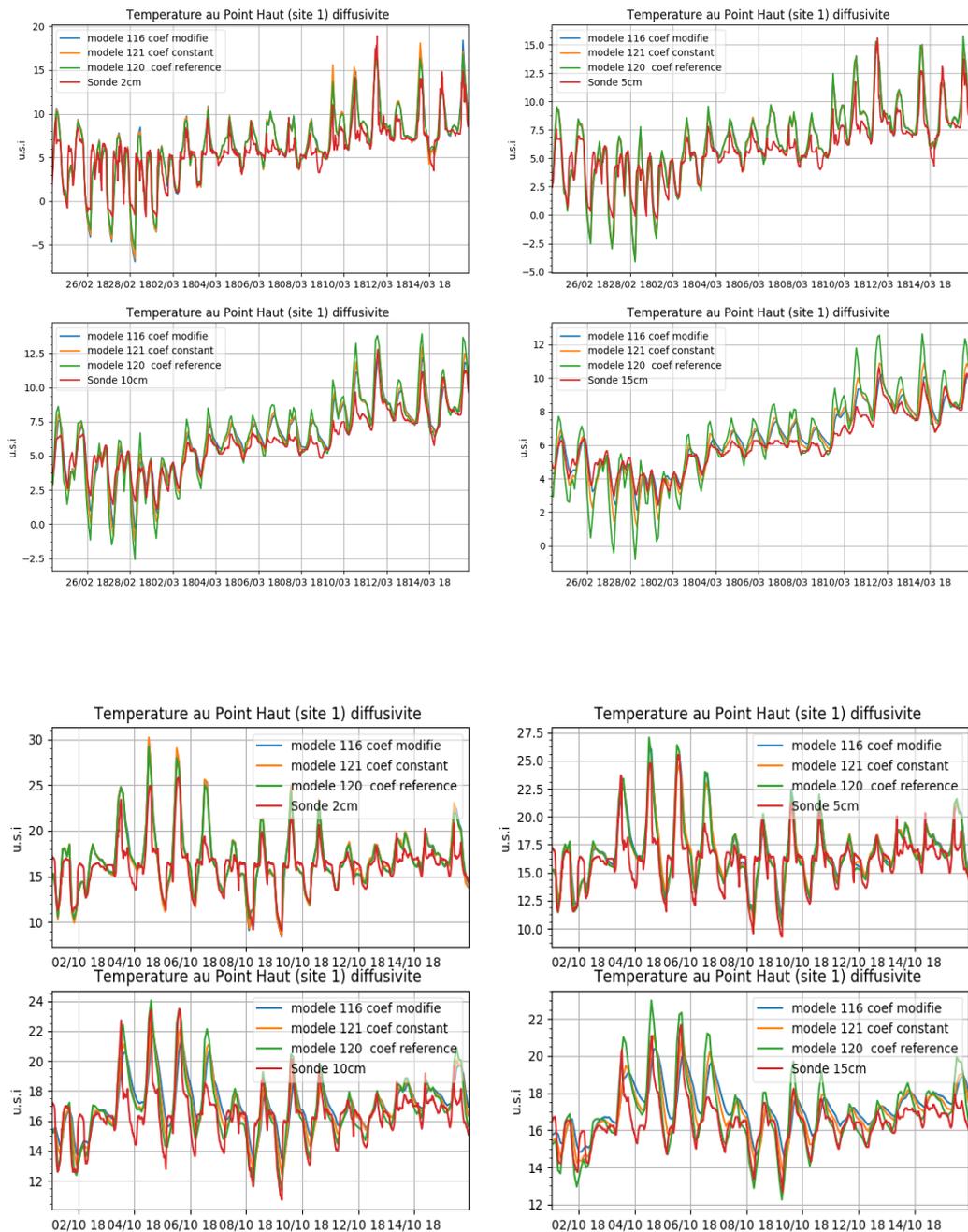


Figure 5 : Evolution de la température au point haut en période froide en période froide (graphiques du haut) et en période chaude (graphiques du bas) à plusieurs profondeurs dans le sédiment (2, 5, 10 et 15 cm). Résultats du modèle pour trois valeurs du coefficient de diffusion thermique différentes (variable selon fonction de référence en vert ou selon une fonction modifiée en bleu, coefficient constant en jaune - voir Fig. 4) ; mesures (en rouge) réalisées par Nicolas Lecoq (UMR 6143, M2C).



Annexe 9. Modèle de "minéralisation de la matière organique dans les sédiments" appliqué dans les application CROSS-SHORE 2DV.

Auteurs : Thouvenin B., Plus M., Rakotomalala C., Savelli R., Orvain F.

Le couplage avec le modèle ECOMARS sur ce même transect 2DV est mis en œuvre, en intégrant le nouveau module de minéralisation de la matière organique dans les sédiments, développé par Martin Plus (Ifremer/DYNECO/Pelagos) (Plus *et al*, à paraître 2021).

Processus simulés

Processus dans la colonne d'eau

Les processus simulés dans la colonne d'eau sont les processus biogéochimiques "classiques" de base (NPZD) pris en compte dans le modèle ECOMARS, qui représente la dynamique de la matière organique via le cycle de l'azote, du phosphore et de la silice. Les variables simulées sont les nutriments inorganiques (NH_4 , NO_3 , PO_4 , $\text{Si}(\text{OH})_4$), 3 types de phytoplancton (diatomées, nanoflagellés, dinoflagellés), 2 types de zooplancton (micro et meso-zooplancton), le matériel détritique (P_{det} , N_{det} , Si_{det}) et l'oxygène dissous (Menesguen *et al*, 2019) (**Fig. 1**)

Le modèle a été adapté pour le continuum Seine-estuaire-baie de Seine dans le cadre du projet RESET (Le Gendre *et al* 2017, Garnier *et al* 2018, Romero *et al* 2019). Deux classes d'algues d'eau douce ont été rajoutées (diatomées d'eau douce et chlorophycée) dans le modèle 3D mais elles ne sont pas simulées dans le modèle 2DV. Par contre, deux nouveaux compartiments associés au matériel détritique "réfractaire" sont implémentés dans le 2DV pour prendre en compte la matière organique lentement minéralisable qui est stockée dans les sédiments.

Les paramètres qui entrent dans les formulations mathématiques de ces processus sont pris identiques à ceux choisis dans le projet RESET, dans le modèle MARS3D/ECOMARS (Le Gendre *et al* 2017).

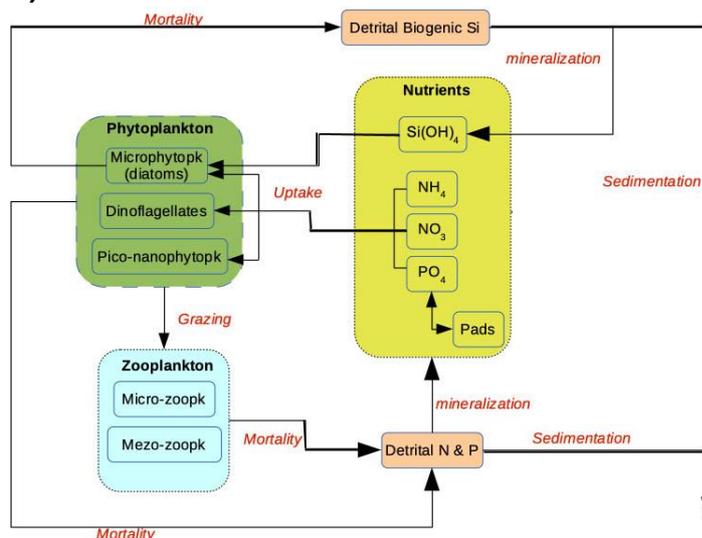


Figure 1 : Schéma conceptuel simplifié du modèle ECO-MARS dans la colonne d'eau (Menesguen *et al* 2019, Plus 2020)

Processus dans les sédiments

Le modèle 2DV simule les variables biogéochimiques dans les sédiments et décrit de façon simplifiée les premières étapes de la "diagénèse précoce". Le nouveau modèle, qui inclut

ECOMARS et le nouveau module dans les sédiments, est appelé **BLOOM** (Benthic-peLagic biogeochemical cOastal Model, annexe 5). Il a été implémenté par M. Plus (Ifremer/DYNECO/PELAGOS) dans le cadre du projet DIETE en baie de Vilaine et prend en compte les processus de dénitrification, de réduction dissimulatrice du nitrate en ammonium (DRNA), de reminéralisation anaérobie, de précipitation/dissolution du complexe phosphate/oxydes de fer et de précipitation de la silice lithogénique. La reminéralisation anaérobie liée aux oxydes de fer, de manganèse et au sulfate (oxydants non explicitement simulés) est synthétisée par la formation d'une substance réduite appelée ODU (« oxygen Demand Unit ») pouvant être ensuite éventuellement réoxydée (Soetaert et al, 1996). Ce modèle est décrit plus en détail dans Plus et al (à paraître 2020); il est en cours de valorisation et de confrontation avec les mesures dans ces deux situations : baie de Vilaine (projet DIETE - "Diagnostic Etendu de l'Eutrophisation - Rôle des sédiments dans le cycle des nutriments et impacts sur l'Eutrophisation de la Baie de Vilaine" - Agence de l'Eau Loire-Bretagne) et vasière intertidales dans l'estuaire de la Seine (projet PHARESEE - GIPSA Seine Aval).

Les **Figs. 2 et 3** décrivent schématiquement les processus pris en compte pour l'azote et le phosphore. Le cycle de la silice est aussi modélisé mais n'est pas étudié dans le projet PHARESEE. Par rapport au modèle ECOMARS classique, et en plus des compartiments de matière organique "réfractaire", deux variables supplémentaires ont donc été ajoutées pour simuler l'ensemble des processus dans l'eau et le sédiment : le PFe et l'ODU.

Les paramètres inclus dans les équations (tableau 1) sont au départ pris identiques à ceux choisis par M. Plus pour la Vilaine mais ils ont ensuite été modifiés pour la vasière intertidale de la Seine en fonction des résultats et des mesures.

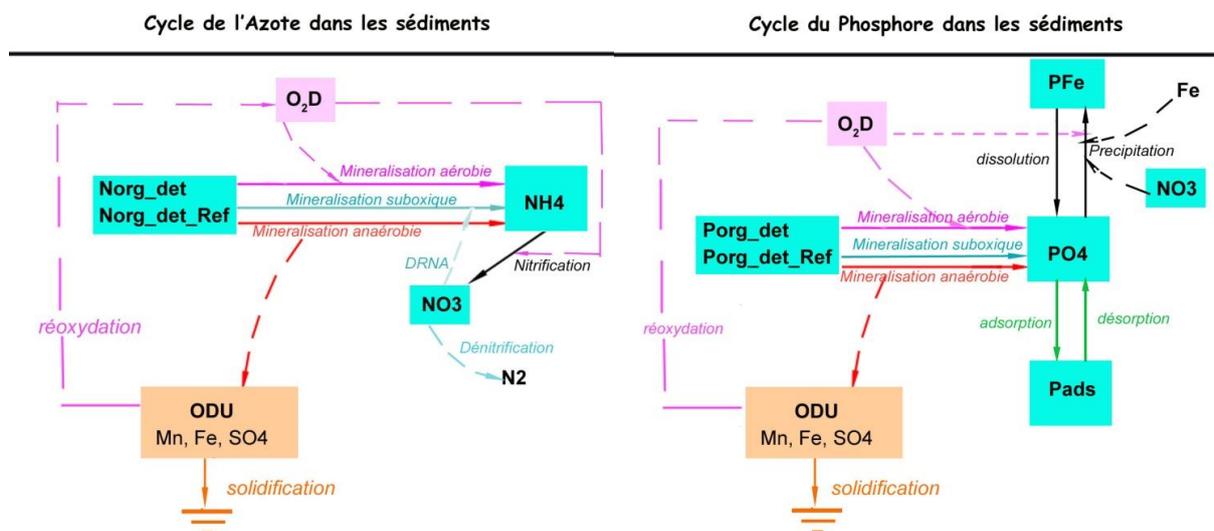


Figure 2 : cycle de l'azote et du phosphore dans le sédiment (modèle BLOOM - M. Plus)

Tableau 1 : Liste des variables simulées dans le modèle MARS/MUSTANG/BLOOM/2DV

Nom	type	Unité dans sédiment
Gravel	Variable particulaire constitutive du sédiment	kg/m ³
Coarsesand	Variable particulaire constitutive du sédiment	kg/m ³
mediumsand	Variable particulaire constitutive du sédiment	kg/m ³
Finesand	Variable particulaire constitutive du sédiment	kg/m ³
MUD_Bouchon_vaseux	Variable particulaire constitutive du sédiment	kg/m ³
nanopicoplankton	Variable particulaire	mmole/m ³ Sed tot
diatom_nitrogen	Variable particulaire	mmole/m ³ Sed tot
Dinoflagellate_nitrogen	Variable particulaire	mmole/m ³ Sed tot
microzooplankton	Variable particulaire	mmole/m ³ Sed tot
mesozooplankton	Variable particulaire	mmole/m ³ Sed tot
Detrital_nitrogen	Variable particulaire	mmole/m ³ Sed tot
Detrital_nitrogen_refractory	Variable particulaire	mmole/m ³ Sed tot
Detrital_biogenic_silica	Variable particulaire	mmole/m ³ Sed tot
Detrital_phosphorus	Variable particulaire	mmole/m ³ Sed tot
Detrital_phosphorus_refractory	Variable particulaire	mmole/m ³ Sed tot
PFe	Variable particulaire	mmole/m ³ Sed tot
Sorbed_phosphorus	Variable sorbée sur MUD_Bouchon_vaseux	mmole/m ³ Sed tot
Ammonium	Variable dissoute	µmole/L EI
nitrate	Variable dissoute	µmole/ L EI
Dissolved_silica	Variable dissoute	µmole/ L EI
Dissolved_phosphate	Variable dissoute	µmole/ L EI
ODU	Variable dissoute	µmole/ L EI
Dissolved_oxygen	Variable dissoute	mg/ L EI

Le modèle représente la matière organique de façon simple, d'une part en la quantifiant en terme d'azote, phosphore et silice et d'autre part en suivant seulement deux compartiments (modèle 2G). La question de son origine et de sa composition est malheureusement ignorée, alors que les études, notamment dans le projet PHARESEE, montrent bien la complexité de ce matériel, qui, selon sa qualité, réagit en fonction des éléments de l'environnement (présence de bactéries par exemple) de façon beaucoup plus variable que ce que peut simuler le modèle. Toutes les données et tous les paramètres liés à la matière organique sont donc incertains et difficiles à déterminer car recouvrant un grand nombre de type et d'état de la matière.

Quand on étudie la matière organique dans la colonne d'eau à une échelle de temps relativement courte, la matière organique est souvent représentée par un seul stock de matière, se minéralisant à une vitesse assez rapide ; la matière organique plus dégradée ou moins labile est négligée vis à vis du cycle des sels nutritifs car elle est considérée comme très peu réactive, trop lentement dégradable.

Quand on inclue les réactions dans les sédiments, l'échelle de temps est beaucoup plus longue puisque la matière organique est stockée à long terme et continue de se minéraliser lentement à très lentement via les processus de diagénèse précoce. Les modèles de diagénèse prennent donc en compte en général plusieurs stocks de matière organique avec des vitesses de minéralisation différentes.

Dans le modèle cross-shore 2DV, seuls deux stocks de matière organique sont simulés, l'un "labile" (correspondant au stock modélisé dans le modèle 3D dans la colonne d'eau), l'autre

dit "réfractaire" mais en fait très lentement dégradable. La réactivité de la matière organique est déterminée à partir de sa vitesse de minéralisation, qui est égale à la vitesse maximale modulée en fonction de la température et de la quantité d'oxydant présents à un instant donné et dans une maille donnée. La vitesse maximale est une donnée que l'on trouve dans la littérature mais qui est très variable selon les lieux et l'échelle de temps étudiée, puisqu'elle englobe un comportement moyen.

La vitesse maximale de minéralisation anaérobie de la matière organique dit "réfractaire" dans le sédiment est supposée de plus en plus lente en profondeur pour simuler de façon empirique une matière organique qui devient de plus en plus résistante au fur et à mesure du temps. Le coefficient de décroissance exponentielle de la vitesse de minéralisation est un coefficient à tester (p_k_remin); la vitesse de minéralisation ne peut décroître au-delà de sa valeur nominale en surface divisée par un coefficient à tester afin de garder une vitesse de minéralisation anaérobie, même en profondeur. Un processus de "vieillessement" de la matière organique est ajouté qui transfère progressivement à une vitesse donnée la matière organique labile en matière organique "réfractaire" (p_aging_MO).

Toutes les équations résolues dans le modèle sont présentées en [annexe 4](#).

Forçages et conditions initiales

Le processus de photosynthèse dépend de la radiation lumineuse connue via le modèle AROME comme dans le modèle 3D.

Les concentrations à la limite aval pour chaque variable biogéochimique simulée par le modèle ECOMARS sont données par le modèle MARS3D-ECOMARS développé dans le projet RESET (Le Gendre et al, 2017). Ce modèle a été appliqué sur les années 2011 à 2014 et n'est pas opérationnel pour obtenir des simulations nouvelles pour les années actuelles. Le forçage « biogéochimique » à l'aval correspond donc à celui d'une année hydrologique entre 2011 et 2014 dont le comportement hydrologique est le plus proche de l'année 2018 ([Annexe 6, Fig. 8](#)). C'est l'année 2013 qui a été choisie.

Les concentrations calculées par le modèle 3D en algues douces sont intégrées dans le matériel détritique rapidement minéralisable arrivant dans le chenal.

Les concentrations à la limite aval pour l'azote et le phosphore détritique dit "réfractaire", ("très lentement minéralisable") sont supposés être proportionnelles à la concentration en vase dans la colonne d'eau. Le facteur de proportionnalité est un coefficient à tester. De même, pour les conditions initiales qui définissent la quantité de matière organique supposée se minéraliser dans la matrice sédimentaire, les valeurs sont incertaines car censées représenter un large spectre de situations et de qualité de matière organique et il n'existe pas de mesures de vitesse de minéralisation des échantillons de la vase.

Pour représenter schématiquement cette matière organique, plusieurs coefficients sont utilisés, ([Fig. 3](#) et [tableau 2](#)). La quantité de matière organique présente au départ dans le sédiment (NOP_{init} ou POP_{init}) et celle arrivant par la limite sud (NOP_{obc} ou POP_{obc}) sont définies en fonction de la quantité de vase en faisant l'hypothèse que les sédiments plus vaseux sont plus riches en matière organique détritique :

$$NOP_{init} \left(\frac{mmoleN}{m^3} \right) = \alpha_{v_{init}}^N \left(\frac{mmoleN}{kg} \right) Vase \left(\frac{kg}{m^3} \right)$$

$$NOP_{obc} \left(\frac{mmoleN}{m^3} \right) = \alpha_{v_{obc}}^N \left(\frac{mmoleN}{kg} \right) Vase \left(\frac{kg}{m^3} \right)$$

Les mesures donnent des valeurs de MOP_{total}/Sed (poids sec) dans des prélèvements où les proportions en vase sont connues, on en déduit donc un ordre de grandeur pour la fraction f_{Vase}^{MOP} (175 mg MOP/g vase); la fraction f_{MOP}^{Ntot} étant estimée à 15% environ.

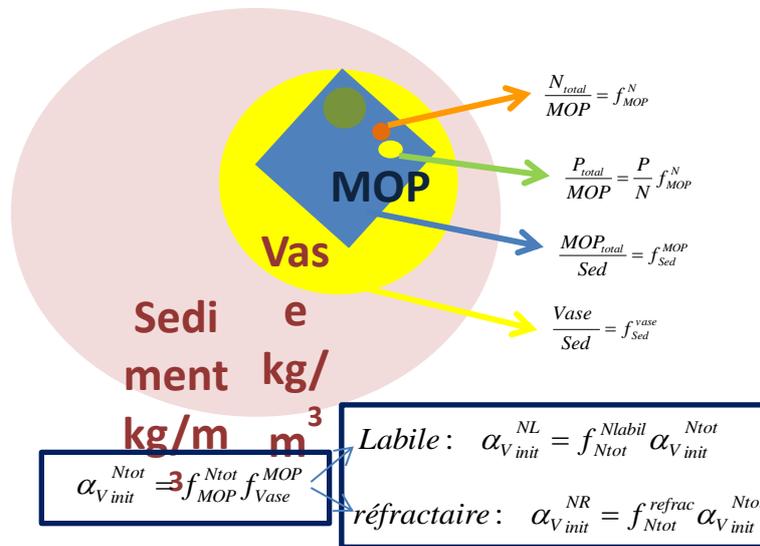


Figure 3 : Schématisation de la matière organique particulaire (les proportions ne sont pas représentées à la bonne échelle).

Tableau 2 : coefficient/paramètres pour définir la quantité de matière organique minéralisable dans le modèle.

	MO détritique "labile"		MO détritique "réfractaire"	
	MO_N	MO_P	MO_N	MO_P
Conditions initiales dans les sédiments profonds	$\alpha_{V_{init}} N * C_{MUD}$	$(P/N)_{init} \alpha_{V_{init}} N * C_{MUD}$	$\alpha_{V_{init}} N_R * C_{MUD}$	$(P/N)_{Rinit} \alpha_{V_{init}} N_R * C_{MUD}$
Conditions initiales dans les sédiments superficiels (au dessus de 30cm sous la surface)	$\alpha_{V_{init}} N * C_{MUD} * \gamma_{init}$	$(P/N)_{init} \alpha_{V_{init}} N * C_{MUD} * \gamma_{init}$	$\alpha_{V_{init}} N_R * C_{MUD}$	$(P/N)_{Rinit} \alpha_{V_{init}} N_R * C_{MUD}$
Conditions aux limites dans l'eau	C_{Ndet} (modèle 3D)	C_{Pdet} (modèle 3D)	$\alpha_{V_{obc}} N_R * C_{MUD}$	$(P/N)_{Robc} \alpha_{V_{obc}} N_R * C_{MUD}$
Vitesses maximales de minéralisation dans les sédiments	$p_N_{remin} * flimz$	$p_P_{remin} * flimz$	$p_N_{reminR} * flimz$	$p_P_{reminR} * flimz$
$flimz = \max(xflimz, e^{-K_{redc_remin} * zs})$ avec zs : profondeur à partir de la surface				

Les fractions de matière organique labile et "réfractaire" sont encore plus difficiles à évaluer ($f_{Ntot}^{Nlabile}$ et $f_{Ntot}^{Nrefrac}$).

- matière "labile" : dans le sédiment initial, on considère qu'il n'y a pas de matière organique "labile" (ou bien seulement en surface). Dans la colonne d'eau arrivant sur la vasière, les concentrations sont celles données par le modèle MARS3D/ECOMARS qui simule cette matière organique (en N, P Si) dans tout l'estuaire.
- matière "réfractaire" : le coefficient ($f_{Ntot}^{Nrefrac}$) est ajusté.

Quant au phosphore contenu dans cette même matière organique (POP), le rapport **P/N** est sans doute variable selon la composition de la matière organique (de 1/16=0,0625 dans le phytoplancton) mais il n'a pas été mesuré dans les échantillons de la vase de Seine. Il est ajusté et pris proche de 0,06. La condition initiale en **PFe** est fabriquée également à partir des mesures qui montrent de très fortes valeurs au fond, indiquant du phosphore lié au fer qui est protégé par la matière organique et n'est plus réactif. Ce PFe ancien ne se solubilise plus au fond du sédiment et trace peut être les fortes concentrations dans la vase ancienne. La concentration initiale dans le modèle est donc donnée forte au fond et diminue dans les couches de surface.

Les conditions initiales pour ce test sont présentées dans le **tableau 3** et la **fig. 4**. On a supposé une fraction initiale N/MOP égale = 15%, une fraction MOP/Sed= 0,035 gMOP/gPS pour une proportion de vase de 20%, ce qui donne un facteur

$$\begin{aligned}\alpha_{\text{vinitN}} &= f^{\text{abil}}_{\text{Ntot}} * 0,15 * 0,035 / 0,2 * 10^6 / 14 \text{ } \mu\text{moleN/gVase} \\ &= f^{\text{abil}}_{\text{Ntot}} * 1875 \text{ } \mu\text{moleN/gVase} \\ \alpha_{\text{initNR}} &= f^{\text{frac}}_{\text{Ntot}} * 1875 \text{ } \mu\text{moleN/gVase}\end{aligned}$$

Tableau 3 : conditions initiales du test présenté

variable	formulation	coefficient
Phytos, Zoos	$C_{\text{ini}}^{\text{sed}} * C_{\text{sedot}}$	$C_{\text{ini}}^{\text{sed}}(\text{Phytos}) = C_{\text{ini}}^{\text{sed}}(\text{zoos}) = 0.$
N_detr	$\alpha_{\text{vinitN}} * C_{\text{vase}}$	$\alpha_{\text{vinitN}} = 59$ ($f^{\text{abil}}_{\text{Ntot}} = 3\%$) - réduction exponentielle de la surface vers le fond avec un coef=150
N_detrR	$\alpha_{\text{vinitNR}} * C_{\text{vase}}$	$\alpha_{\text{initNR}} = 2.$ ($f^{\text{frac}}_{\text{Ntot}} = 5\%$) - constant de la surface du sédiment jusqu'au fond
P_detr	$(\text{P/N})_{\text{init}} * \alpha_{\text{vinitN}} * C_{\text{vase}}$	$(\text{P/N})_{\text{init}} = 0.0625$
P_detrR	$(\text{P/N})_{\text{Rinit}} * \alpha_{\text{vinitNR}} * C_{\text{vase}}$	$(\text{P/N})_{\text{Rinit}} = 0.05$
PFe	$\text{PFe}_{\text{ini}}^{\text{sed}} * C_{\text{Sed}}$	$\text{PFe}_{\text{ini}}^{\text{sed}} = 55 \text{ } \mu\text{mole/g}$ - réduction exponentielle de 10cm à la surface avec un coef de 20
Pads	$C_{\text{ini}}^{\text{sed}} * C_{\text{vase}}$	$C_{\text{ini}}^{\text{sed}}(\text{Pads}) = 1.4 \text{ } \mu\text{g/g}$
Phosphate	$C_{\text{ini}}^{\text{sed}}$	$C_{\text{ini}}^{\text{sed}}(\text{PO}_4) = 300 \text{ } \mu\text{M}$
Ammonium	$C_{\text{ini}}^{\text{sed}}$	$C_{\text{ini}}^{\text{sed}} = 3500 \text{ } \mu\text{M}$ jusqu'à 30 cm sous la surface ; =0 jusqu'à la surface
Nitrate	$C_{\text{ini}}^{\text{sed}}$	$C_{\text{ini}}^{\text{sed}} = 0$
Oxygène dissous	$C_{\text{ini}}^{\text{sed}}$	$C_{\text{ini}}^{\text{sed}} = 8.$ jusqu'à 1cm sous la surface

A la limite aval, le coefficient α_{obcNR} pour évaluer la fraction d'azote lentement minéralisable (cf **tableau 2**), est pris égal à 38 (ce qui donne une $f^{\text{frac}}_{\text{Ntot}} = 2\%$ avec le mêmes valeurs de N/MOP (15%) et de MOP/Sed (0,035 gMOP/gPS).

Dans ce test, le taux de vieillissement de la matière organique labile a été pris assez fort (0,01 j⁻¹).

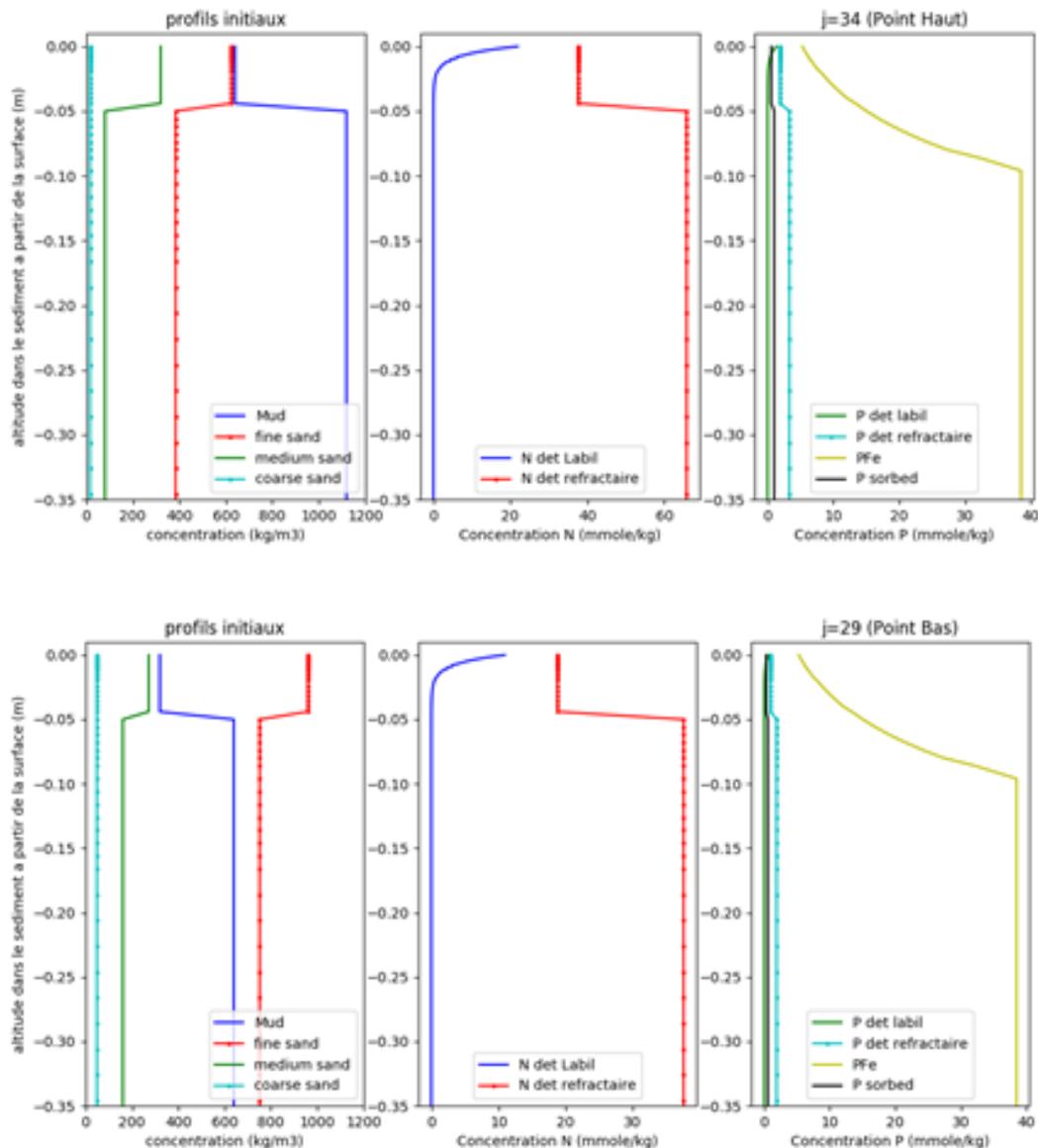


Figure 4 : conditions initiales pour le test présenté au point haut en haut (site 1 sur le diagramme du haut) et au point bas en bas (site 2 sur le diagramme du bas)

Couplage avec le modèle de production primaire du MPB

Le couplage du module MPB (Annexe 5) avec le modèle cross-shore intègre donc les cycles de dépôts et d'érosion tout au long de l'année et par conséquent les variations altimétriques du sédiment. A chaque fois que la couche superficielle est partiellement ou totalement érodée, le MPB présent dans cette couche est supposé être remis en suspension. Le MPB étant un organisme benthique, sa vitesse de chute dans l'eau est choisie très forte pour qu'il y ait chute rapide et sédimentation. Mais ce processus engendre une perte trop importante de MPB au cours du temps. Or on peut supposer que le MPB est érodé différemment du reste des sédiments. Dupuy et al (2014) ont étudié par des expériences d'érodimétrie la resuspension du biofilm dans la vasière du Brouage à Marennes Oléron. Ils ont montré qu'une faible fraction du MPB était érodé pendant l'érosion en masse du sédiment (cette fraction a été évaluée à environ 5%). Le modèle permet qu'une fraction seulement du MPB soit remis en suspension

à chaque épisode d'érosion et un paramètre d'ajustement a été introduit (*fraction_erosion_MPB*).

Les valeurs des paramètres du modèle de production primaire pour le MPB sont reprises de celles choisies par C. Rakotomala, puis R. Savelli dans leurs applications en mésocosme. Mais certains ont dû être toutefois modifiés et doivent encore être mieux ajustés. Les paramètres qui ont le plus d'influence sur la dynamique du MPB sont ceux qui déterminent la production primaire en surface (Upt_C calculé à partir de $P_{max} = \alpha_2^{NH_4} \times \frac{C}{N_{uptake}}$), l'assimilation de l'azote (Upt_N calculé en fonction de $\alpha_2^{NO_3}$ et $\alpha_2^{NH_4}$) et le rapport $\frac{NO_3}{NH_4_{uptake}}$ (affinité pour le NH_4^+), auxquels s'ajoute le paramètre d'érosion *fraction_erosion_MPB* décrit plus haut.

En condition initiale sur la vasière, MPB_C est pris égal à 900 μM sur le premier centimètre en surface, puis nul en dessous. Le rapport MPB_C/MPB_N est pris égal à 2.4 sur les trois premiers millimètres, puis égal à 1.5 en dessous.

Les paramètres du modèle de MPB ont été fixées comme dans lors de la simulation des conditions expérimentales de laboratoire (Annexe 4), mais plusieurs valeurs de P_{max} ont été testés en jouant sur les valeurs de $\alpha_2^{NH_4}$ et $(C/N)_{uptake}$.

POUR PLUS D'INFORMATIONS SUR LE GIP SEINE-AVAL

www.seine-aval.fr

CONTACT

GIP Seine-Aval
Hangar C - Espace des Marégraphes
CS 41174
76176 ROUEN Cedex 1
Tél : 02 35 08 37 64
gipsa@seine-aval.fr

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

Huguet A. & Orvain F., (Coord.), 2022 Projet PHARESEE : Productivité microphytobenthique des HABITATS intertidaux en lien avec la dynamique sédimentaire, biogéochimique et les ingénieurs d'écosystème de la faune benthique : implication pour des enjeux de modélisation et de REhabilitation des vasières de la SEine Estuarienne. Rapport de recherche du programme Seine-Aval 6, 161 p

Le GIP Seine-Aval ne saurait être tenu responsable d'évènements pouvant résulter de l'utilisation et de l'interprétation des informations mises à disposition.
Pour tout renseignement, veuillez contacter le GIP Seine-Aval.

Les membres financeurs du GIP Seine-Aval sont :

