N° d'ordre : 40878

UNIVERSITE DE LILLE 1

UMR 8187 LOG

Laboratoire d'océanologie et de géosciences

Equipe : FEBEPI

Fonctionnement des écosystèmes benthiques et processus aux interfaces

ECOLE DOCTORALE

Sciences de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LILLE 1

Discipline : Géosciences, Ecologie, Paléontologie, Océanographie

Ecologie fonctionnelle des communautés benthiques à *Abra alba* et *Ophiothrix fragilis* du bassin oriental de la Manche : variabilité spatio-temporelle et approche expérimentale.

Ophiothrix fragilis (Abildgaard, 1789)

Présentée et soutenue publiquement par

Armonie Tous Rius

Abra alba (Wood, 1802)

A Wimereux, le **9 octobre 2012** devant un jury composé de :

Pr. **Pierre ANSCHUTZ**, Université de Bordeaux 1	**Examinateur**
Pr. **Jean-Claude DAUVIN**, Université de Caen	**Co-directeur de thèse**
Pr. **Dominique DAVOULT**, Université Pierre et Marie Curie	**Rapporteur**
Pr. **Lionel DENIS**, Université de Lille 1	**Directeur de thèse**
Dr. **Nicolas DESROY**, cadre de Recherche, IFREMER	**Examinateur**
Dr. **Tarik MEZIANE**, HDR, MNHN, Paris	**Rapporteur**
Dr. **Nicolas SPILMONT**, HDR, Université de Lille 1	**Co-directeur de thèse**

N° d'ordre : 40878

UNIVERSITE DE LILLE 1

UMR 8187 LOG

Laboratoire d'océanologie et de géosciences

Equipe : FEBEPI

Fonctionnement des écosystèmes benthiques et processus aux interfaces

ECOLE DOCTORALE

Sciences de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LILLE 1

Discipline : Géosciences, Ecologie, Paléontologie, Océanographie

Ecologie fonctionnelle des communautés benthiques à *Abra alba* et *Ophiothrix fragilis* du bassin oriental de la Manche : variabilité spatio-temporelle et approche expérimentale.

Ophiothrix fragilis (Abildgaard, 1789)

Présentée et soutenue publiquement par

Armonie Tous Rius

Abra alba (Wood, 1802)

A Wimereux, le **9 octobre 2012** devant un jury composé de :

Pr. **Pierre ANSCHUTZ**, Université de Bordeaux 1	**Examinateur**
Pr. **Jean-Claude DAUVIN**, Université de Caen	**Co-directeur de thèse**
Pr. **Dominique DAVOULT**, Université Pierre et Marie Curie	**Rapporteur**
Pr. **Lionel DENIS**, Université de Lille 1	**Directeur de thèse**
Dr. **Nicolas DESROY**, cadre de Recherche, IFREMER	**Examinateur**
Dr. **Tarik MEZIANE**, HDR, MNHN, Paris	**Rapporteur**
Dr. **Nicolas SPILMONT**, HDR, Université de Lille 1	**Co-directeur de thèse**

«Rappelez-vous bien mes enfants qu'il n'existe rien de constant si ce n'est le changement »:

Bouddha (1959)

Université de Lille 1

U.F.R Sciences et Technologies

Programme INTERREG IVA France (Manche) – Angleterre

France (Channel) – England INTERREG IVA Programme

Projet CHARM 3 : « Une approche intégrée pour la gestion des ressources marines en Manche »

Le projet européen Interreg IVA CHARM 3 a pour objectif d'améliorer la connaissance de la zone maritime Manche par une démarche écosystèmique, afin de préserver ce fragile écosystème et aider à la mise en place d'une gestion durable des ressources, qui sont partagées par l'ensemble des pays riverains. Ce projet est co-financé pour 3 ans (2009-2012) à hauteur de 11,6 M euros et rassemble 17 partenaires français et britanniques.

Thèse préparée

à l'UMR 8187 LOG (Laboratoire d'océanologie et de Géosciences) de l'université des Sciences et Technologies de Lille, Station Marine de Wimereux

« Laboratoire : Même quand on ne trouve rien, on renifle l'odeur de la vérité qui se cache."

Jean Rostand, Carnet d'un biologiste (1959)

Avant-propos

Une thèse… Qui aurait pu dire un jour que je réaliserai une thèse en océanologie? Certainement pas moi. En effet, si on remonte quelques années en arrière (voir beaucoup d'années en arrière), mon rêve était de devenir médecin. Le milieu marin était pour moi une passion et je ne pensais pas en faire mon métier. A croire que le destin en avait décidé autrement…

Après deux premières années de médecine, je me suis orientée vers la biologie. Mes trois années à l'UFR de Rouen m'ont permis d'obtenir ma licence en Biologie Végétale. J'aurai très bien pu rester dans ma Normandie natale et finir mes études, mais la botanique n'était pas mon domaine de prédilection et le milieu marin m'attirait toujours autant. J'ai donc suivit ma passion et me voila dans le Nord pour réaliser mon master.

Mes deux années de master à l'université de lille1 ont été les plus enrichissantes de ma vie, aussi bien d'un point de vue professionnel que personnel. Mes stages de master ont été très différents les uns des autres: le premier portait sur la répartition d'un crabe japonais *Hemigrapsus sanguineus* le long de la Côte d'Opale et le deuxième sur le régime alimentaire des juvéniles de poissons plats de la Baie de Seine. Ces deux stages m'ont donné le goût de la recherche, l'envie d'aller plus loin et de toujours se dépasser afin de comprendre ce qui nous entoure. Par la suite, la thèse a donc été pour moi une évidence et une envie féroce de continuer dans ce domaine.

Une thèse ne se fait toutefois pas sans mal et de nombreuses personnes ont contribué de près ou de loin à l'aboutissement de ce travail de recherche. En effet, grâce à leur présence, leur soutien, leurs questions et leur patience, je suis arrivée jusqu'ici et j'ai maintenant l'occasion de présenter mon travail devant un jury…

Je tiens tout d'abord à remercier les membres de ce jury, et à leur exprimer ma reconnaissance et ma gratitude:

Messieurs **Dominique DAVOULT** et **Tarik MEZIANE** pour avoir accepté d'être les rapporteurs de mon travail et de juger ce manuscrit ;

Messieurs **Pierre ANSCHUTZ** et **Nicolas DESROY** pour avoir accepté d'examiner ce travail et de participer à ce jury ;

Instigateurs de ce travail, je tiens à remercier messieurs **Jean Claude Dauvin, Lionel Denis** et **Nicolas Spilmont** qui m'ont accordé leur confiance et permis de réaliser cette thèse.

Je remercie Monsieur **Jean Claude Dauvin** pour sa confiance depuis mon stage de M1. En effet, cela fait maintenant 5 ans que j'ai le plaisir de travailler avec vous. Vous m'avez transmis le gout du benthos et l'envie perpétuelle de me dépasser. Vous êtes à l'origine de mon envie de faire de la recherche et j'espère sincèrement avoir été digne de cette confiance.

Je remercie tout particulièrement monsieur **Lionel Denis** pour sa formation aux processus biogéochimiques d'interface. Ce domaine m'était complètement inconnu avant le début de cette thèse et je vous remercie d'avoir toujours pris le temps de répondre à mes questions (même de l'autre côté de l'Atlantique au Mexique).

Je remercie monsieur **Nicolas Spilmont** pour sa disponibilité et ses réponses à mes questions. Merci d'avoir pris du temps pour moi et pallié les départs de monsieur Dauvin à Caen et de monsieur Denis au Mexique. Merci également d'avoir été présent lors de mes moments de doute (car il y en a beaucoup lors d'une thèse) et d'avoir su trouver les mots pour me rebooster.

Je tiens aussi à remercier le programme **CHARM** pour avoir financé mon projet pendant trois ans et m'avoir permis de collaborer avec nos amis anglais (même s'il me reste encore des progrès à faire dans la langue de Shakespeare...).

Ce travail n'aurait pu être réalisé sans l'efficacité et la disponibilité des marins des navires océanographiques Côte de la Manche et Sépia II. Un grand merci à **Grégory Laignel**, dit **Greg**, **Nono** et **Charly** (que je n'ai pas connu longtemps en raison de son départ en retraite). Votre aide m'a été précieuse, notamment lors de mes sorties en solo, car sans vous je n'aurai pas réalisé toutes mes manips. Je vous dois beaucoup et je dis toujours que sans les marins, un chercheur en océanographie ne pourrait faire le quart de son travail. Merci pour votre inconditionnelle bonne humeur avec moi et pour nos longues discussions à propos du reineck : (je sais que le reineck ne sera jamais votre ami, **Greg**, mais dans le cadre de ma thèse il m'a bien servi).

Il m'est arrivé de fréquenter le Cresco lors de mes passages éclairs à Dinard et je tiens à remercier tout particulièrement monsieur **Nicolas Desroy** et **Jézabel**. Merci pour votre patience et vos nombreux conseils lors de l'utilisation du canal à courant et de la sonde. Merci Nicolas pour la location de ton gîte qui est un endroit magnifique et à **Jézabel** pour nos nombreuses crises de rire autour du canal.

Pendant ces années de thèse, j'ai réalisé l'essentiel de mes travaux à la Station Marine de Wimereux (une charmante petite station balnéaire situé dans le Nord Pas de Calais qui est très vivante l'été mais plus calme l'hiver). Qu'ils soient personnels ou scientifiques de ce laboratoire, je tiens tout particulièrement à les remercier pour avoir rendu mes années de thèse et même de master le plus agréable possible. Je pense tout d'abord :

1. **Au staff technique** (sans qui la station ne tournerait pas)
   - **Thierry**, pour sa bonne humeur et son éternel «ça va ATR?»
   - **Michel**, pour nos sorties pêche à pied et pour avoir toujours été de bon conseil pour mes petits problèmes de voiture.
   - **Marie-Andrée**, pour l'initiation au CHN
   - **Evelyne, Laurence et Katia**, pour les rouages administratifs et leurs patiences lors de nos missions de dernière minute.
   - **Christine**, pour les petites discussions dans le couloir et sa bonne humeur

- **Josette**, ma deuxième maman. Merci pour tout, pour avoir veillé sur moi pendant mes nuits passées au labo et son oreille attentive.
- **Virginie S,** pour sa bonne humeur, son sourire communicatif et, nos nombreuses discussions en chanson dans la salle de tri.

2. **Aux Chercheurs et Enseignants**
   - **Christophe et Jean-Marie**, pour leur aide lors de la détermination et leurs connaissances en détermination.

3. **Aux doctorants et Post doc** (devenus des amis, la liste est longue)
   - **Olivier** : « Monsieur Copépodes » Un des premiers à m'avoir accueillit dans la station. Merci d'avoir été une oreille et un ami très cher.
   - **Eric** : « Monsieur Somlit » Merci pour nos longues discussions et l'organisation de nos soirées notamment celle du donjon.
   - **Mikael** : « Monsieur Piaf et Bretagne ». Merci d'avoir été mon collègue de bureau pendant trois ans, de m'avoir fait partager ta passion pour les oiseaux, le baguage et pour ta région natale (PS : je te jure que ce n'est pas moi qui ai volé le Mont Saint Michel !!!)
   - **Moana** : Merci d'avoir mis un peu de soleil dans cette région du Nord et d'avoir été une amie sincère en veillant sur moi, en séchant quelques larmes et j'espère que notre amitié ne s'arrêtera pas après cette thèse.
   - **Sylvain** : « Monsieur Poisson-CME » Merci pour tes fous rire communicatifs
   - **Sandrine** : Merci pour ton aide lors de la détermination
   - **Stella** : Nos nuits au labo m'ont permis de te connaitre et d'apprécier cette belle région qu'est le Nord.
   - **Céline** : « La Picarde ». Ma copine de M1. Merci pour tout et je suis contente qu'une thèse ait enfin pointée le bout de son nez, tu le mérites.
   - **Benjamin** : « Le Mexicain » Je sais que le billet doit être un peu cher pour venir assister à ma thèse mais je tenais à te remercier pour les deux ans passés avec toi en France. Tu m'as fait connaitre une autre culture et un guacamole délicieux.
   - **Antoine** : « Le KiteSurfeur » Merci pour ta gentillesse et nos discussions autour d'un café ou d'un verre à tergiverser sur notre avenir.
   - **Sophie Linot** : Merci ma petite So pour toutes ces soirées passées en ta compagnie.
   - **Fabien, Jonathan et Alice** : les nouveaux venus. Bon courage pour la suite et accrochez vous, ça en vaut le coup !!!!
   - **Virginie R** : J'espère que le Nord ne t'aura pas trop effrayée et je te souhaite plein de bonnes choses pour la suite.

Les doctorants et les Post doc étaient pour moi comme une famille : « la Wimereux familly ». Chacun a participé de près ou de loin à mon épanouissement au sein de la station Marine.

J'espère avoir été aussi présente pour eux qu'ils l'ont été pour moi. Je vous souhaite à tous de réussir dans votre vie et de ne jamais perdre de vue vos rêves.

Merci aussi à **Gaspard, Isabelle, Juliette, Lyse**, pour les nombreuses soirées passées ensemble.

Je remercie mes amis de Normandie (**Virginie « Ninie », Alex** et **Patricia**), pour leur patience et leur indulgence quant à mes absences et mes sautes d'humeur (surtout ces derniers mois…)

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

Merci à **Romain et Gaëtan**, mes deux frères pour votre soutien. En effet, même si vous n'avez pas toujours compris mes choix, mon attachement à la mer et à mon travail, vous ne m'avez jamais jugée. Je le dit rarement mais je suis fière de vous et heureuse de votre bonheur avec Leidy et Laure vos compagnes respectives. Merci aussi à Romain et Leidy de m'avoir donné le plus beau des cadeaux, mon filleul **Tyméo**.

Merci à mon petit **Jason**, le dernier de mes frères : Mon petit rayon de soleil. Mon petit loup, fais ton chemin sans prendre modèle sur les grands, prends le temps de grandir et je veillerai toujours sur toi-même si je suis loin.

Merci à ma tante **Roselyne**, partie trop vite. Même si je sais que de là où tu es, tu veilles sur moi et que tu es fière de la fille que tu n'as jamais eu, cette thèse je te la dédie et je te promets de toujours me battre pour réaliser mes rêves comme je te l'avais promis.

Merci enfin à **mes parents (Gislaine et Pascal)**, pour leur amour et leurs soutien sans faille. Mes choix ont parfois été surprenants (médecine puis biologie) mais vous les avez toujours respectés. Merci pour vos sacrifices sans vous je n'en serai pas là. Vous êtes mes repères, mes bouées et j'espère qu'à l'heure d'aujourd'hui, je ne vous ai jamais déçu et que vous n'avez jamais douté de mon amour et de l'immense gratitude que j'ai pour vous.

Et pour finir, je voudrai remercier monsieur **FERRERO** pour avoir comblé mes petites (voir grandes) envies de chocolat : le meilleur ami de ma fin de thèse !!!!!!!!!!!!!!

Merci à tous !!!!

Table des Matières

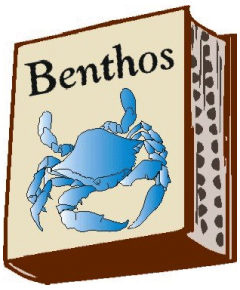


Table des Matières

Table des Matières 10

Chapitre 1

Introduction générale 18

I. Contexte général 18

I.1. Cycle du carbone 20

I.2. Zones côtières 21

I.3. Interface eau-sédiment : une zone clef des écosystèmes marins 22

I.3.1 Echanges à l'interface eau-sédiment : processus de minéralisation benthique 22

I.3.2 Le phénomène de Bioturbation 26

I.4. Approche fonctionnelle de l'interface eau-sédiment 31

II. Contexte local : « CHARM III : L'étude de la Manche» 36

III. Organisation du mémoire 38

Chapitre 2

Physiographie et Biologie de la zone d'étude 42

I. Zone d'étude 42

I.1. La Manche 42

I.1.1 Généralités 42

I.1.2 Hydrologie 43

I.1.3 Couverture sédimentaire 45

I.1.4 Le benthos de la Manche 46

I.2. La Manche orientale, le sud de la Mer du Nord et la Baie de Seine 46

I.2.1 Le détroit du Pas-de-Calais et le sud de la Mer du Nord 48

a. Le Cap Gris-Nez 49

b. Le site de Gravelines 50

I.2.2 La Baie de Seine 51

a. Antifer 54
b. L'embouchure de la Seine 54

Chapitre 3

Rôle de la macrofaune benthique dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment 58

I. Méthodes d'études et stratégie d'échantillonnage 60
I.1. Méthodes de mesures des flux à l'interface eau-sédiment 60
I.2. Stratégie d'échantillonnage et constitution des enceintes sédimentaires 65
I.2.1 Sites d'étude et calendrier 65
I.2.2 Constitution des carottes sédimentaires 67
I.3. Flux à l'interface eau-sédiment 68
I.3.1 Méthode directe : les flux totaux 68
a. Le système d'incubation 69
b. Analyses chimiques 71
c. Calcul des flux totaux 72
I.3.2 Méthode indirecte : les flux diffusifs 73
a. Les microélectrodes à oxygène 74
b. Découpes de carottes de sédiment 76
c. Calcul des flux diffusifs 78
I.4. Caractéristiques sédimentologiques 80
I.4.1 Granulométrie 80
I.4.2 Porosité 81
I.4.3 Matière organique 81
I.5. Caractéristiques biologiques : la macrofaune 82
I.5.1 Richesse spécifique 83
I.5.2 Diversité spécifique 83
I.6. Traitements statistiques 86
II. Résultats 87
II.1. Caractéristiques sédimentaires 87
II.1.1 Granulométrie 87
II.1.2 Porosité 88
II.1.3 Matière organique 89

II.2. Caractéristiques hydrologiques de l'eau de fond 89
II.2.1 Température et salinité 89
II.2.2 Oxygène dissous (O_2) 90
II.2.3 Ammonium (NH_4^+) 90
II.3. Flux à l'interface eau-sédiment 91
II.3.1 Flux totaux 91
II.3.2 Flux diffusifs 93
II.3.3 Flux d'irrigation 97
II.4. Caractéristiques biologiques 99
II.4.1 Richesse spécifique, Abondance et Biomasse 99
II.4.2 Groupes Trophiques et Mode de Bioturbation 102
III. Discussion 107
III.1. Variabilité spatiale et temporelle. 107
III.1.1 Communautés benthiques 107
III.1.2 Caractéristiques sédimentaires 108
III.1.3 Caractéristiques de l'eau de fond 111
III.1.4 Flux à l'interface eau-sédiment 114
a. Variabilité spatiale 115
b. Variabilité temporelle 117
III.2. Influence de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment. 128
III.2.1 Flux d'irrigation et paramètres faunistiques traditionnels (richesse spécifique, abondances et biomasses) 130
a. Flux d'irrigation O_2, NH_4^+ et richesse spécifique 131
b. Flux d'irrigation O_2, NH_4^+ et abondance 131
c. Flux d'irrigation O_2, NH_4^+ et biomasse 134
III.2.2 Flux d'irrigation et caractéristiques fonctionnelles (guilde trophique et mode de bioturbation) 137
III.3. Interaction faune-sédiment 140
III.3.1 Prélèvement des individus 141
III.3.2 Expérimentation en canal à courant 141
III.3.3 Résultats 143
III.4. Reminéralisation benthique et bilan de carbone 145
IV. Conclusion 147

Chapitre 4

Analyse par tracage isotopique naturel du fonctionnement trophique de deux communautés benthiques présentes en Manche… *154*

I. Stratégie d'étude et analyse des données 158

I.1. Protocole d'échantillonnage 158

I.1.1 Echantillonnage 158

I.1.2 Analyse isotopique 160

a. Préparation des échantillons 160

b. Analyses des compositions isotopiques de l'azote ($\delta^{15}N$) et du carbone ($\delta^{13}C$) par spectrométrie de masse 162

I.2. Traitement des données 164

II. Résultats 166

II.1. Variations spatio-temporelles des compositions isotopiques ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) des sources 166

II.2. Compositions isotopiques ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) des consommateurs : invertébrés benthiques 170

II.2.1 Variabilité spatio-temporelle des compositions isotopiques des consommateurs. 170

II.2.2 Contribution des deux sources de nourriture (MOS et MOP) dans le régime alimentaire des six espèces cibles. 178

III. Discussion 180

III.1. Caractérisation de la matière organique particulaire en suspension (MOP) 180

III.2. Sédiments marins superficiels 184

III.3. Macroinvertébrés. 186

III.4. Analyse fonctionnelle 189

IV. Conclusion 192

Chapitre 5

Synthèse et Perspectives de recherche *198*

Bibliographie *218*

Liste des figures.....258

Liste des tableaux.....265

Liste des annexes.....270

Annexe I : Graphiques des analyses granulométriques (4 stations et 4 saisons), histogrammes de fréquence pondérale et courbes cumulatives.

Annexe II : Guildes trophiques et modes de bioturbation des organismes macrobenthiques observés au sein des communautés des sables fins à *Abra alba* de Baie de Seine et de Gravelines.

Annexe III : Guildes trophiques et modes de bioturbation des organismes macrobenthiques observés au sein des communautés des graviers plus ou moins ensablés d'Antifer et des cailloutis du Cap Gris Nez.

Annexe IV : Présentation des six espèces étudiées pour le fonctionnement trophique des communautés à *Abra alba* et à *Ophiothrix fragilis*.

Annexe V : Matériels utilisés au Laboratoire.

Résumé.....300

Abstract.....301

Chapitre 1

Introduction générale

Chapitre 1
Introduction générale

Océan : masse d'eau occupant à peu près les deux tiers d'un monde destiné à l'Homme, lequel est dépourvu de branchies.»
A. Bierce (1842-1914)

I. Contexte général

Depuis des dizaines d'années, les termes de « réchauffement climatique » et de « changement global » sont rentrés dans toutes les consciences. Le « réchauffement climatique » (en anglais *global warming*) est un phénomène d'augmentation de la température moyenne des océans et de l'atmosphère à l'échelle mondiale.

Lorsque l'on observe l'évolution historique (depuis 800 000 ans) de la température, on note une évolution cyclique du climat terrestre avec des périodes de glaciation et de réchauffement (Beer et al. 2000), d'environ 100 000 ans chacune. A l'heure actuelle, nous vivons dans une période interglaciaire (réchauffement) depuis plus de 10000 ans. Ces variations de climat sont naturelles et corrélées avec celles de l'insolation, de l'albédo, des cycles solaires (Rind, 2002), des concentrations dans l'atmosphère des gaz à effet de serre comme le dioxyde de carbone (CO_2) et des aérosols.

Au cours du XX ème siècle, plusieurs changements (la fonte des calottes glaciaires et du pergélisol (Huntington, 2006), l'élévation du niveau de la mer (Peltier & Tushingham, 1989), la migration de certaines espèces de poissons (Lenoir et al. 2011) vers les pôles…) ont été observés dans le monde et ont conduit les scientifiques à conclure à l'existence d'un réchauffement climatique planétaire rapide et anormal. Ce réchauffement actuel est caractérisé par une élévation de la température moyenne à la surface du globe (+0,6°C durant le XX ème siècle) (Figure I.1) et semble corrélé avec une forte augmentation dans l'atmosphère de la concentration de plusieurs gaz à effet de serre, dont le dioxyde de carbone (CO_2), le méthane (CH_4) et le protoxyde d'azote (N_2O).

A la demande du G7 (aujourd'hui G20), et de deux organismes de l'ONU (Organisation Météorologique Mondiale : OMM et le Programme des Nations Unies pour l'Environnement : PNUE), le GIEC (Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat) a été créé en novembre 1988 afin d'évaluer les informations disponibles en rapport avec la question du changement climatique actuel. Si l'implication humaine dans le

réchauffement climatique n'était pas encore établie lors de la création du GIEC, le rapport du GIEC publié en 1995 précise que l'activité humaine a une influence détectable sur le climat et a fourni les bases de négociation du **Protocole de Kyoto** (traité visant à réduire à l'échelle mondiale les émissions de gaz à effet de serre). Peñuelas & Estriarte (1998) affirment que la quantité de dioxyde de carbone (CO_2) atmosphérique a augmenté d'environ 30% depuis la période préindustrielle (597 à 762 GtC). En 2001, le GIEC déclare que le réchauffement climatique observé durant ces cinquante dernières années est attribuable à l'activité humaine (GIEC, 2001) et en 2007, il précise que l'homme est responsable à environ 90 % du changement climatique actuel (GIEC, 2007).

Le changement climatique actuel est le fait des émissions de gaz à effet de serre engendrées par les activités humaines et auquel s'ajoutent les variations naturelles du climat.

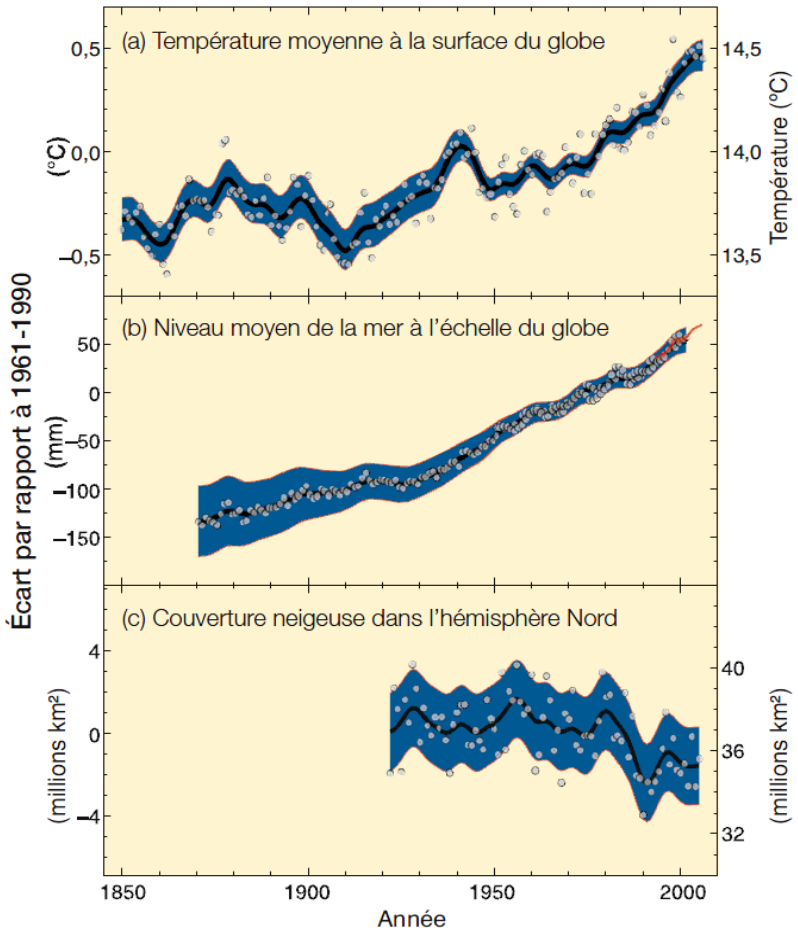


Figure I.1 : Variations observées a) de la température moyenne à la surface du globe, b) du niveau moyen de la mer à l'échelle du globe, selon les données recueillies par les marégraphes (en bleu) et les satellites (en rouge), et c) de la couverture neigeuse dans l'hémisphère Nord en mars–avril. Tous les écarts sont calculés par rapport aux moyennes pour la période 1961-1990 (GIEC, 2007).

Même si le dioxyde de carbone (CO_2) est le gaz qui a le plus petit pouvoir de réchauffement par molécule, il est celui qui a contribué le plus au réchauffement climatique depuis 1750. Lutter contre le changement climatique suppose de réguler le carbone atmosphérique et donc de savoir d'où il vient et comment il quitte l'atmosphère. Il est donc important de s'intéresser au cycle du carbone afin d'identifier les moyens de diminuer les émissions et/ou d'augmenter le captage du carbone mais aussi de prédire certaines conséquences du changement climatique.

I.1. Cycle du carbone

La compréhension du cycle du carbone et de ses modifications, en particulier celles induites par le changement climatique, sont au centre des préoccupations scientifiques depuis la fin des années 1990 (Canadell & Mooney, 1999). A l'échelle mondiale, il existe cinq grands réservoirs de carbone (Denman et al. 2007) (Figure I.2) :

- La biomasse continentale (Sol et Litière) : 2300 GtC (Giga tonnes) : Biosphère
- Les roches carbonatées : 30×10^6 GtC + les roches carbonées : 10×10^6 GtC : Lithosphère dont les combustibles fossiles et les sédiments profonds de l'océan
- L'Atmosphère : 579 GtC
- L'océan de surface : 900 GtC
- L'océan profond et de subsurface : 37 100 GtC

} Hydrosphère

Ces différents réservoirs s'échangent naturellement des quantités importantes de carbone. L'interface entre l'océan et l'atmosphère est traversée par un flux de gaz carbonique qui tend à égaliser les pressions partielles de CO_2 dans ces deux milieux : c'est le phénomène de la « pompe physique » (Takahashi et al. 1997 ; Takamitsu & Follow, 2003). Une fois dissous dans l'eau, le CO_2 peut soit être entrainé vers le fond par la circulation thermohaline, soit participer à la deuxième pompe océanique du carbone : la « pompe biologique » (Longhurst & Harrison, 1989 ; Ducklow et al. 2001). Le phytoplancton (micro-organismes dotés d'une capacité de photosynthèse) est présent en surface (couche euphotique) et utilise une partie de ce carbone minéral pour sa croissance et son développement (production primaire). Il réduit ainsi la quantité de CO_2 en surface des océans et donc augmente l'absorption (pompe physique). La matière organique synthétisée par ce phytoplancton est transférée au sein du réseau trophique et une partie du carbone est exportée par sédimentation des organismes morts vers le fond des océans où elle est piégée pour de très longues échelles de temps (Figure I.2). L'océan profond et de subsurface représente donc le deuxième plus

grand réservoir de carbone sur terre (Eppley & Peterson, 1979 ; Siegenthaler & Sarmiento, 1993).

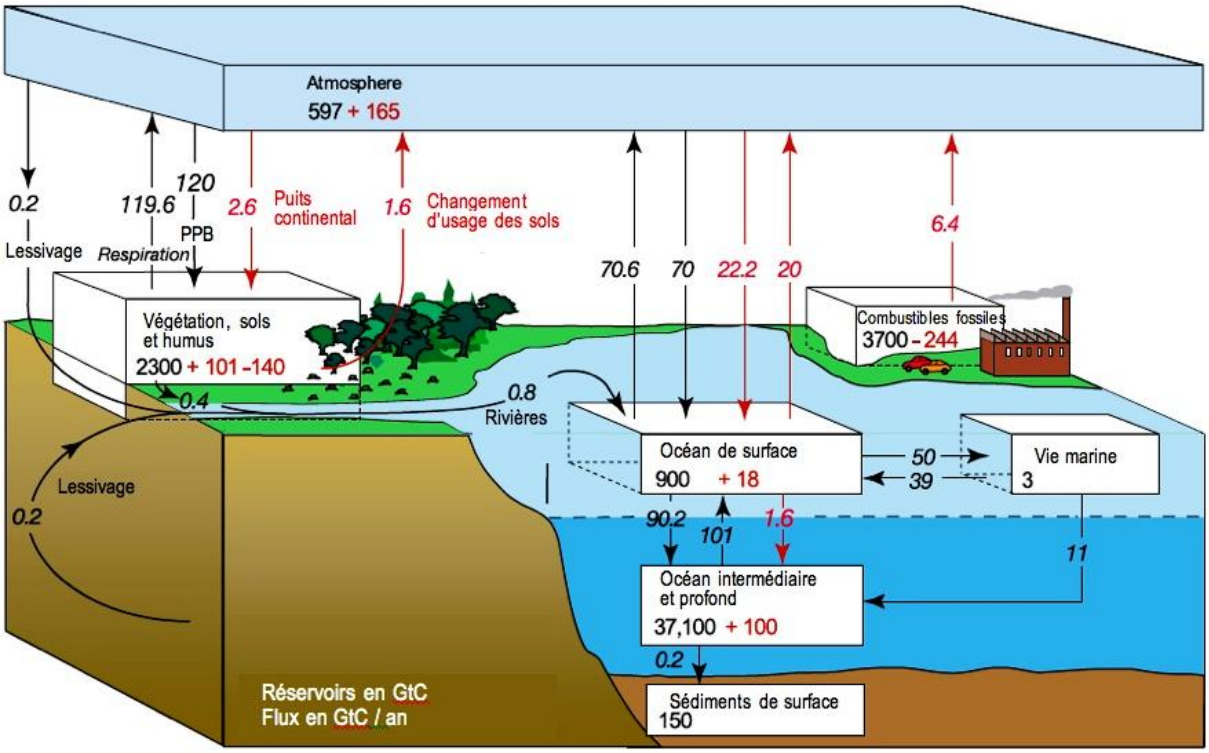


Figure I.2 : Les principaux réservoirs de carbone sur Terre (les flux signalés en noirs désignent les échanges existants au cours de la période pré-industrielle (valeurs en GtC.an^{-1}) et ceux en rouge les modifications induites par l'homme durant la décennie 1990-2000) (extrait de Benoist, 2009 d'après Denman et al. 2007).

Actuellement, le cycle global du carbone occupe un rôle majeur dans la problématique générale de l'évolution future du climat. Il est donc important de comprendre l'évolution des échanges de carbone entre l'océan et l'atmosphère afin d'évaluer les changements à venir dans le fonctionnement global des cycles biogéochimiques.

I.2. Zones côtières

Le domaine côtier, zone d'interface et d'échanges entre le continent, l'océan et l'atmosphère, est peu profond (< 200 m) et couvre approximativement 7,5 % de la surface océanique mondiale (Sverdrup et al. 1962). Il comprend le plateau continental et la zone intertidale (ou zone de balancement des marées). Malgré une surface relativement réduite, les zones côtières jouent un rôle primordial dans les cycles biogéochimiques (Gattuso et al. 1998 ; Gazeau et al. 2004). En effet, ces zones sont soumises aux apports terrigènes massifs de matière organique et de nutriments. Ces apports engendrent d'importants gradients physiques,

sédimentaires et biologiques et favorisent ainsi la création d'un grand nombre de niches écologiques différentes. Selon certaines estimations, la production des zones côtières représenterait entre 18 et 33 % de la production océanique mondiale (Wollast, 1991) et en raison de sa profondeur limitée, une majeure partie de la matière organique qui transite dans cette zone côtière parvient au niveau de l'interface eau-sédiment. L'importance des zones côtières dans la compréhension du cycle du carbone et de la matière organique a fait l'objet de nombreuses études depuis le début des années 1990 et de publications scientifiques (Wollast, 1991 ; Smith & Hollibaugh, 1993 ; Alongi, 1998 ; Gattuso et al. 1998 ; Gazeau et al. 2004).

Les écosystèmes marins côtiers sont les plus diversifiés, les plus productifs au monde (Valiela, 1984) mais ils sont aussi les plus exposés aux activités anthropiques (développement portuaire, pêche, tourisme…). Cette pression anthropique perturbe fortement le fonctionnement de ces écosystèmes et elle est malheureusement en constante augmentation. En 2002, on a estimé que plus de 66 % de la population mondiale vivait à moins de 50 km des côtes et les projections envisageaient sont de 75 % d'ici 2050 (Rapport du sommet mondial pour le développement durable, 2002)

I.3. Interface eau-sédiment : une zone clef des écosystèmes marins

I.3.1 Echanges à l'interface eau-sédiment : processus de minéralisation benthique

En zones côtières, et surtout au sein des estuaires et des zones intertidales, la matière organique particulaire peut provenir soit de la biomasse, issue de la production marine, soit d'apports continentaux. Le stock de matière organique ou inorganique présent dans la zone euphotique de ces zones côtières est donc très important. Une faible partie de ce stock peut être minéralisée par la boucle microbienne (Azam et al. 1983), qui contribue à la production régénérée. L'autre partie, non minéralisée en surface, est transportée vers l'océan profond où l'absence de lumière empêche toute production photoautotrophe. (Figure I.3). La matière organique particulaire qui parvient finalement à la surface du sédiment est plus ou moins dégradée selon sa nature et son temps de séjour dans la colonne d'eau. La matière organique particulaire d'origine phytoplanctonique est généralement représentée par la formule suivante utilisant la stoechiométrie proposée par Redfield et al. (1963) :

$$(CH_2O)_{106}(NH_3)_{16}(H_3PO_4)_1$$

Les premiers centimètres de sédiment représentent une zone d'intenses changements physiques, chimiques et biologiques. La matière organique particulaire qui s'y dépose subit

d'importantes transformations (minéralisation benthique) avant d'être enfouie en profondeur dans le sédiment.

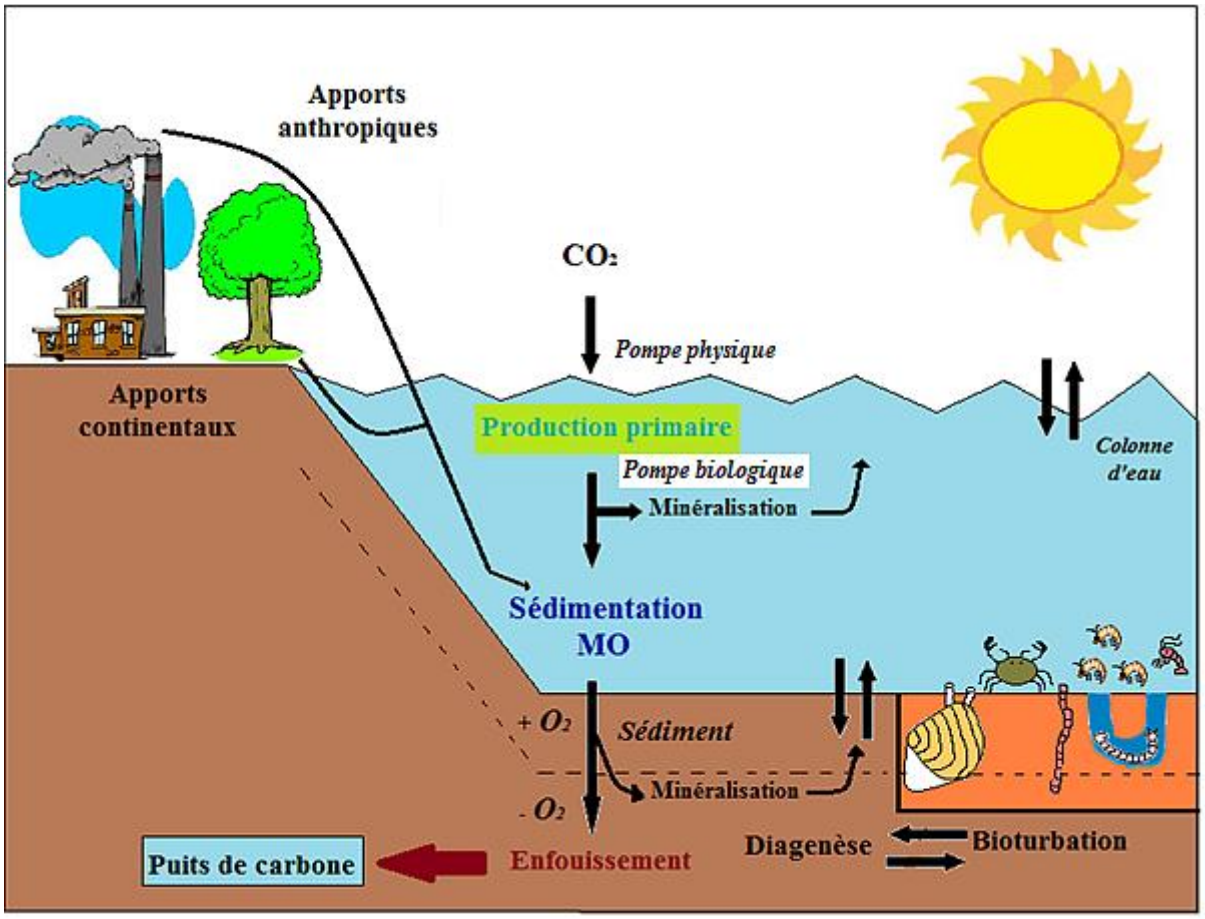


Figure I.3 : Le devenir de la matière organique en milieu marin (Falkowski et al. 1998).

La minéralisation de la matière organique se déroule sous l'action des micro-, méio- et macro-organismes benthiques et consiste en une série de réactions d'oxydo-réductions qui prélèvent le carbone sédimentaire et l'oxydent en dioxyde de carbone. La succession de ces réactions d'oxydo-réductions a été conceptualisée par Froelich et al. (1979) dans un modèle de dégradation de la matière organique dans les sédiments marins (Figure I.4).

La matière organique est d'abord oxydée en sub-surface par l'oxygène puis elle subit une cascade de réactions qui consistent en la réduction successive des nitrates, des oxydes de manganèse, des oxydes de fer, des sulfates et du dioxyde de carbone (Froelich et al. 1979). Les microorganismes comme les bactéries sont des catalyseurs qui se servent de ces différentes réactions pour capter une quantité plus ou moins importante d'énergie libre ($\Delta G°$) nécessaire à leur développement. Les différentes réactions de minéralisation aérobie (utilisation de l'oxygène comme oxydant) et anaérobie (utilisation d'autres oxydants)

entrainent la libération de composés inorganiques dissous (tels que l'azote, le phosphore, le sulfate…) sous différentes formes chimiques dans l'eau interstitielle.

Ces différents composés s'accumulent dans le sédiment et créent des gradients de concentration entre le sédiment et l'eau surnageante. Ces mêmes composés peuvent subir d'autres transformations chimiques (nitrification, dénitrification, par exemple) et sont aussi soumis à des processus physiques de diffusion moléculaire. Cette diffusion moléculaire conduit à un flux net (appelé **flux diffusif**) dans la direction opposée à celle du gradient de concentration. (Fick, 1855 ; Boudreau, 1997).

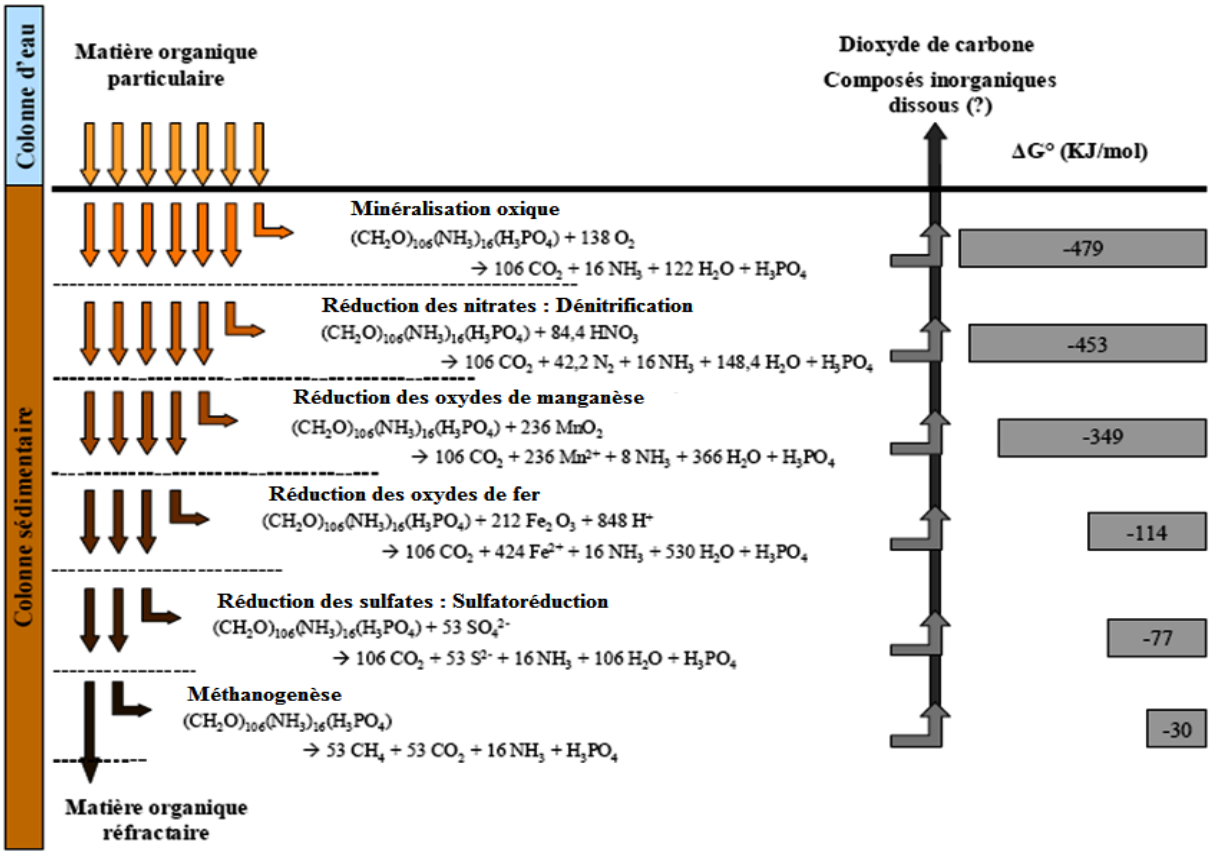


Figure I.4 : Séquence d'oxydation de la matière organique établie selon Froelich et al. (1979) dans les sédiments marins (inspiré de Denis, 1999) et calcul de l'énergie libre standard (kjoules) correspondant au catabolisme d'une mole de Carbone Organique (repris de Chaillou, 2003).

Ces flux de nutriments et de matière organique, issus de ces processus de minéralisation, constituent des fonctions clés pour la productivité et le maintien des écosystèmes.

L'intensité de ces processus de minéralisation dépend de nombreux facteurs, parmi lesquels :

- la **quantité et la qualité de la matière organique** arrivant à la surface du sédiment (Epping et al. 2002).

- la **texture du substrat** : granulométrie et porosité (Rysgaard et al. 1995 ; Sundbäck et al. 2000).

La porosité détermine la circulation et le taux de renouvellement de l'eau interstitielle (donc des concentrations de substances dissoutes) présente dans le sédiment (Santschi et al. 1990). La porosité détermine donc l'intensité globale et l'importance relative des différents processus de minéralisation de la matière organique dans la colonne sédimentaire. L'intensité des deux voies de minéralisation (aérobie et anaérobie) a été décrite en fonction du caractère perméable ou cohésif du sédiment.

- **les sédiments perméables** (dominés par des sables) présentent une granulométrie grossière qui privilégie les processus de transport advectif des composés dissous (Ehrenhauss et al. 2004) et favorise la circulation de l'eau interstitielle. L'accumulation de matière organique à l'interface eau-sédiment est donc limitée (Ehrenhauss et al. 2004 ; Vanaverbeke et al. 2004 ; Janssen et al. 2005 ; Bühring et al. 2006), ce qui permet à l'oxygène de pénétrer plus profondément dans la colonne sédimentaire. Les processus de dégradation aérobie dominent les processus anaérobies (Dauwe et al. 2001 ; Rasheed et al. 2003) et limitent ainsi la formation d'ammonium. Ces processus induisent donc un faible relargage d'azote ammoniacal vers la colonne d'eau et une faible demande benthique en oxygène (DBO). Néanmoins, la présence d'organismes hétérotrophes ammonotéliques (excrétant de l'ammoniac) peut augmenter ce relargage.
- **les sédiments cohésifs,** dominés par des vases, sont caractérisés par une circulation réduite de l'eau interstitielle en raison de la cohésion des particules fines. Les voies de minéralisation anaérobies sont prédominantes (Capone & Kiene, 1988) et les produits de dégradation comme l'ammonium s'accumulent, résultant en des flux dissous généralement élevés. La proportion relative de matière organique dégradée par la voie aérobie est moins élevée (en raison d'une faible disponibilité en oxygène) que par la voie anaérobie. L'intensité des processus aérobies est toutefois plus élevée dans les sédiments cohésifs comparés aux sédiments perméables. La matière organique étant moins efficacement dégradée dans ces sédiments cohésifs, elle a donc tendance à s'accumuler dans ce genre de sédiment (Dauwe et al. 2001).

- les voies et l'intensité de la minéralisation semblent donc largement déterminées par **la disponibilité de l'oxygène** dans les sédiments (Kristensen & Holmer, 2001 ; Hannides et al. 2005).

- la **quantité et la distribution des bactéries aérobies ou anaérobies** qui sont les principaux acteurs de cette minéralisation dans certains milieux.
- La **présence et l'activité des macro-organismes benthiques** (déplacements sédimentaires : BIOTURBATION et modes de nutrition) qui peuvent agir sur ces processus de minéralisation.

I.3.2 Le phénomène de Bioturbation

La disponibilité de l'oxygène dans le sédiment est donc dépendante des apports en provenance de la colonne d'eau, de son utilisation dans les réactions redox de la minéralisation benthique (Timmermann et al. 2006), mais elle est aussi modulée par la physiologie (respiration) et par l'activité des organismes benthiques (appelée aussi **Bioturbation**). La bioturbation est un phénomène ubiquiste présent dans tous les écosystèmes terrestres et aquatiques : il est défini, dans son sens large, comme l'ensemble des modifications physiques des sédiments par tout type d'organisme dont les microorganismes, la méio, macro et méga faune et les organismes végétaux ayant des conséquences qui peuvent être physiques (porosité, stabilité du sédiment), chimiques et/ou biologiques. Dans un sens plus restreint, la bioturbation désigne la dispersion des particules résultant du remaniement sédimentaire de la faune benthique.

Bien que se référant souvent aux sédiments marins et d'eau douce, la bioturbation dans son sens large est un processus qui se déroule aussi bien en milieu terrestre qu'aquatique. Ce processus a été étudié pour la première fois par Darwin en 1881. Darwin réalisa que la faune du sol (en particulier les vers de terre) avait un rôle important dans les processus géomorphologiques des sols. Néanmoins, les études scientifiques sur la bioturbation ont vraiment commencé pendant la deuxième partie du XX ^{ème} siècle. L'importance de l'activité de la faune dans le fonctionnement géochimique et géomorphologique des sols et des sédiments fut redécouverte longtemps après (Richter, 1927 ; Dapples, 1942). Pour la bioturbation des sédiments marins, une description précise a été réalisée par Gray (1974), Rhoads (1974), Self & Jumars (1978) et Aller (1977, 1980).

Les déplacements de particules liés par exemple, au creusement de galeries (temporaires ou permanentes ; Rhoads, 1974), au fouissage (formation de sillons ; Gérino et al. 1995), à l'ingestion de sédiments ou au rejet de pelotes fécales constituent une part importante des activités de bioturbation de la faune benthique. Ces différentes activités de

bioturbation sont corrélées à des paramètres autoécologiques, comme le mode de nutrition, le degré de mobilité, la taille des organismes et la densité des populations (Rhoads, 1974).

Les effets de la bioturbation sont regroupés traditionnellement en cinq grands groupes qui se différencient par le mode de remaniement du sédiment. Ce remaniement du sédiment se traduit par l'enfouissement et le mélange du matériel particulaire (Gardner et al. 1987 ; Gérino, 1992 ; François et al. 1997 ; François et al. 1999 ; Gérino et al. 2003 ; Michaud et al. 2005 ; Kristensen et al. 2012; Figure I.5) :

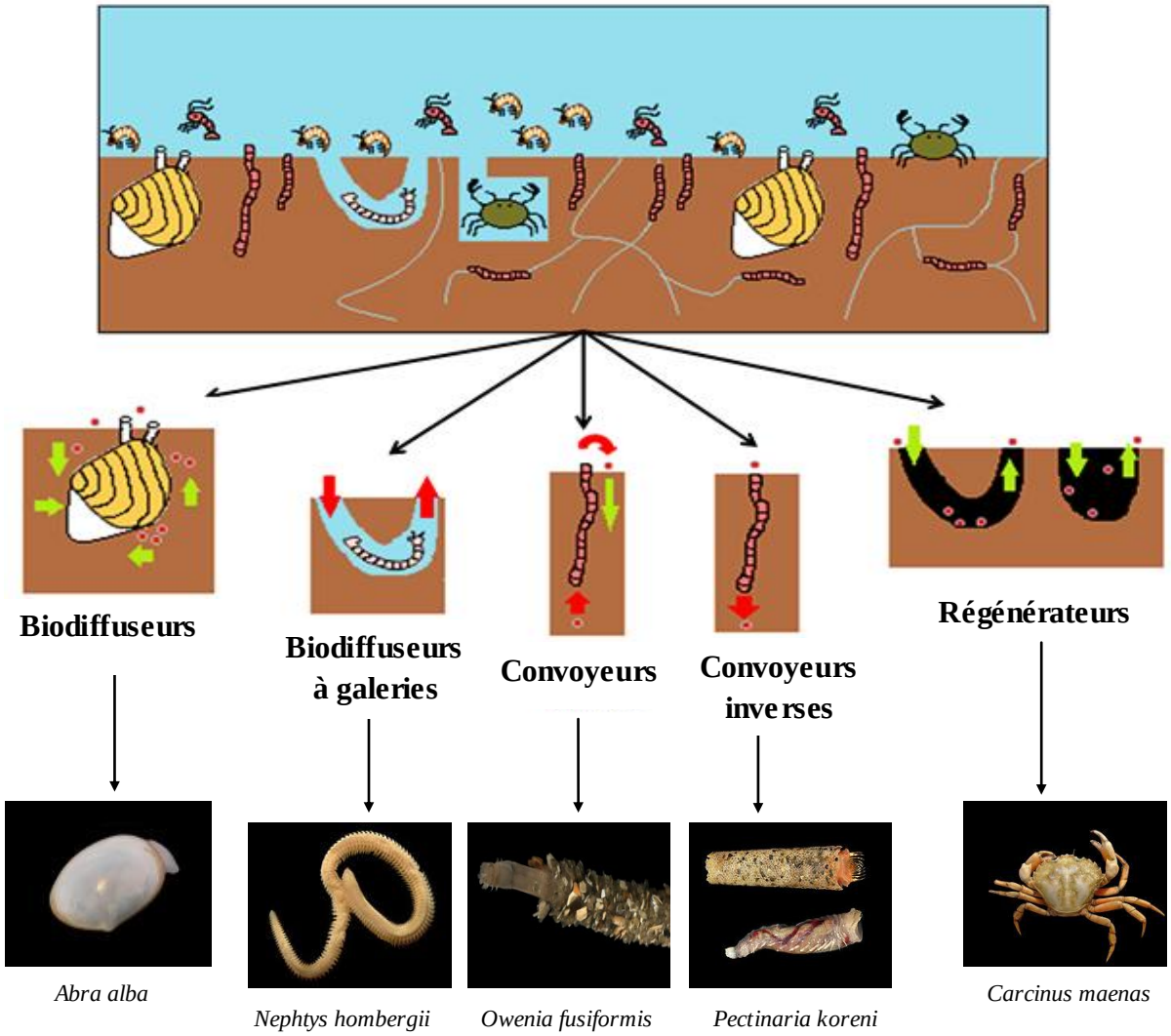


Figure I.5 : Les activités bioturbatrices de la macrofaune benthique (repris de François et al. 1997).

- (1) La **biodiffusion** de surface résulte de l'activité d'organismes vivant et se déplaçant dans les premiers centimètres du sédiment. Leurs déplacements homogénéisent le substrat de façon mécanique et aléatoire sur de courtes distances. Ces organismes sont des BIODIFFUSEURS .

  - ex : *Abra alba* (Wood, 1802).

- (2) La **bioirrigation** est générée par des organismes qui construisent des galeries ou des terriers dans le sédiment. Ils irriguent les galeries en créant un courant d'eau à des fins respiratoires et alimentaires. Ce courant d'eau induit une augmentation des possibilités d'échanges de matière entre l'eau interstitielle et la colonne d'eau traduisant un accroissement de la profondeur de l'oxycline (zone de séparation entre les couches oxiques et anoxiques). Ces organismes sont des BIODIFFUSEURS à GALERIES.

  - ex : *Nephtys hombergii* (de Savigny, 1818).

- (3) La **bioadvection** (ou **bioconvoyage**) est induite par des organismes qui ingèrent des particules sédimentaires en profondeur (dans la zone anoxique) et rejettent leurs pelotes fécales à la surface du sédiment. La bioadvection va mettre en contact deux strates aux caractéristiques géochimiques très différentes : une zone profonde réduite et une zone de surface oxydée. Ces organismes sont des CONVOYEURS.

  - ex : *Pectinaria koreni* (Malmgren, 1866).

- (4) Lorsque la bioadvection est orientée vers le bas (ingestion en surface, rejet en profondeur) : les organismes sont alors définis comme des CONVOYEURS INVERSES.

  - ex : *Owenia fusiformis* (Delle Chiaje, 1841).

- (5) La **régénération** est réalisée par des organismes fouisseurs creusant des trous, des terriers à large ouverture à l'interface eau-sédiment. Ce comportement a deux effets : (i) un mélange biodiffusif avec une expulsion massive de sédiments vers la surface durant le creusement (phase active), puis (ii) un effondrement du sédiment de surface vers le fond du terrier lorsque celui-ci est abandonné (phase passive). Ce mode de remaniement sédimentaire permet un contact direct entre l'eau surnageante et le sédiment plus profond (anoxique). Ces organismes sont des REGENERATEURS.

  - ex : *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758).

De nombreuses études ont permis de décrire ces différents modes de bioturbation dans les sédiments marins grâce à l'utilisation de traceurs dissous et particulaires, dont la migration verticale dans la colonne sédimentaire ont été suivie au cours du temps. Les changements spatio-temporels de ces profils permettent d'évaluer l'intensité de la bioturbation. Ces traceurs peuvent être naturels : oxygène dissous (Berg et al. 2001), pigments naturels (Landrum et al. 2004) et certains radionucléides (Sun & Torgensen, 2001) ou être intentionnellement introduits : particules fluorescentes, billes de verre, ou bien de la matière organique, des

métaux ou des micro-algues marquées avec un isotope radioactif (Wheatcroft et al. 1994 ; Gérino et al. 1998 ; Meysman et al. 2006 a). L'observation de la bioturbation peut également être réalisée grâce à l'utilisation de rayons X et la tomodensitométrie (Charbonneau et al. 1998 ; Mermillod-Blondin et al. 2003 ; Ciutat et al. 2006) ou des caméras à haute résolution (Gilbert et al. 2003 a ; Duport et al. 2006).

En général, l'arrivée de la matière organique à la surface du sédiment non bio-remanié entraîne rapidement l'établissement de conditions anoxiques en surface par consommation de l'oxygène utilisé pour la dégradation de la matière organique. Lorsqu'il y a présence du phénomène de bioturbation au niveau du sédiment, les invertébrés benthiques vont avoir une influence directe sur : (Gilbert et al. 1995 ; Kristensen, 2000 ; Welsh, 2003).

- Les propriétés physiques du sédiment.

Le déplacement des organismes entraine une remise en suspension et une diminution de la cohésion de sédiment qui va réduire la compaction et augmenter la porosité du substrat. Les organismes peuvent aussi modifier la répartition granulométrique verticale du sédiment.

- La séquestration et la distribution de la matière organique particulaire au sein des différentes couches sédimentaires.

La construction de galeries et de terriers permet d'accélérer l'enfouissement de la matière particulaire se déposant à l'interface.

- Les mouvements des solutés et donc les flux des composés dissous à l'interface eau-sédiment.

La construction de galeries et de terriers augmente la surface d'échange entre le sédiment et l'eau surnageante. L'augmentation de cette surface d'échange permet une pénétration plus importante de l'oxygène et des nutriments dans le sédiment (Glud et al. 2003 ; Wenzhöfer & Glud, 2004). La bioirrigation permet aux organismes de maintenir un taux d'oxygénation convenable dans leurs galeries, d'évacuer leurs déchets métaboliques comme l'ammonium (Mayer et al. 1995) et de faire circuler les matières en suspension afin de se nourrir.

- Les taux et les voies de minéralisation de la matière organique en agissant sur la disponibilité de l'oxygène.

Les processus d'oxydation de la matière organique, qui sont généralement représentés comme se produisant dans des couches sédimentaires superposées au travers desquelles la matière organique transite (Cf Figure I-4), sont donc fortement influencés par la bioturbation. Des représentations plus réalistes de Aller (1983, 1994) montrent comment la construction de galeries ou les transferts de particules entre les différentes zones redox peuvent affecter le

schéma classique des processus d'oxydation. Comme illustré par la figure I.6, la succession des fronts d'oxydo-réduction se reporte ainsi sur le contour des structures biogènes (tels terriers ou galeries bioirriguées) qui sont bien oxygénés ou autour de microenvironnements (bio-transport de particules et de solutés) (Aller et al. 2001).

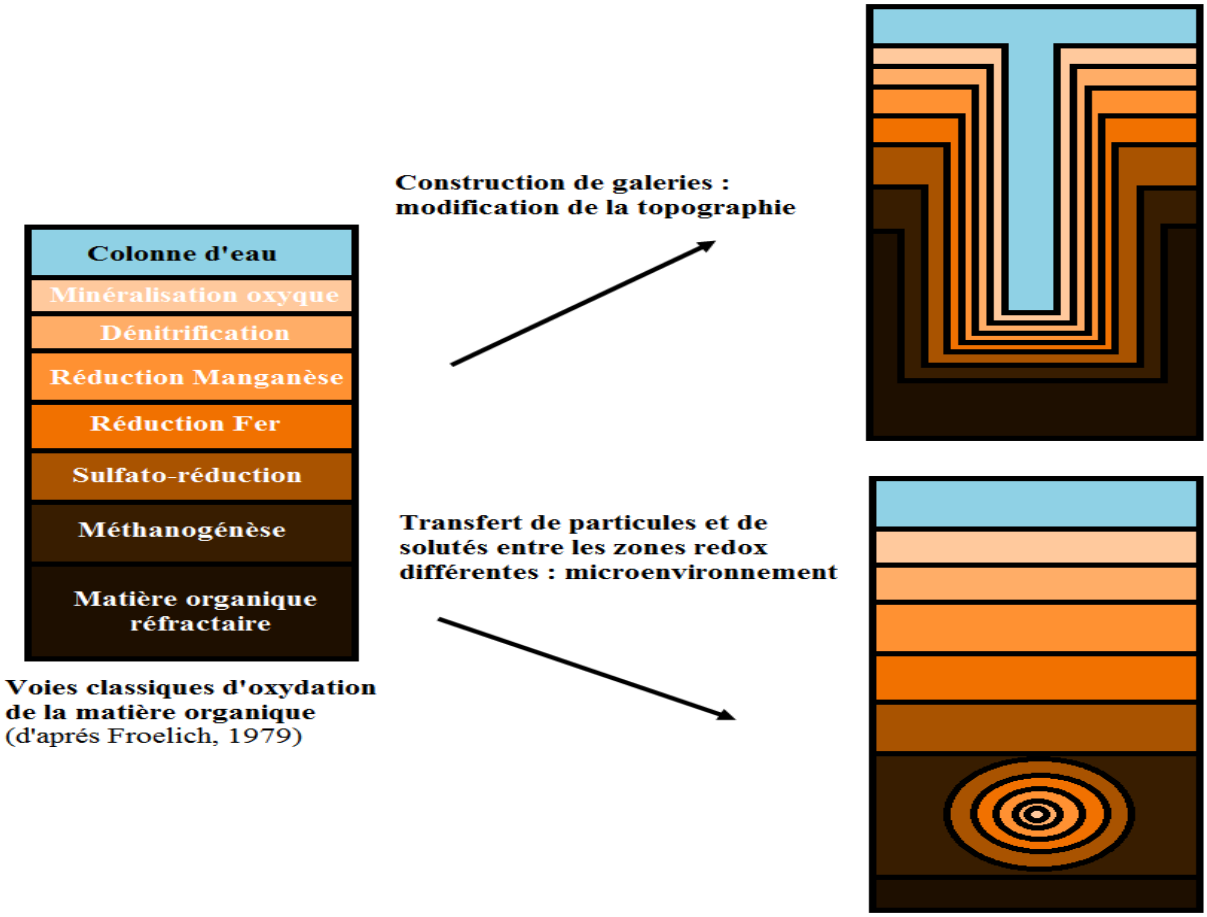


Figure I.6 : Influence des structures biogènes (galeries, terriers) et des transferts de solutés sur la mise en place des fronts redox dans le sédiment (Adapté de Aller, 1994).

De plus, les sédiments perméables et cohésifs n'ont pas du tout la même « réaction » à la bioturbation. Le sédiment cohésif étant bien structuré, les galeries et autres formations sont des structures pérennes, alors que les sédiments perméables sont tellement mobiles que les structures formées par la bioturbation sont très temporaires, et sont détruites à court ou moyen terme selon la perméabilité des sédiments (secondes à jours ; Malcom & Sivyer, 1999).

Comme la température, l'apport de matière organique, la lumière et la vitesse du courant, la bioturbation est un facteur important de contrôle des processus de minéralisation benthiques à l'interface eau-sédiment (Kristensen, 2000 ; Mermillod-Blondin & Rosenberg, 2006).

Les méio- et macro- organismes benthiques, via leur rôle dans le remaniement sédimentaire sont des acteurs incontestables dans les cycles géochimiques globaux (Gilbert et al. 2003 b) et dans le fonctionnement du système qu'ils composent. Il est donc primordial aujourd'hui de savoir dans quelle mesure la diversité biologique de ces organismes conditionne les flux de matière et d'énergie (vision plus fonctionnelle des communautés benthiques).

I.4. Approche fonctionnelle de l'interface eau-sédiment

Durant de nombreuses années, le domaine benthique n'a fait l'objet que d'approches descriptives tant au niveau des communautés que des flux de matières et de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment. Aujourd'hui, dans le contexte de l'accroissement des taux d'extinction des espèces en milieu continental (Pimm et al. 1995), de nombreuses études écologiques sont axées sur les conséquences de la diminution de la biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes (Naeem et al. 1994 ; Grime, 1997 ; Loreau, 1998 ; Tilman, 1999 ; Loreau et al. 2001).

Lorsque les conséquences d'un changement de la diversité sont envisagées, quatre hypothèses principales illustrent les relations entre la biodiversité spécifique ou fonctionnelle et le fonctionnement des écosystèmes (Johnson et al. 1996 ; Figure I.7). Ces quatre hypothèses reposent sur la notion de similarités des rôles joués par les espèces dans les processus écologiques (Boucher, 1997 ; Raffaelli et al. 2003 ; Hooper et al. 2005).

- Hypothèse de la **diversité-stabilité** (Mc Arthur, 1955) : la productivité et la stabilité d'un écosystème augmentent linéairement avec le nombre d'espèces. Ces espèces jouent un rôle identique.
- Hypothèse de **rivet pop** (Ehrlich & Ehrlich, 1981) : chaque espèce contribue au fonctionnement de l'écosystème, mais ce dernier est altéré brutalement à partir d'un certain seuil de disparition d'espèces.
- Hypothèse de la **redondance** (Walker, 1992; Lawton & Brown, 1993; Walker, 1995; Naeem, 1998) : les espèces peuvent se remplacer dès lors qu'elles appartiennent au même groupe fonctionnel. La perte d'espèces peut n'avoir aucune influence sur le fonctionnement de l'écosystème tant que chaque groupe fonctionnel est représenté (Chapin et al. 1992).

- Hypothèse d'**idiosyncrasie** (Lawton, 1994) : les changements du fonctionnement de l'écosystème sont variables et imprévisibles du fait de la complexité des interactions entre les espèces.

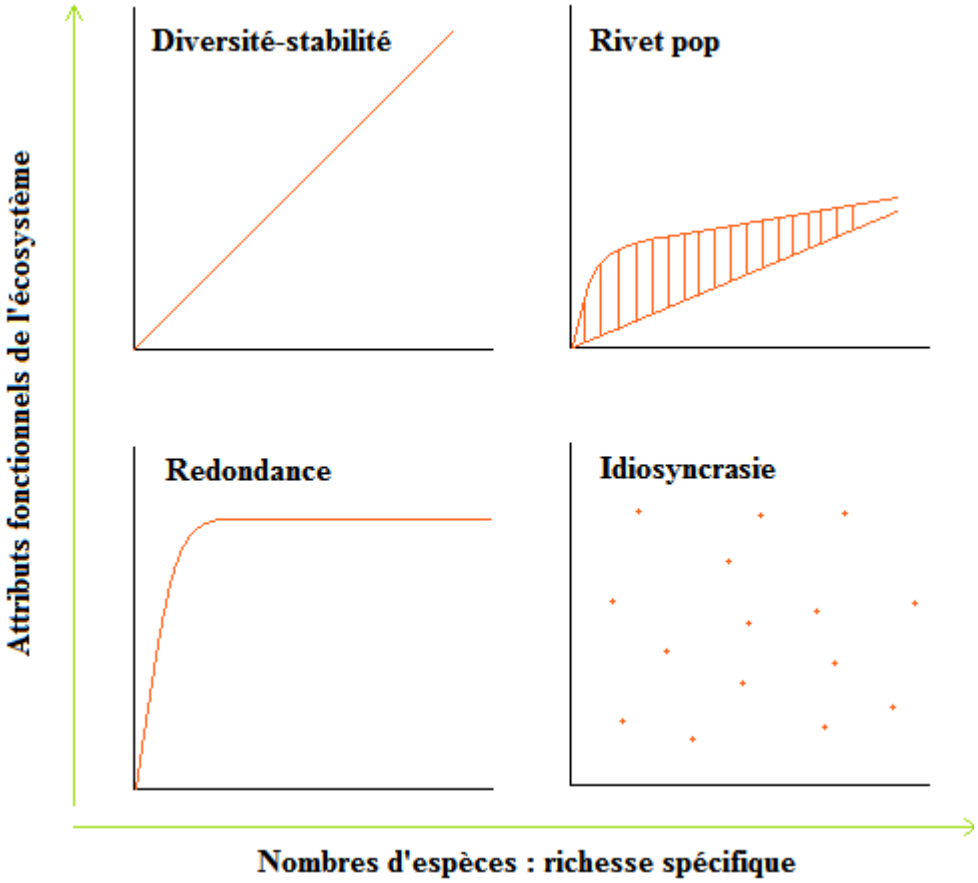


Figure I.7 : Les relations hypothétiques entre la richesse spécifique et les attributs fonctionnels de l'écosystème (d'après Lawton, 1994).

Ces différentes théories ont initialement considéré la biodiversité sous l'angle d'un simple attribut **structurel** (nombre d'espèces) des communautés. Cependant, les espèces n'étant pas équivalentes dans l'écosystème (Tilman et al. 1997), la biodiversité s'est ornée depuis quelques années d'une dimension **fonctionnelle** (traits fonctionnels des espèces et leurs réponses écologiques aux variations de l'environnement, Hooper et al. 2002 ; Mermillod-Blondin et al. 2005 ; Michaud et al. 2005). Cette nouvelle dimension fonctionnelle a donné naissance à la notion de groupes fonctionnels qui correspond à des espèces ayant des effets similaires sur les processus majeurs établissant le fonctionnement d'un écosystème (Chapin et al. 1992). Cette nouvelle vision de l'écologie donne lieu à une nouvelle discipline : l'écologie fonctionnelle qui a pour objet l'étude du fonctionnement des écosystèmes et le rôle des organismes dans ce fonctionnement. En d'autres termes, elle étudie les processus et les

organismes à l'origine des flux de matières (carbone et azote) et d'énergie ainsi que leurs réponses aux variations d'origine naturelle et anthropique du milieu. Les espèces sont généralement réparties en groupes fonctionnels selon leur régime alimentaire (guildes trophiques) ou leur mode de bioturbation.

L'écologie fonctionnelle a permis de montrer que les organismes benthiques ayant une activité de bioturbation étaient désignés comme des espèces ingénieurs. Ces espèces modifient leur environnement physique (Jones et al. 1994), de façon disproportionnée par rapport à leur taille et leur biomasse et conditionnent la présence des autres organismes associés (Lavelle et al. 1997 ; Wilby, 2002). Ainsi la mise en évidence d'espèces ingénieurs ou de groupes fonctionnels clés permettrait d'évaluer en quoi l'ajout ou l'élimination de ces espèces ou de ces groupes serait responsable de profondes modifications dans la structure des communautés et dans le fonctionnement des écosystèmes (Chapin et al. 1992). Lohrer et al. (2004), montrent l'importance des oursins *Echinocardium* sp. dans le contrôle des flux à l'interface eau-sédiment ce qui accentuerait les conséquences d'une éventuelle disparition de cette espèce menacée d'extinction. L'annélide polychète *Hediste diversicolor* creuse des réseaux de galeries dans le sédiment et modifie ainsi les processus biogéochimiques de son environnement immédiat (Heilskov & Holmer, 2001 ; François et al. 2002 ; Gilbert et al. 2003 b). La classification fonctionnelle des bioturbateurs (François et al. 1997) basée sur leur mode de remaniement sédimentaire permet d'examiner comment chacun de ces modes va agir sur le fonctionnement de l'écosystème en termes de flux de matière (Duport et al. 2006) par exemple, ou de solutés (oxygène, ammonium…).

Les flux de nutriments et de matière organique, issus du recyclage de la matière organique, constituent des fonctions clés pour la productivité et le maintien des écosystèmes (Welsh et al. 2000). Les flux de solutés (oxygène et ammonium) sont très souvent utilisés pour comprendre le fonctionnement d'un écosystème car ils permettent de mesurer les taux de minéralisation benthique de la matière organique (Thamdrup & Canfield, 2000). En raison du rôle majeur des activités benthiques dans les processus de transformation de la matière organique, l'intensité et la nature des processus de minéralisation se trouvent être modifiées (Aller, 1977). L'approche des flux d'oxygène et d'ammonium est donc un bon intégrateur pour mesurer l'aspect fonctionnel des écosystèmes benthiques et le rôle de la macrofaune dans ces processus de minéralisation est souvent étudiée par une approche biogéochimique (Archer & Devol, 1992 ; Whenzhöfer & Glud, 2004).

Une autre approche basée sur le fonctionnement trophique des espèces a été envisagée afin de compléter l'approche fonctionnelle basée sur la mesure des flux biogéochimiques.

Dans les écosystèmes, le transfert de matière et d'énergie et de matière s'effectue également via les réseaux trophiques. L'identification des relations trophiques est donc un élément clé pour la compréhension des processus qui déterminent le fonctionnement des écosystèmes (Paine, 1988). Les relations trophiques dans les écosystèmes peuvent être observées par la méthode des isotopes stables ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$). Cette analyse des rapports naturels des isotopes stables du carbone et de l'azote est un outil très utilisé pour identifier, quantifier les sources de matières organique, comprendre les relations entre sources et consommateurs et déterminer ainsi les grandes voies trophiques à l'échelle des écosystèmes (Fry & Sherr, 1984 ; Owens, 1987 ; Peterson & Fry, 1987). Elle indique donc la provenance de la matière organique particulaire et son parcours d'assimilation dans les différents maillons d'une chaine trophique. Comme pour le mode de bioturbation ou les guildes trophiques, le fonctionnement trophique des espèces permet d'observer le cheminement des flux de matière organique particulaire à l'interface eau-sédiment au sein d'un écosystème. Cette approche complète nos données sur le mode de vie de ces espèces (mode de bioturbation et guildes trophiques), permet d'évaluer précisément le rôle fonctionnel occupé par chaque espèce et d'établir l'hypothèse qui illustre les relations existante entre la diversité spécifique ou fonctionnelle de la faune benthique et le fonctionnement des écosystèmes.

Certaines espèces jouent le rôle « d'espèces ingénieurs » (Lawton & Jones, 1995) en modifiant la dynamique et l'hydrodynamisme des sédiments superficiels à l'interface eau-sédiments (Rhoads & Young, 1970 ; Rhoads, 1974). La stabilisation des sédiments est dépendante des processus de biostabilisation [cohésion des sédiments par les algues benthiques (Paterson, 1997) ou par des coquilles de bivalves (lits de moules ou récifs d'huîtres ; Widdows et al. 1998, 2002)] et de biodéstabilisation [perturbation de l'interface par des brouteurs tels que *Hydrobia ulvae* (Orvain et al. 2004), construction de terriers par des bivalves, ex : *Macoma balthica* (Widdows et al. 1998) et *Rudipates philippinarium* (Sgro et al. 2005)]. Malgré de nombreuses études portant sur l'importance des processus biologiques sur la stabilité du sédiment, il existe encore de nombreuses interrogations sur les mécanismes impliqués et la nature des interactions entre les organismes benthiques et les processus physiques. Au sein de ce travail de thèse, une étude s'intéressant à l'érodabilité du sédiment en présence d'une espèce ingénieur a été entreprise afin de compléter l'approche du domaine dissous par la description des interactions macrofaune/transferts particulaires, et d'avoir une meilleure compréhension du fonctionnement des écosystèmes benthiques.

En écologie fonctionnelle, trois questions principales sont donc posées (Meysman et al. 2006 b) : (i) Quelles sont les relations entre la diversité (spécifique et fonctionnelle) de la

faune benthique et le fonctionnement des écosystèmes ?, (ii) Quels sont les impacts de la disparition de ces espèces ingénieurs ?, (iii) Peut-on utiliser ces organismes pour restaurer des écosystèmes et des fonctions écosystémiques ?

Pour mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes benthiques, il est important de s'intéresser en parallèle aux espèces (composition, fonctionnement trophique, diversité fonctionnelle) et au fonctionnement de l'interface eau-sédiment. Dans le débat actuel à propos de la préservation de la biodiversité, le sujet de ce travail de thèse est l'identification du rôle et de la contribution des espèces benthiques sur les flux métaboliques à l'interface eau-sédiment. Cette étude s'est principalement focalisée sur l'influence de la macrofaune benthique (qui intervient sur les caractéristiques de son biotope *via* les processus de bioturbation) avec pour but d'évaluer dans quelle mesure sa diversité spécifique et fonctionnelle peut agir sur le fonctionnement des écosystèmes benthiques (flux de solutés à l'interface eau-sédiment). Ce travail permet ainsi d'avoir une vision des conséquences fonctionnelles de ces espèces sur les cycles biogéochimiques.

II. Contexte local : « CHARM III : L'étude de la Manche»

Dans le contexte mondial de l'étude de l'impact du changement climatique, l'état écologique du milieu marin est de plus en plus surveillé. Cette surveillance s'est accentuée depuis que ce milieu est soumis à une pression anthropique très importante. La forte anthropisation des zones côtières (pêche professionnelle, tourisme, zones portuaires, extraction de granulats marins…) agit sur la pérennité de ces sites et il est important aujourd'hui de mettre en place une gestion durable de ces écosystèmes.

La Manche et le sud de la Mer du Nord sont des mers fortement anthropisées. Ainsi, il est essentiel d'observer et d'analyser les réponses de l'écosystème et de ses ressources aux différents types de contraintes, dont le changement climatique, pour mettre en place une gestion durable de cet écosystème, partagée par l'ensemble des usagers. Le but du projet CHARM III est de développer une démarche écosystémique sur l'ensemble de cette zone maritime pour permettre d'établir un plan de gestion durable des ressources marines.

Le projet CHARM III est la suite logique des phases I (2003-2005, 5 partenaires) et II (2006-2008, 6 partenaires) du projet CHARM. Les phases I et II ont permis une première approche pluridisciplinaire sur la gestion rationnelle des ressources marines vivantes. Le projet CHARM III associe dix sept partenaires français et britanniques possédant une expertise reconnue dans les différents thèmes abordés dans ce projet (Figure I.8). Au total, une quinzaine d'actions sont envisagées de façon conjointe des deux côtés de la Manche. Ces différentes actions peuvent être regroupées sous 3 axes :

- **Collecte & standardisation de l'information** :
  - Inventaire des données physiques, environnementales, biologiques (Phyto- et Zoo- plancton, Ichtyoplancton, Communautés des invertébrés benthiques, Espèces halieutiques) et des activités humaines disponibles en Manche.
  - Classification des habitats marins
  - Législation française et britannique

- **Intégration de l'information** :
  - Cartographie et Modélisation de l'habitat
  - Contexte économique (pêcheries et activités de pêche)
  - Changement climatique (communautés benthiques, halieutiques, prédateurs supérieurs)
  - Approches fonctionnelles & modèles de réseaux trophiques
  - Plan de gestion spatialisé de la Manche orientale.

Outils & dissémination de l'information

Base de données et développement d'outils (outils d'interface, gazetier)
Atlas Internet interactifs (cartographie en ligne, atlas des pêcheries en Manche)
Volet édition & publication
Coordination du projet, valorisation des résultats.

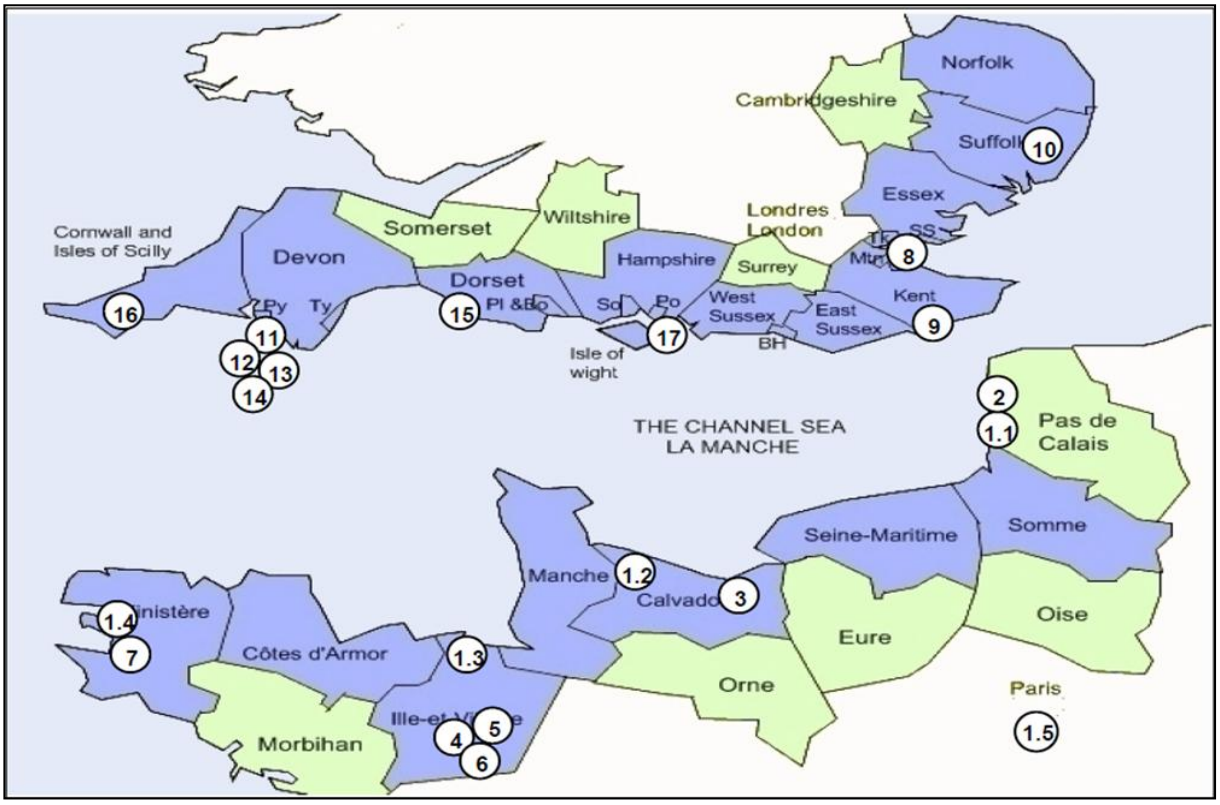


Figure I.8 : Carte illustrant la zone d'étude du projet CHARM et la localisation des différents partenaires (données IFREMER).

Cette thèse réalisée dans le cadre du projet CHARM III s'insère dans l'action 11.2 et porte sur une approche fonctionnelle des écosystèmes benthiques (annexe I). Dans cette action, l'approche descriptive des écosystèmes benthiques entreprise au cours des phases I et II de CHARM a été complétée par une approche fonctionnelle. Cette approche fonctionnelle avait pour but de dresser le bilan autotrophe ou hétérotrophe des sédiments superficiels de deux habitats majeurs rencontrés en Manche : la communauté des cailloutis et la communauté des sables fins à *Abra alba*. Les résultats obtenus par cette étude seront par la suite intégrés dans des modèles de réseaux trophiques (action 11.3) et ces mêmes résultats permettront d'envisager l'impact que pourrait engendrer une modification de la distribution de ces communautés sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers de la Manche (objectif du projet CHARM III).

III. Organisation du mémoire

Compréhension des relations « Flux/Sédiments/Diversité spécifique et fonctionnelle du compartiment benthique.»

Au cours de ce **premier chapitre** introductif, le rôle clef des zones côtières dans le fonctionnement des cycles biogéochimiques globaux est rappelé. Les mécanismes de dégradation de la matière organique à l'interface eau-sédiment ont été décrits et le rôle actif des organismes benthiques (mode de vie, régime alimentaire et fonctionnement trophique) au cours de la minéralisation benthique a été souligné. L'étude du rôle des organismes benthiques dans ces processus de minéralisation est indispensable à la compréhension des cycles biogéochimiques.

La Manche orientale, le sud de la Mer du Nord et la Baie de Seine sont des zones caractérisées par une forte diversité de communautés benthiques (cailloutis, sables fins envasés à *Abra alba*, hétérogène envasés…). Le **second chapitre** correspond à une description détaillée des sites d'étude et un accent est mis sur leus propriétés hydrologiques, sédimentaires et biologiques.

La première question posée concerne la variabilité spatiale et temporelle des processus de dégradation de la matière organique au sein de ces trois zones au cours des différentes saisons. Au cours de cette thèse, les études sont focalisées sur deux habitats majeurs rencontrés en Manche orientale, au sud de la Mer du Nord et en Baie de Seine : la communauté des cailloutis et celle des sables fins envasés à *Abra alba*. Une attention toute particulière est portée sur le rôle de la macrofaune benthique dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment et les résultats de cette approche sont présentés dans le **troisième chapitre**.

En complément de l'étude du rôle des organismes benthiques sur les flux métaboliques, un suivi spatial et temporel de la qualité de la matière organique a été réalisé. Cette étude, exposée dans le **quatrième chapitre** de ce mémoire, permet d'observer l'origine de la matière organique particulaire en suspension (MOP) présente au sein des deux habitats majeurs et son incorporation dans le réseau trophique à partir des signatures isotopiques en ^{13}C et ^{15}N.

Le **cinquième et dernier chapitre** conclura ce mémoire en synthétisant les acquis majeurs de ce travail et en replaçant ces données dans un cadre plus large afin de mieux évaluer l'impact d'une éventuelle modification de la répartition de ces habitats (due par exemple au réchauffement climatique) sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers de la Manche orientale et du sud de la Mer du Nord.

Chapitre 2

Physiographie et Biologie de la zone d'étude

Chapitre 2
Physiographie et Biologie de la zone d'étude

>Vagabonder à la surface des océans est souvent source de sérénité et, parfois, permet de tutoyer ses rêves. S'y immerger, c'est s'ouvrir à son observation et à sa compréhension.
N. Hulot, 1998

I. Zone d'étude

I.1. La Manche

I.1.1 Généralités

La Manche est une mer épicontinentale* de l'océan Atlantique, située dans le nord ouest de l'Europe. Elle est bordée au nord par l'Angleterre et au sud par la France. C'est une zone de transition entre l'océan Atlantique à l'ouest et la mer du Nord à l'est (par le détroit du Pas-de-Calais). Cette mer couvre une superficie d'environ 79 000 km^2 et forme un corridor de 500 km de long et de 250 km de large au maximum (Figure II.1).

Figure II.1 : La Manche, zone de transition entre l'Océan Atlantique et la Mer du Nord.

*Mer épicontinentale : zone de l'océan couvrant une partie d'une plate-forme continentale

Les profondeurs en Manche diminuent progressivement d'ouest en est et du large vers les côtes avec une bathymétrie moyenne d'une cinquantaine de mètres. La profondeur maximale de 174 m est rencontrée dans la fosse centrale, au nord-ouest de la presqu'île du Cotentin (Kossinna, 1921) et la bathymétrie est d'environ 40 m au centre du détroit du Pas-de-Calais.

I.1.2 Hydrologie

La Manche est une mer mégatidale : les courants de marée sont dominants bien qu'il existe des courants induits par les vents et la houle (Reynaud et al. 2003). De ces courants de marée résulte également un courant résiduel orienté vers le nord-est, générant des tourbillons à l'est des caps, comme par exemple à l'est de la pointe du Cotentin au niveau du tourbillon de Barfleur (Salomon & Breton, 1991 ; Figure II.2).

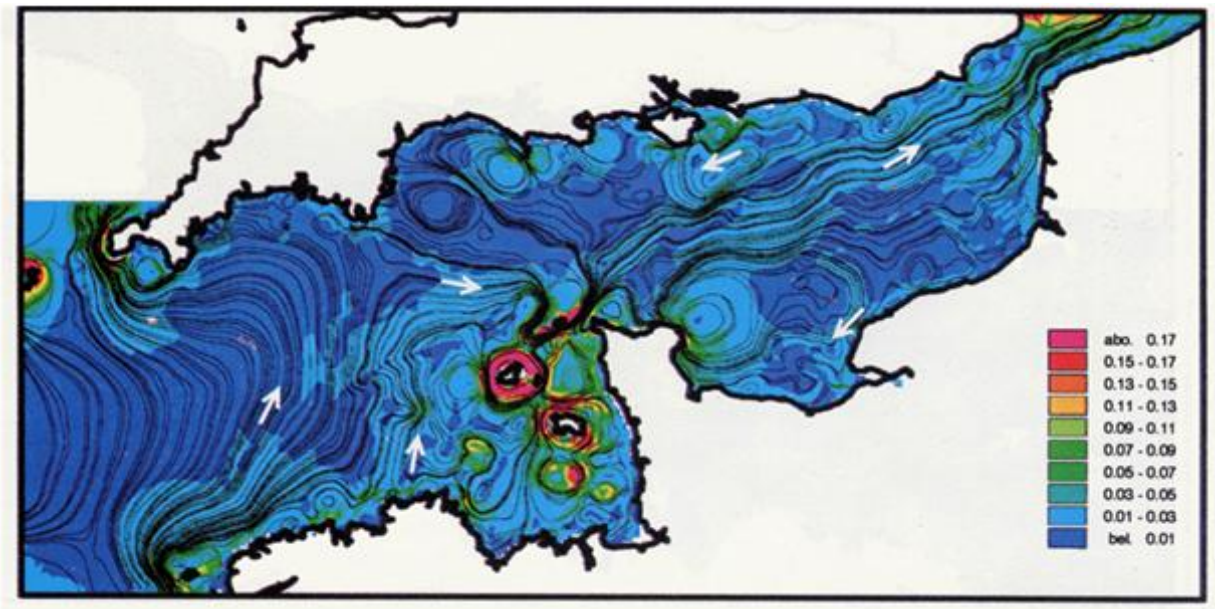


Figure II.2 : Carte des courants résiduels en Manche (d'après Salomon & Breton, 1991).

Les marées en Manche résultent de l'onde de marée originaire de l'océan Atlantique. Les eaux provenant de l'Atlantique pénètrent en Manche à proximité de l'île d'Ouessant, longent les côtes bretonnes jusqu'aux environs de la baie de Lannion puis bifurquent vers le nord en direction de Plymouth. Ces eaux se séparent alors en deux avec une partie qui se dirige vers le Cap de la Hague et le détroit du Pas-de-Calais et une autre qui s'oriente vers l'ouest et la mer Celtique. Cette onde de marée subit une première réflexion sur les côtes du Cotentin : une onde stationnaire se forme, créant ainsi une zone de marnage maximum (14.2 m pour la baie du Mont-Saint-Michel) et une seconde réflexion a lieu sur les côtes picardes.

Une autre onde de marée, issue de la mer du Nord, entre également en Manche et est réfléchie par les côtes de la baie de Seine et du Cotentin (S.H.O.M, 1968).

Ces ondes de marée sont associées à des courants qui sont en moyenne de 2 nœuds (Salomon, 1989, 1990). La vitesse de ces courants varie considérablement d'un endroit à l'autre : les marnages et les courants les plus intenses sont observés au niveau du Raz Blanchard entre Aurigny et le cap de la Hague (> 10 nœuds), ainsi qu'au niveau du détroit du Pas-de-Calais (3,7 nœuds). Ils sont en général d'intensité décroissante du large vers les côtes, excepté au large de la Bretagne-Nord.

Les facteurs hydrodynamiques et morphologiques font que du point de vue hydrologique, la Manche est divisée en deux bassins (Figure II.3) :

- Le bassin occidental est situé à l'ouest de la ligne Roches des Casquets - Bill of Portland Point correspondant à la Manche occidentale.
- Le bassin oriental situé à l'est est délimité à l'ouest par une ligne reliant le Cap de la Hague à Portland et à l'est par le détroit du Pas-de-Calais. Ce bassin est divisé en Manche centrale et Manche orientale.

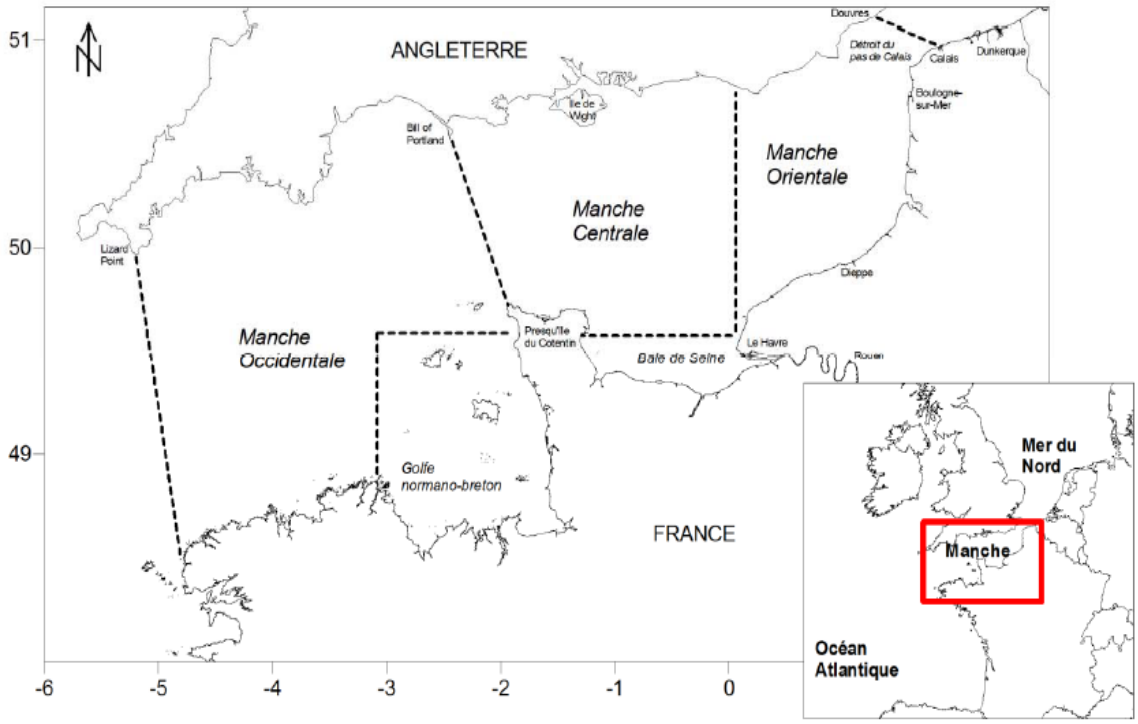


Figure II.3 : Les bassins de la Manche (d'après Foveau, 2009).

I.1.3 Couverture sédimentaire

Cet hydrodynamisme intense et complexe conditionne la nature et la dynamique des sédiments superficiels (Dangeard, 1928 ; Larsonneur, 1971). Ainsi, en Manche, les zones à forte énergie (forts courants) sont associées à des fonds de cailloutis observés en Manche centrale, dans le détroit du Pas-de-Calais et au large du Pays de Caux. Au fur et à mesure que les courants s'affaiblissent, les fractions sédimentaires s'échelonnent des cailloutis aux sables fins à vaseux (Figure II.4). Les sédiments vaseux sont principalement rencontrés dans les baies et les estuaires ainsi que le long d'une ligne de basse énergie aux alentours de 6 à 10 m de profondeur. La couverture sédimentaire de la Manche est donc principalement constituée de fonds de cailloutis et de sédiments grossiers.

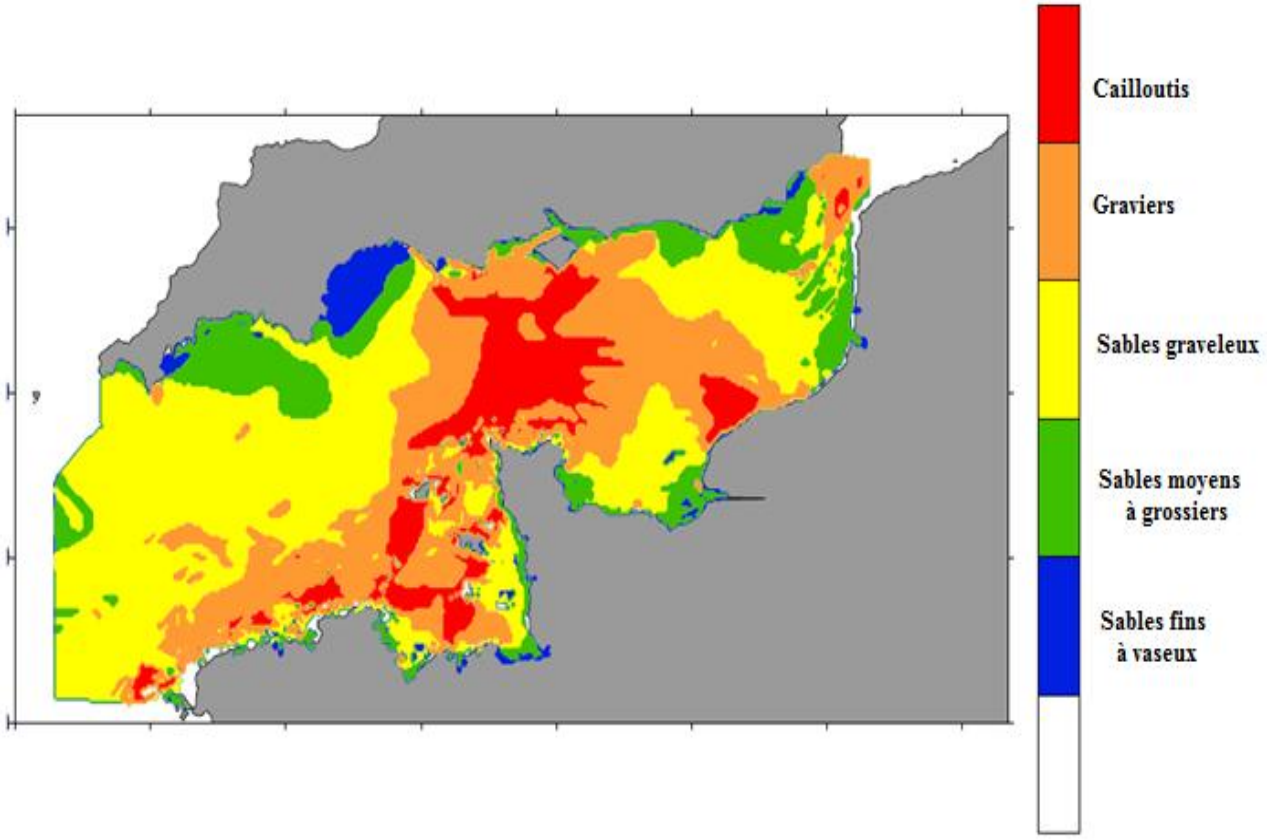


Figure II.4 : Distribution des différentes fractions sédimentaires en Manche (Bailly du Bois, 2000; d'après Larsonneur et al. 1982).

I.1.4 Le benthos de la Manche

La Manche se caractérise par l'abondance et la richesse de son benthos (Holme, 1966) et comme dans d'autres systèmes (Reys, 1976 ; Le Loc'h, 2004), la distribution des communautés benthiques est liée aux conditions environnementales (lumière, température, couverture sédimentaire) et hydrodynamiques (Gentil & Cabioch, 1997 ; Blanchard et al. 2008).

Les conditions climatiques sont identifiées comme un facteur déterminant dans la répartition de nombreuses espèces. (Holme, 1966 ; Cabioch et al. 1977) et selon leur *preferendum* écologique, deux groupes d'espèces sont décrits :

- les espèces occidentales ou boréo-océaniques dont la pénétration en Manche est limitée par l'augmentation de l'amplitude thermique ou la baisse des températures hivernales ;
- les espèces orientales ou boréo-arctiques sont beaucoup moins nombreuses et leur progression vers l'ouest est limitée par l'adoucissement des températures estivales.

Une diminution de la diversité de la macrofaune benthique est donc observée d'ouest en est (Cabioch et al. 1997 ; Gee & Warwick, 1996 ; Dauvin et al. 2003). La presqu'île du Cotentin constitue par ailleurs une frontière infranchissable pour de nombreuses espèces (Holme, 1966 ; Cabioch et al. 1977 ; Dupont et al. 2003). Ce gradient climatique est recoupé par des gradients édaphiques (côte/large et ouest/est) qui constitueraient le facteur structurant les populations à l'intérieur de ces aires climatiques. Toutefois, la distribution des communautés benthiques est étroitement liée aux successions sédimentaires (Gray, 1974 ; Clabaut & Davoult, 1989), elles-mêmes liées aux conditions hydrodynamiques. Les communautés des sédiments grossiers (cailloutis) se rencontrent sur les zones à fort hydrodynamisme, alors que les communautés de sédiments fins sont regroupées dans les zones de plus faible hydrodynamisme (près des côtes).

I.2. La Manche orientale, le sud de la Mer du Nord et la Baie de Seine

La bathymétrie de la Manche orientale est d'environ 70 mètres au maximum à l'ouest et diminue de façon progressive vers l'est et en allant du large (centre de la Manche) vers les côtes. En Manche orientale, la diminution de la profondeur associée à l'augmentation de

l'intensité des courants de marée crée une couche turbulente sur toute la hauteur d'eau. Cette couche entraine un mélange des eaux de surface et de fond (Agoumi et al. 1983). De plus, il existe un gradient côte-large très marqué au sein de la Manche orientale (Salomon & Breton, 1991). Le centre de la Manche orientale présente une veine d'eau originaire de l'Atlantique, plus chaude en hiver et plus froide en été. Les écarts thermiques au cours d'une année sont moins importants pour cette veine d'eau que pour les eaux côtières qui subissent l'effet des apports d'eau froide en hiver et d'eau chaude en été par les grands fleuves (comme la Seine, la Somme…). Ces eaux de l'Atlantique présentent une salinité proche de 35 avec une faible variabilité (Visser et al. 1996 ; Kelly-Gerreyn et al. 2006), une faible concentration de matière particulaire en suspension et un fort pourcentage en carbone organique particulaire (COP) (Bodineau et al. 1999). Les apports d'eaux douces en Manche sont d'environ 30 $km^3.an^{-1}$, dont 327 $m^3.s^{-1}$ sont apportés par les fleuves anglais et 665 $m^3.s^{-1}$ par les fleuves français. La Seine contribue à ces apports à hauteur de 410 $m^3.s^{-1}$ en moyenne annuelle (Dauvin & Lozachmeur, 2006). Ainsi, du coté français de la Manche orientale l'influence plus ou moins forte de l'estuaire de la Seine et des petits fleuves (Seine, Somme, Canche, Authie) provoque une dessalure de la bande côtière appelée « fleuve côtier ». Ce fleuve côtier a particulièrement été étudié d'un point de vue biologique et hydrologique au cours de ces vingt dernières années (Quisthoudt et al. 1987; Brylinski et al. 1988; Davoult & Richard, 1990; Dupont et al. 1991; Brylinski et al. 1996). En Manche orientale et en Baie de Seine, ces zones côtières contiennent les plus fortes concentrations en nutriments en hiver, ceux-ci étant essentiellement apportés par la Seine (Rietjens & Agoumi, 1992 ; Gentilhomme & Lizon, 1998). Les blooms phytoplanctoniques printanier et automnal sont responsables de la diminution de la quantité de sels nutritifs dans la colonne d'eau des zones côtières (Gentilhomme & Lizon, 1998), et les apports hivernaux réalimentent chaque année la colonne d'eau en sels nutritifs. Les zones côtières sont donc sujettes à un apport de matière organique plus important provenant des différents fleuves et estuaires.

En Manche orientale, la couverture sédimentaire est dominée par des sables graveleux. Des études plus récentes ont permis de bénéficier de cartes sédimentaires plus précises pour la Manche orientale (Carpentier et al. 2009). Les forts courants de marée associés à une tension de cisaillement importante, conduisent à des fonds de cailloutis au large du Pays de Caux et dans le détroit du Pas de Calais. Les zones de plus faibles courants de marée sont caractérisées par une accumulation de sédiments plus fins comme les sables alors que les sédiments vaseux sont principalement rencontrés dans les baies (Baie de Seine) et les estuaires (Figure II.5).

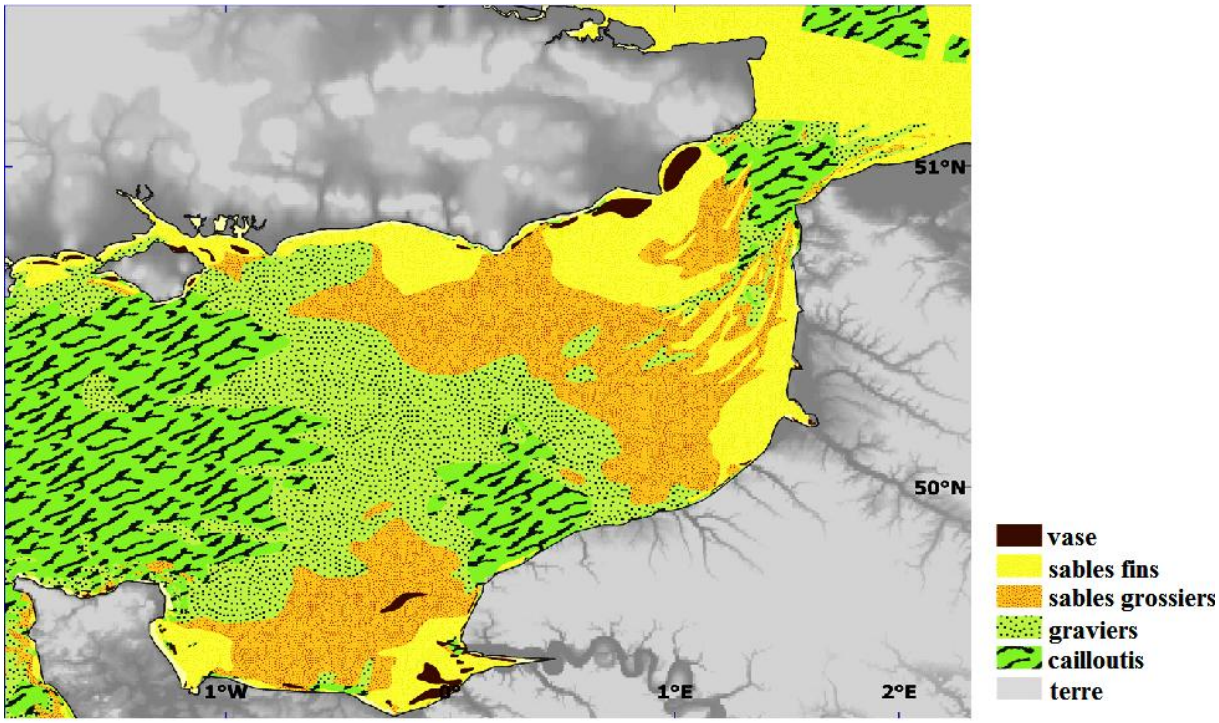


Figure II.5 : Carte de répartition des sédiments marins en Manche orientale et sud de la Mer du Nord (Carpentier et al. 2009).

Les zones concernées par ce travail sont localisées au niveau du détroit du Pas-de-Calais (site du Cap Gris-Nez), au sud de la Mer du Nord (site de Gravelines) et dans la Baie de Seine (Antifer et embouchure de la Seine). Ces trois sites présentent des caractéristiques contrastées, notamment en termes d'hydrodynamisme et d'apports de matière organique. Ces deux paramètres agissent directement sur les processus de minéralisation et il est intéressant de pouvoir ainsi comparer le fonctionnement métabolique et trophique de ces zones aux caractéristiques contrastées.

I.2.1 Le détroit du Pas-de-Calais et le sud de la Mer du Nord

Le détroit du Pas-de-Calais est le lieu d'échange entre la Manche orientale et la Mer du Nord. Comme précisé précédemment, cette zone se caractérise par : **une faible profondeur** (rarement > à 50 m), **un climat océanique tempéré**, **un hydrodynamisme intense** (Pingree & Maddock, 1977) avec un régime marégraphique **mégatidal** (amplitude de marée > 8 m en période de vives-eaux), **une homogénéisation verticale de la colonne d'eau, la présence d'un gradient côte-large** pour l'ensemble des paramètres hydrobiologiques (Viollier et al. 1978; Brylinski et al. 1984; Quisthoudt, 1987) et **une couverture sédimentaire caractérisée essentiellement par des graviers et des cailloutis**.

Au sein de ce détroit et au sud de la Mer du Nord, deux sites d'étude ont été définis : le site du Cap Gris-Nez et le site de Gravelines (Figure II.6)

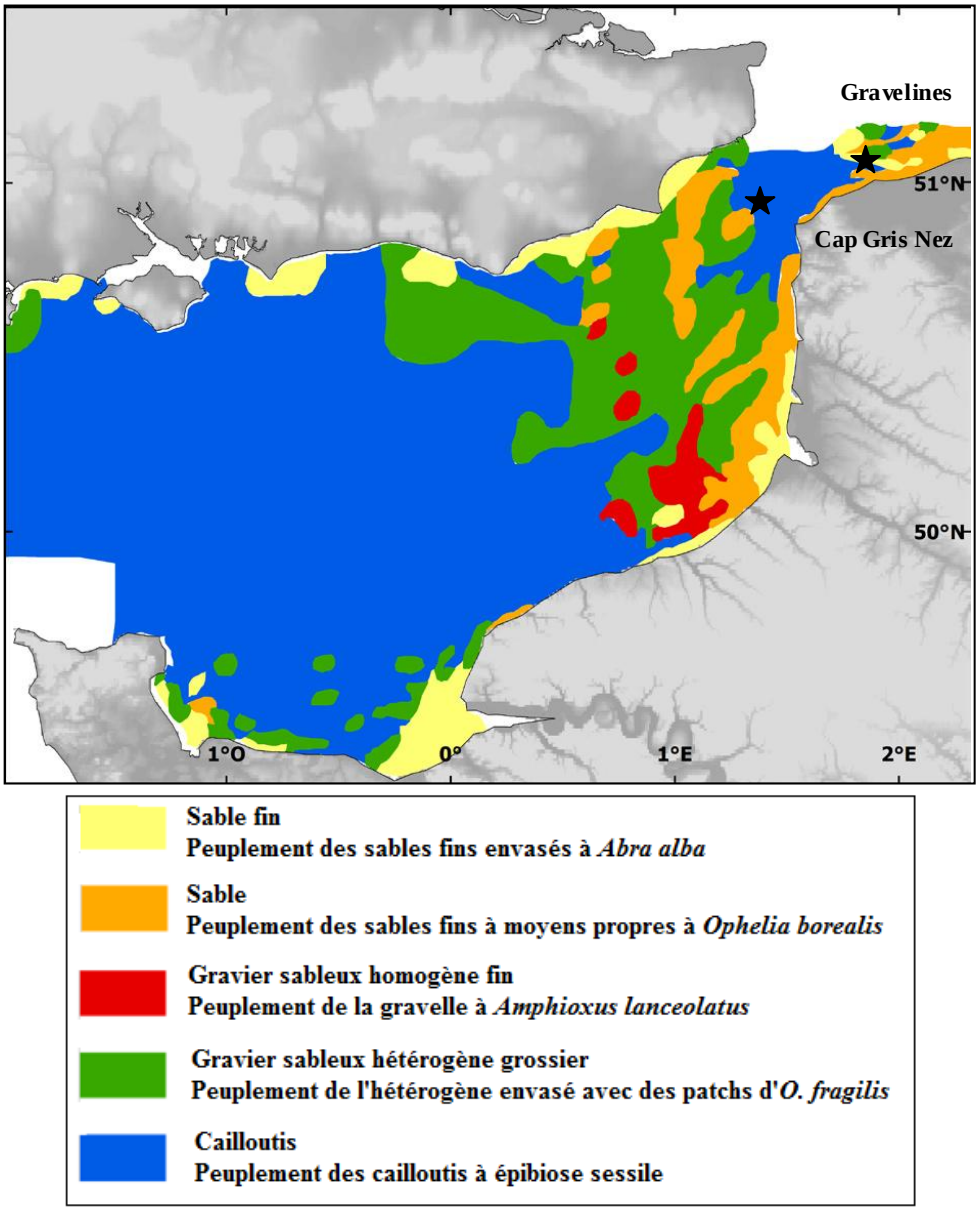


Figure II.6 : Distribution spatiale des communautés macrobenthiques en Manche orientale et sud de la Mer du Nord (Carpentier et al. 2009). Carte reprise de San-Vicente Anorve (1995) avec application d'un traitement de type Chi^2 sur des données brutes quantitatives.

a. Le Cap Gris-Nez

Le site d'étude (50°55'83 N ; 1°34'70 E) est localisé à environ 5 milles au nord-est du Cap Gris-Nez (et présente une couverture sédimentaire riche en cailloutis, qui représentent plus de 80 % du poids total de sédiment (Davoult, 1990). Ces cailloutis ont une taille souvent supérieure à 10 cm et sont constitués de galets de silex auxquels s'ajoutent des fragments de

roches d'origine locale (calcaires et grès) ainsi que quelques rares roches granitiques (Clabaut, 1988).

La station de prélèvement a été choisie dans le « faciès côtier de fort hydrodynamisme » de la communauté des cailloutis du détroit du Pas de Calais, défini par Davoult (1990). Ce faciès présente une abondance élevée d'un petit nombre d'espèces en raison de la forte action des courants. Les caractéristiques hydrologiques de cette station sont fortement marquées par la proximité de la côte, avec des eaux souvent chargées en particules organiques (Quisthoudt, 1987). Les organismes suspensivores sont très abondants au sein de cette communauté, en particulier l'ophiure *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard, 1789) dont la densité peut varier de 1100 à 2300 ind.m^{-2} pour une biomasse de 120 à 300 g.m^{-2}, la production de cette espèce étant estimée à 269 g.m^{-2}.an^{-1} (Davoult, 1989). L'oursin *Psammechinus miliaris* (P.L.S. Müller, 1771) et l'annélide polychète *Pomatoceros* sp. (Philippi, 1844) sont aussi très représentatifs de cette communauté en terme de biomasse (respectivement 9,18g et 0,19g pour 30 litres de sédiment ; Davoult, 1989).

b. <u>Le site de Gravelines</u>

Le site d'étude (51°13'40 N, 2°43'60 E) est localisé au large de la centrale nucléaire de Gravelines. Depuis 1973, des études écologiques du benthos subtidal du site de Gravelines sont réalisées par la station marine de Wimereux (J.M Dewarumez et C. Luczak). Deux points sont prospectés lors de ces études : l'un potentiellement perturbé par le fonctionnement de la centrale (station impacté par le canal de rejet de la centrale) et l'autre situé plus au large et non perturbé par la centrale (station témoin). La comparaison de l'évolution de ces deux stations permet de mettre en évidence l'impact de la centrale sur les communautés benthiques du champ proche du rejet (Antajan et al. 2011).

Notre site d'étude est la station témoin caractérisée par la communauté des sables fins à *Abra alba* (Wood, 1802) - *Pectinaria koreni* (Malmgren, 1866). Elle est caractérisée par les annélides polychètes *Lanice conchilega* (Pallas, 1766), *Owenia fusiformis* (Delle Chiaje, 1841), *Nephtys hombergii* (Savigny in Lamarck, 1818), les mollusques bivalves *A. alba*, *Kurtiella bidentata* (Montagu, 1803), *Ensis directus* (Conrad, 1843) et l'échinoderme *Ophiura ophiura* (Forbes, 1839). Au sein de cette communauté la biomasse totale a déjà atteint des valeurs proches de 700g.m^{-2} [poids sec libre de cendres (d'après Dewarumez & Luczak dans Antajan et al. 2011)].

I.2.2 La Baie de Seine

La Baie de Seine, d'une superficie de prés de 5 000 km^2 est largement ouverte, au nord, sur la Manche centrale. Formant un quadrilatère délimité à l'est par les côtes du Pays de Caux, au sud par celles du Calvados et à l'ouest par la presqu'île du Cotentin, la baie de Seine est une plateforme dont la profondeur ne dépasse pas 40 m (Figure II.7).

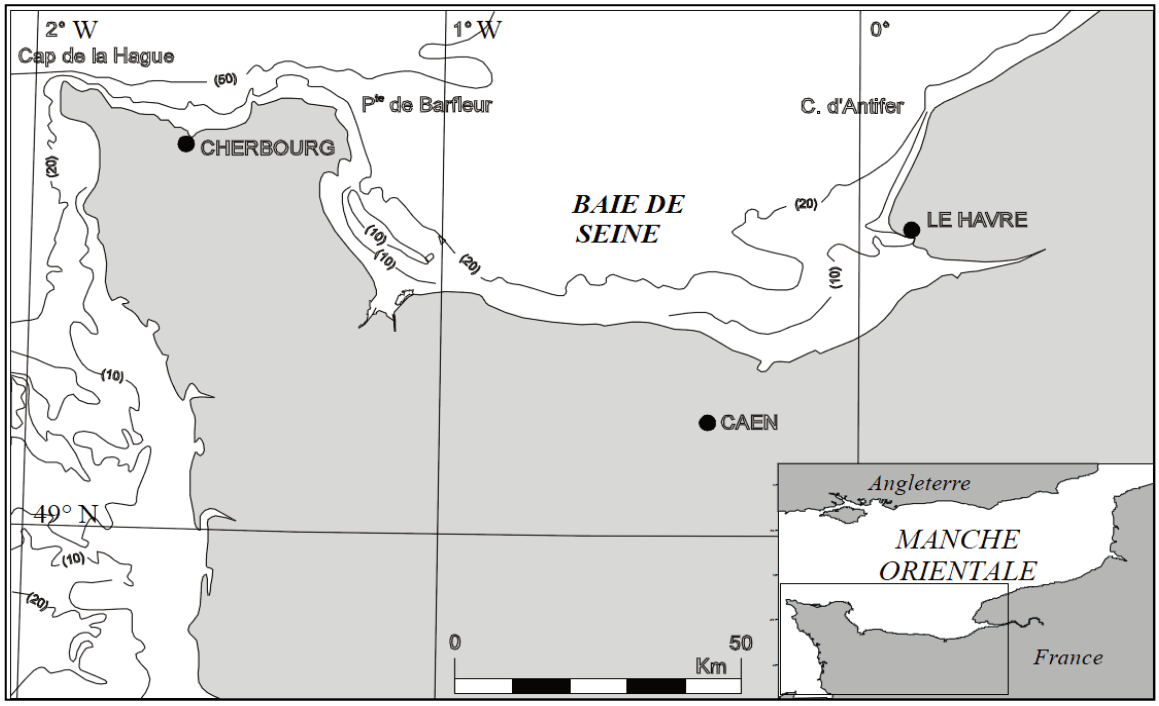


Figure II.7 : Carte bathymétrique de la baie de Seine.

Cette baie est soumise à un régime **macrotidal** semi-diurne due à un hydrodynamisme puissant dominé par les courants de marée et les houles (Salomon & Breton, 1991).

L'hydrodynamisme de la baie de Seine résulte de trois mécanismes physiques majeurs (Figure II.8) :

(i) **les marées,** induisent une dérive des masses d'eau de l'ouest vers l'est de la baie, et engendrent localement de forts courants (jusqu'à 7 m.s^{-1}).

(ii) **le vent** qui vient majoritairement des secteurs W-SW (Lesourd, 2000) en baie de Seine, exerce une poussée à la surface de l'eau qui a tendance à entraîner la masse d'eau et induit des recirculations. De plus, il génère des vagues qui se propagent ensuite jusqu'à la côte.

(iii) **les apports d'eau douce** de la Seine provoquent la formation de gradients de salinité et donc de densité des masses d'eau entre l'aval et l'amont de l'estuaire. Les eaux salées (plus forte densité) remontent partiellement l'estuaire près du fond tandis que, par compensation, les eaux douces (plus faible densité) s'écoulent vers le large en surface. Les écarts de densité

retardent le mélange de ces deux masses d'eau. Les courants d'eau douce sont dirigés vers le nord-ouest de la baie à une vitesse proche de 4 $cm.s^{-1}$ tandis que les eaux marines, pénètrent dans l'estuaire à une vitesse voisine de 2 $cm.s^{-1}$ (Le Hir et al. 2001).

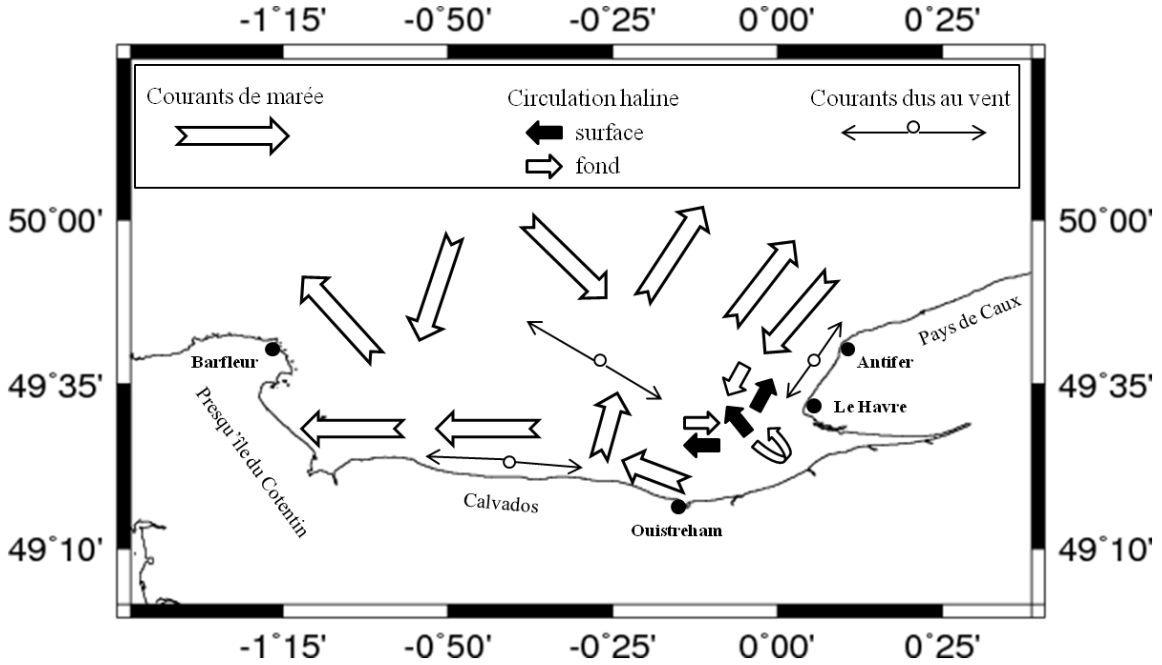


Figure II.8 : Schéma de la circulation des masses d'eau en Baie de Seine (redessiné d'après le Hir et al. 1985).

En baie de Seine, l'action des courants et de la houle modèle la répartition des sédiments superficiels. Les sédiments suivent un classement granulométrique décroissant, dirigé du large vers la côte (Larsonneur, 1971; Avoine, 1981 ; Larsonneur et al. 1982). L'hydrodynamisme atténué prés des côtes permet aux particules les plus fines (i.e. sables fins et pélites) de se déposer, alors que les sédiments sablo-graveleux ou graveleux sont plus largement distribués dans la partie occidentale et centrale de la baie. Les sédiments, localisés au niveau de l'embouchure de la baie de Seine, subissent des remaniements intenses en raison des apports de la Seine (Figure II.9). La figure II.9 montre la tendance générale de la diminution de la taille des grains du large vers l'estuaire de la Seine.

La nature et la distribution des communautés macrobenthiques sont sous la dépendance de ces différents types sédimentaires (Gentil, 1976 ; Cabioch & Glaçon, 1977 ; Cabioch, 1985 ; Gentil & Cabioch, 1997). Les zones du large sont soumises aux forts courants et abritent les communautés macrobenthiques caractéristiques des fonds grossiers (cailloutis à graviers ensablés), tandis que les zones côtières présentent un hydrodynamisme modéré et des communautés macrobenthiques spécifiques aux fonds sableux (Figure II.10).

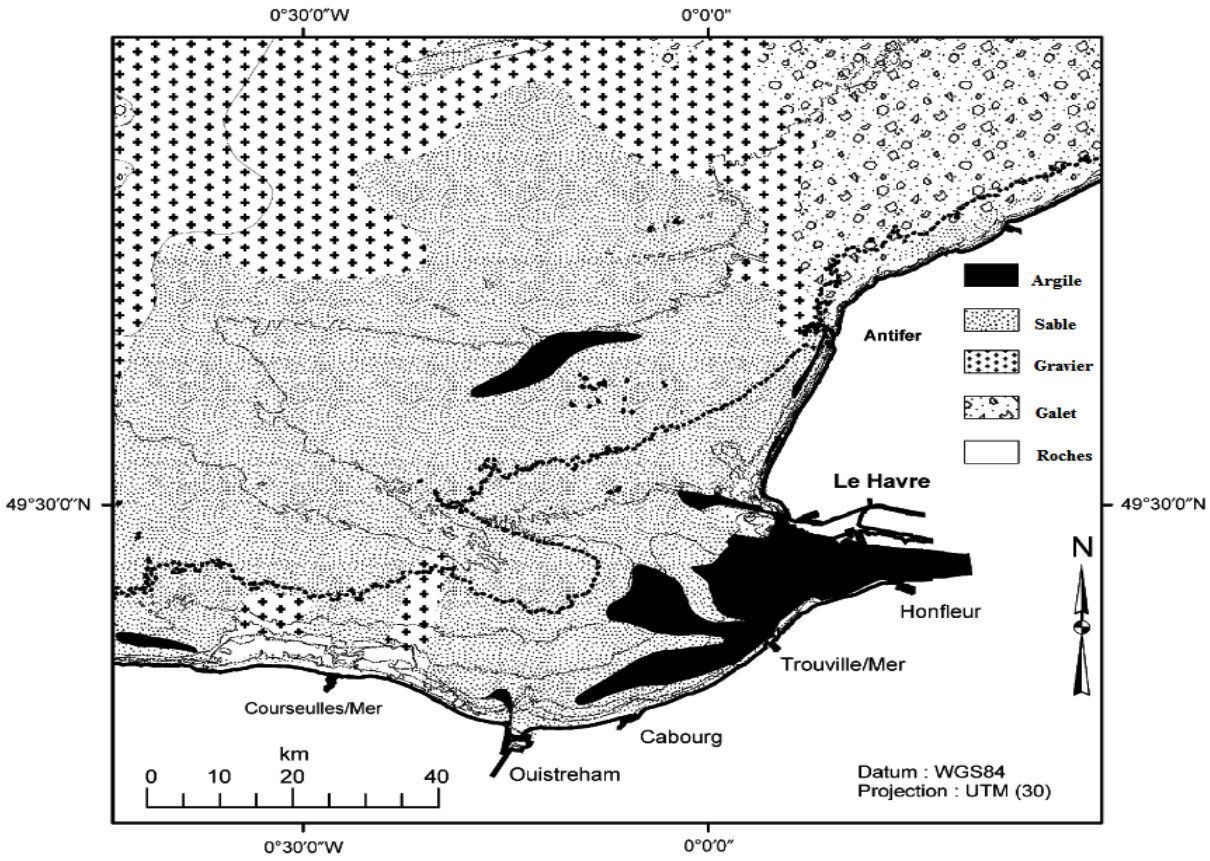


Figure II.9 : Carte actuelle des facies sédimentaires de la partie est de la Baie de Seine. (Méar et al. 2006).

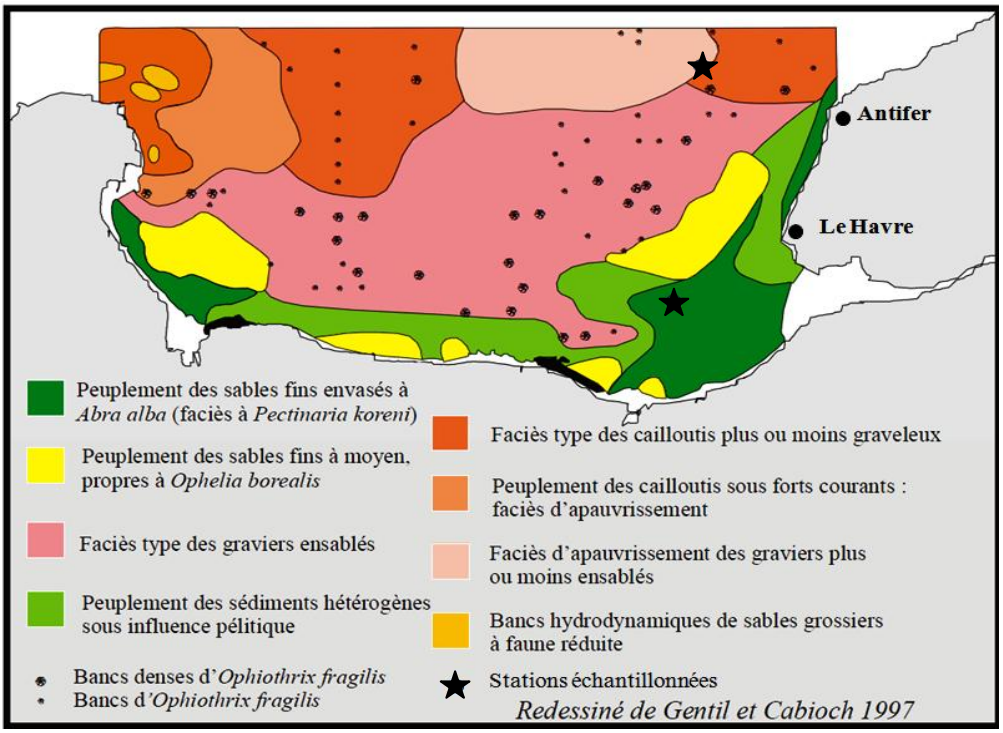


Figure II.10 : Distribution des différentes communautés macrobenthiques présentes en zone subtidale de baie de Seine (d'après Gentil & Cabioch, 1997 dans Ghertsos, 2002).

Au sein de la baie de Seine, deux sites d'études ont été choisis: un site situé face au port d'Antifer et un site situé à l'entrée de l'embouchure de la Seine.

a. Antifer

Le site d'étude (49°40'88 N ; 0°02'36 E) est localisé au large du Cap d'Antifer et présente des caractéristiques hydrodynamiques très marquées par la proximité de la côte (Figure II.10). Cette station est caractérisée par un faciès de type graviers ensablés. En effet, la présence de cailloutis est relativement faible (voir rare) et leurs tailles ne dépassent que rarement 5 cm de diamètre.

En Baie de Seine, l'ophiure *Ophiothrix fragilis* est communément observée au sein des graviers et des sédiments sableux grossiers (Gentil, 1976 ; Cabioch, 1985 ; Gentil & Cabioch, 1997). Cette espèce forme des agrégats (patchs) très denses sur le fond, dans lesquels il est possible de recenser jusqu'à 7000 ind. m^{-2} (densités estimées en plongée ; Davoult & Migné, 2001). *O.fragilis* est donc une composante essentielle de la faune épibenthique de la communauté des graviers et des sédiments sableux grossiers de Baie de Seine, elle représente une part importante de la biomasse dans les graviers sableux et participe activement aux flux bentho-pélagique (Davoult & Migné, 2001 ; Méar et al. 2006).

b. L'embouchure de la Seine

Le site d'étude (49°26'18 N ; 0°00'54 E) est localisé au niveau de l'embouchure de la Baie de Seine (Figure II.10). Cette station riche en sédiments fins et vaseux, abrite la communauté des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba-Pectinaria koreni*, caractérisée par les annélides polychètes *P. koreni, Owenia fusiformis, Nephtys hombergii*, les mollusques bivalves *A. alba, Kurtiella bidentata*, et l'échinoderme *Acrocnida brachiata* (Montagu, 1804).

Même si dans son ensemble, cette communauté s'est montrée relativement stable dans l'espace et dans le temps entre 1986 et 2001 (Thiébaut et al. 1997 ; Barnay, 2003 ; Alizier, 2011), elle se caractérise, à une échelle plus petite, par une variabilité saisonnière marquée (liée au recrutement) et par une hétérogénéité spatiale prononcée, liée probablement à un environnement estuarien très changeant (Thiébaut et al. 1997 ; Janson, 2007 ; Alizier, 2011). La biomasse de cette communauté est observée depuis 1986 et peut varier de 0,1 à 193 $g.m^{-2}$ au cours des différentes saisons (Dauvin, 1984 ; Thièbaut et al. 1997).

Résumé

A l'échelle de la Manche, quatre sites d'études ont été définis (Tableau II.1, Figure II.11) :

Tableau II.1 : Sites étudiés.

	Localisation	Site	Hydrodynamisme	Couverture sédimentaire
sites à *Abra alba*	Baie de Seine	Embouchure de la Seine (ARA1)	+	Sables fins envasés
	Sud de la Mer du Nord	Gravelines (ARA2)	+++	Sables fins envasés
sites à *Ophiothrix fragilis*	Baie de Seine	Antifer (ARO1)	+	Graviers ensablés
	Détroit du Pas de Calais	Cap Gris-Nez (ARO2)	+++	Cailloutis

Ces quatre sites présentent des caractéristiques contrastées en termes d'hydrodynamisme, de type sédimentaire et d'apports de matière organique.

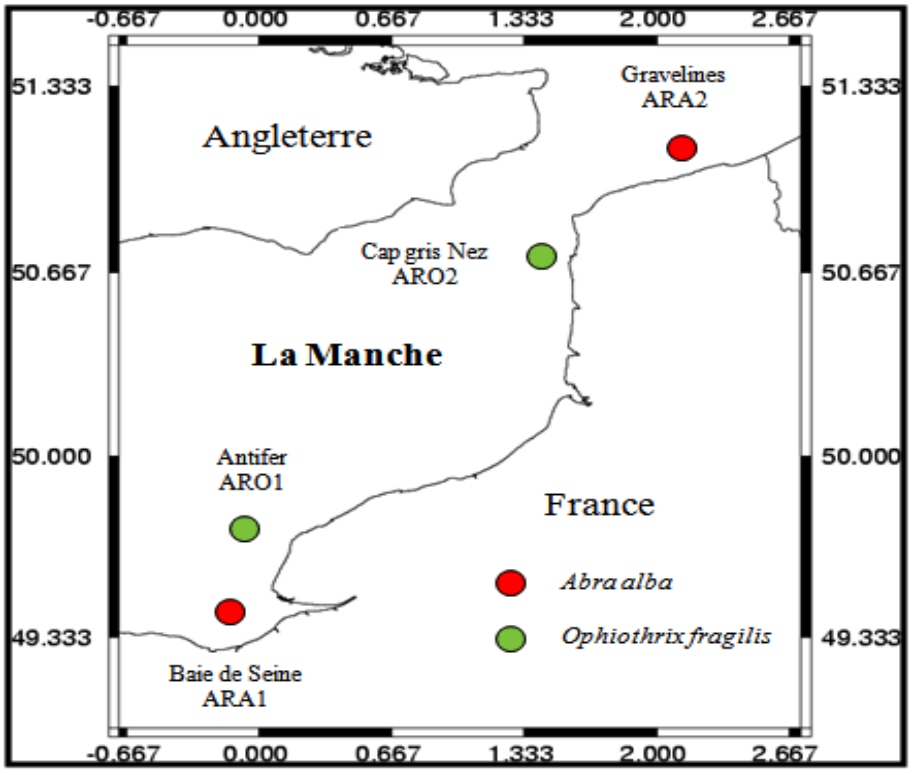
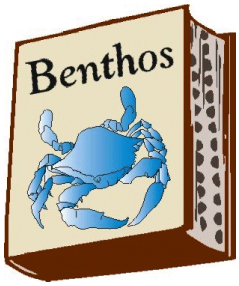


Figure II.11 : Localisation des stations échantillonnées ARA1, ARA2, ARO1 et ARO2 au cours de cette étude.

Il a été choisi, sur chacun de ces sites, d'étudier la variabilité saisonnière des flux métaboliques (respiration et excrétion ; Chapitre 3), ainsi que la variabilité saisonnière de la qualité de la matière organique et son incorporation dans le fonctionnement trophique par une utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote (Chapitre 4).

Chapitre 3

Rôle de la macrofaune benthique dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment



Chapitre 3
Rôle de la macrofaune benthique dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment

« La mer est sans route, la mer est sans explication »
A. Baricco , 1998

Dans les sédiments superficiels, les processus de minéralisation de la matière organique dépendent principalement des processus microbiens (Blackburn, 1988), mais également de la présence des méio- et macro-organismes benthiques (Gilbert et al. 1995 ; Aller et al. 1998). Ainsi, il a été démontré que les activités des méio- (avec une plus faible influence) et des macro-organismes benthiques modifient les propriétés physiques du sédiment (granulométrie, porosité, cohésion…), augmentent la surface d'échange de particules et de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment, et jouent donc un rôle important dans les processus de minéralisation (Aller, 1994 ; Gilbert et al. 2003 b ; Welsh, 2003 ; Meysman et al. 2005). La contribution de la macrofaune benthique aux transformations biogéochimiques à l'interface eau-sédiment ne doit donc pas être négligée (Gilbert et al. 1995; Aller et al. 1998) et depuis une dizaine d'années, de nombreuses études ont été réalisées afin d'évaluer les relations entre les processus de minéralisation de la matière organique et la diversité des espèces macrobenthiques. La plupart des données dont nous disposons dans ce domaine proviennent d'expérimentations réalisées en mésocosmes, sur une seule espèce (Nizzoli & Welsh, 1999 ; Michaud et al. 2005 ; Michaud et al. 2006) ou sur une combinaison artificielle d'espèces (Marinelli & Williams, 2003 ; Mermillod-Blondin et al. 2005 ; Norling et al. 2007). Elles ont permis de démontrer que la présence de macrofaune dans les sédiments superficiels intensifiait la demande benthique en oxygène des sédiments (Waldbusser et al. 2004; Michaud et al. 2005), les flux d'ammonium et de nutriments à l'interface eau-sédiment (Mortimer et al. 1999; Marinelli & Williams, 2003). La respiration, l'excrétion, la construction et l'entretien des structures biogènes (tubes chez les polychètes) par les organismes macrobenthiques favorise l'intensification de ces flux métaboliques (Michaud et al. 2005) à l'interface eau-sédiment en permettant une meilleure pénétration de l'oxygène et des nutriments dans le sédiment (Glud et al. 2003 ; Wenzhöfer & Glud, 2004). La séquence d'oxydation de la matière organique idéalement décrite par Froelich et al. (1979) est ainsi

fortement perturbée et il en résulte une mosaïque d'habitats avec des gradients variables d'oxygénation et de potentiel redox (Kristensen, 2000 ; Aller et al. 2001). Cette réponse n'est cependant généralement marquée par l'empreinte de ces organismes que si leur densité est extrêmement élevée au sein des communautés étudiées.

Néanmoins, ces approches expérimentales négligent les effets résultant de la présence de différents groupes fonctionnels, et plus généralement la diversité des communautés benthiques et la complexité des réseaux trophiques (Raffaelli et al. 2003 ; Mermillod-Blondin et al. 2005). Or, deux espèces appartenant au même groupe fonctionnel peuvent avoir des effets contrastés sur les processus de minéralisation (par exemple *Macoma balthica* et *Mya arenaria*, Michaud et al. 2006). Ces spécificités et les interactions qui les accompagnent pourraient avoir des conséquences majeures sur le fonctionnement des écosystèmes benthiques côtiers dans le cas d'une perte de biodiversité des peuplements marins (Snelgrove, 1998). Par conséquent, la détermination du rôle de la macrofaune benthique sur les processus de minéralisation de la matière organique passe par l'étude des communautés déjà en place (sans ajout ou perte d'espèces) dans l'écosystème (Raffaelli et al. 2003; Rossi et al. 2008) afin de voir si une perte de diversité entraîne une perte de fonctionnalité de l'écosystème benthique considéré.

Dans cette étude, les processus de minéralisation ont été étudiés dans deux communautés benthiques naturelles de la Manche et de la Baie de Seine : la communauté des sables fins à *Abra alba* et la communauté des graviers plus ou moins ensablés (Davoult et al. 1988; Gentil & Cabioch, 1997). Ces deux communautés sont caractérisées respectivement par la présence d'espèces clefs telles que le couteau américain *Ensis directus* (Conrad, 1843) et l'ophiure *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard, in O.F. Müller, 1789), susceptibles d'avoir une influence majeure sur les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment. Ces deux espèces peuvent agir sur le piégeage des sédiments, sur la décantation des particules sédimentaire et sur les processus de remise en suspension (Allen, 1998; Dannheim & Rumohr, 2011). Ce travail est basé sur une étude saisonnière (de février à septembre 2010 avec un dernier échantillonnage en mars 2011) des caractéristiques de la macrofaune de ces deux communautés couplée à une étude des flux de composés dissous (oxygène et ammonium) à l'interface eau-sédiment. Ces mesures saisonnières devraient permettre de déterminer la variabilité spatiale et temporelle des flux dissous (respiration et excrétion), mais aussi d'évaluer et comparer le rôle biologique de la macrofaune benthique dans le fonctionnement géochimique de ces deux habitats aux caractéristiques contrastées.

I. Méthodes d'études et stratégie d'échantillonnage

I.1. Méthodes de mesures des flux à l'interface eau-sédiment

Dans cette étude, nous essayons donc de déterminer la contribution de la macrofaune benthique aux processus géochimiques à l'interface eau-sédiment. Les flux de composés dissous à l'interface eau sédiment sont fortement affectés par les processus de transport (diffusion moléculaire, bioturbation, bioirrigation et l'advection par les vagues ou les courants) responsable du mouvement des solutés (Figure III.1).

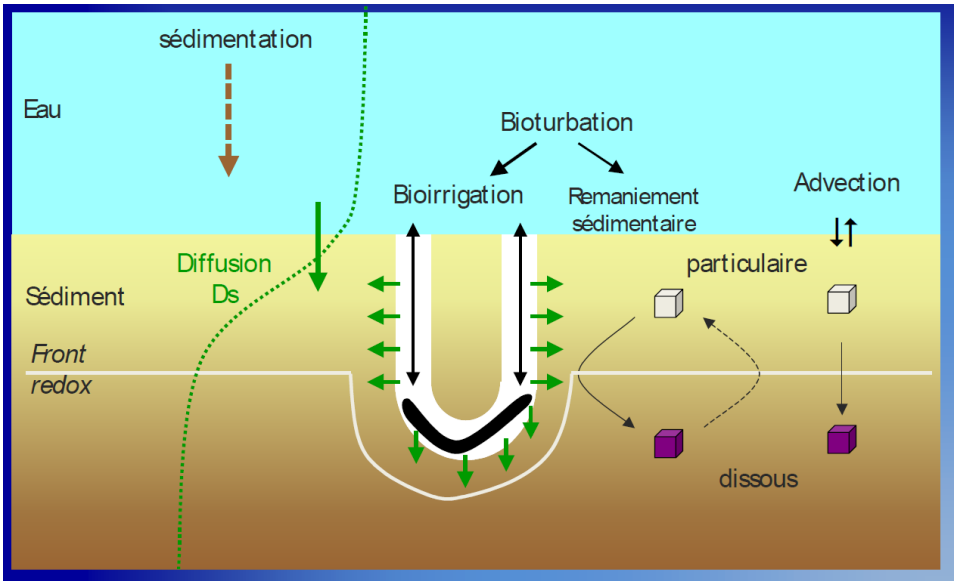


Figure III.1: Schéma récapitulatif des différents modes de transport dans le sédiment.

Il existe ainsi quatre types de flux :

- Les **flux totaux** (F_{Total}) : ils représentent l'ensemble des processus liés à la minéralisation (diffusion moléculaire), au phénomène d'advection (forçage hydrodynamique) et à l'activité biologique (bioturbation et bioirrigation) se déroulant dans le système.
- Les **flux diffusifs** (F_{Diff}): ces flux sont mesurés à l'aide des gradients verticaux de substances dissoutes (liés à la diffusion moléculaire) contenues dans le sédiment. Les mesures de flux diffusifs ne permettent pas de prendre en compte la présence et l'activité [métabolisme (respiration, excrétion) et comportement] des macro-organismes benthiques.
- Les **flux advectifs** (F_{Adv}): ils permettent de prendre en compte le forçage hydrodynamique (vents, courant) dans le calcul des flux de composés dissous à l'interface

eau-sédiment. Ce forçage est reconnu pour avoir un effet significatif sur les flux de solutés à l'interface eau-sédiment (Jørgensen & DesMarais, 1990 ; Huettel & Webster, 2001).

- Les **flux faunistiques ou d'irrigation** (F_{Fauna}) : ces flux sont liés à la présence des organismes benthiques et sont généralement calculés à partir d'estimation de biomasse faunistique et de mesures de respiration (en laboratoire) sur des organismes étudiés en dehors du sédiment, ou à partir de relation empirique entre la biomasse et les taux métaboliques de diverses espèces (Piepenburg et al. 1995). Ces méthodes ont toutefois l'inconvénient de ne pas prendre en compte les activités d'irrigation de la macrofaune (bioturbation : transport des solutés causé par les mouvements de la macrofaune et bioirrigation : transport des solutés causé par l'activité de pompage des organismes tubicoles). Une procédure simplifiée pour quantifier ces flux d'irrigation est de soustraire les flux diffusifs et les flux advectifs des flux totaux.

- $$\mathbf{F_{Fauna} = F_{Total} - F_{Diff} - F_{Adv}}$$

Ces flux de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment peuvent être mesurés par deux types de méthodes :

- Les méthodes « directes » qui permettent de mesurer le changement de concentration en substances dissoutes confinées dans un volume connu d'eau surnageante et en contact avec une surface connue de sédiment. Ces méthodes directes permettent le calcul des flux totaux.
- Les méthodes « indirectes » qui sont basées sur le calcul des flux à l'interface eau-sédiment soit par l'intermédiaire de la mesure des gradients verticaux des substances dissoutes dans l'eau interstitielles (flux diffusifs) soit par la mesure de l'évolution de la concentration d'un soluté en fonction de la vitesse du courant (flux advectifs).

Les mesures de flux totaux peuvent être effectuées par l'utilisation de **chambres benthiques** ou par la technique **d'incubations de carottes sédimentaires**. Pour les sédiments situés à faible profondeur, la méthode la plus simple pour mesurer les flux totaux est de déposer sur le sédiment des chambres benthiques. Ces chambres sont mises en place en plongée, leur base est enfouie dans le sédiment afin d'éviter tout échange latéral d'eau (système clos) et un système d'agitation est mis en place dans la chambre d'incubation pour assurer l'homogénéisation permanente de l'eau surnageante. Des prélèvements périodiques d'eau surnageante sont réalisés, le volume d'eau prélevé est directement remplacé et

l'évolution des concentrations en substances dissoutes de l'eau surnageante permet le calcul des flux totaux. Cette méthode a été développée par Pamatmat (1965, 1971) et cette méthode a été reprise sur de nombreux sites (Zitzschel & Davies, 1978). L'utilisation des chambres benthiques est a priori moins perturbante pour le sédiment mais son utilisation dans des zones plus profondes nécessite une chambre entièrement automatisée avec un travail de mise au point relativement long. La solution alternative est donc le prélèvement de carottes de sédiment avec de l'eau surnageante (utilisation d'un carottier Reineck), qui sont ensuite fermées hermétiquement, et placées en incubation à la température de l'eau de fond. Sur le même principe que les chambres benthiques, l'évolution des concentrations des substances dissoutes dans l'eau surnageante en contact avec le sédiment, permet le calcul des flux totaux.

Ces deux techniques ont été utilisées en parallèle et ont présenté des résultats similaires en matière de flux (Tahey et al. 1996). Toutefois, ces deux méthodes ont tendance à isoler un volume de sédiment du forçage hydrodynamique ambiant (courants, vagues…) et donc à modifier les flux advectifs. Dans le cas des incubations de carottes effectuées au laboratoire ou de chambre benthiques (enceinte close), on peut considérer que malgré l'agitation de l'eau surnageante afin de prévenir la formation de gradients de concentration, l'advection a une influence nulle sur les échanges à l'interface eau-sédiment. En ce sens, les mesures effectuées par cette méthode sous-estiment les échanges réels, qui sont amplifiés par le forçage advectif.

Les mesures de flux diffusifs s'effectuent soit à l'aide d'une **électrode** sensible à la concentration d'un ion spécifique, soit par **extraction puis analyse de l'eau interstitielle** des différentes couches sédimentaires. L'utilisation d'électrode a permis d'augmenter de manière considérable la résolution des profils dans l'eau interstitielle de plusieurs substances dissoutes (oxygène, N_2O, NO_3^-, NH_4^+, S_2^- ; Revsbech & Jorgensen, 1986 ; De Wit, 1995). Pour l'extraction de l'eau interstitielle, plusieurs méthodes peuvent être employées:

- Les **systèmes à diffusion** (Figure III.2): ces systèmes sont insérés verticalement dans le sédiment et permettent de mettre en contact une solution aqueuse et l'eau interstitielle environnante par l'intermédiaire d'une membrane poreuse. Les substances dissoutes diffusent du milieu interstitiel vers la solution purifiée insérée dans le sédiment, jusqu'à atteindre l'équilibre des concentrations (Fick, 1855). Après un temps de calibrage, le système est extrait du sédiment et les concentrations mesurées sont alors assimilées à celle de l'eau interstitielle à la même profondeur. Ces systèmes de diffusion peuvent être des **peepers** (Hesslein, 1976 ; Carignan, 1984 ; Charpy-Roubaud et al. 1996) ou bien des DET [«Diffusive Equilibration in Thin films » (Davison et al. 1991, 1994)].

Pour les **peepers**, le système inséré dans le sédiment comporte une série de logettes adjacentes initialement remplies d'eau de mer artificielle, et séparées de l'eau interstitielle par une membrane de diffusion. La technique des DET fonctionne sur le même principe que les peepers mais l'eau de mer artificielle est remplacée par un hydrogel (agarose).

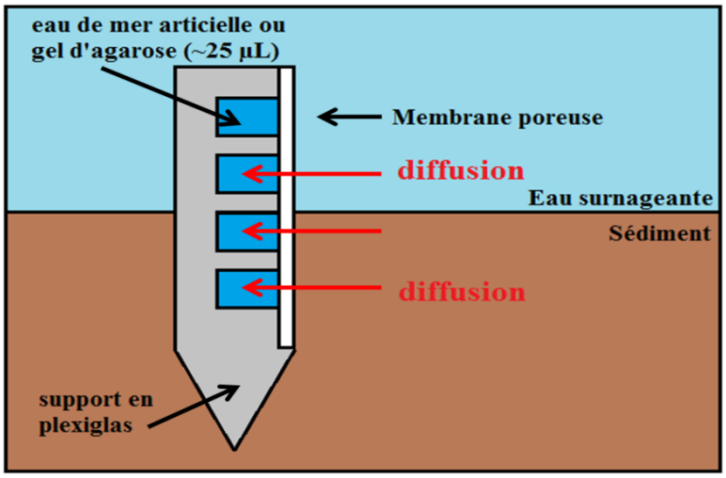


Figure III.2 : Schéma d'un système à diffusion.

- L'extraction par centrifugation des tranches de sédiment (Covelli et al. 1999 ; Hancock et al. 2000 ; Denis & Grenz, 2003).
- La compression du sédiment (Bender et al. 1987 ; Martin et al. 1991) avec compression de toute la carotte ou seulement de la tranche découpée.
- L'échantillonnage latéral de l'eau interstitielle de la carotte à l'aide d'une seringue (Jahnke, 1988).

L'extraction par centrifugation des différentes tranches de sédiments est la méthode la plus simple et la plus rapide à mettre en œuvre.

La mesure des flux advectifs qui existent en milieux naturel est très complexe et très variable dans l'espace et dans le temps. La « eddy-correlation method » (Berg et al. 2003) permet de mesurer ces flux et possède des avantages significatifs par rapport aux méthodes traditionnelles de mesure de flux (incubateurs benthiques et microélectrodes). Ces mesures se font *in situ*, avec des perturbations minimales des sédiments et des conditions de luminosité ambiantes. Cette méthode est de plus facile d'utilisation, ne présente pas de caractère invasif et permet de travailler sur des zones de sédiments beaucoup plus grandes (Berg et al. 2009). La technique est basée sur des mesures simultanées de la vitesse/courant verticale (vélocimétre acoustique doppler (ADV)) et de la concentration en oxygène (microélectrode ; Figure III.3a). En intégrant le produit de la vitesse verticale et la concentration en oxygène,

les échanges d'oxygène à l'interface eau-sédiment dans le plan horizontal peuvent être estimés et supposés refléter la consommation ou la production des sédiments (Berg et al. 2009 ; Figure III.3b). Toutefois, cette méthode est encore en cours de développement car les mesures dans les environnements aquatiques sont récentes et plusieurs aspects de la technique doivent encore être améliorés.

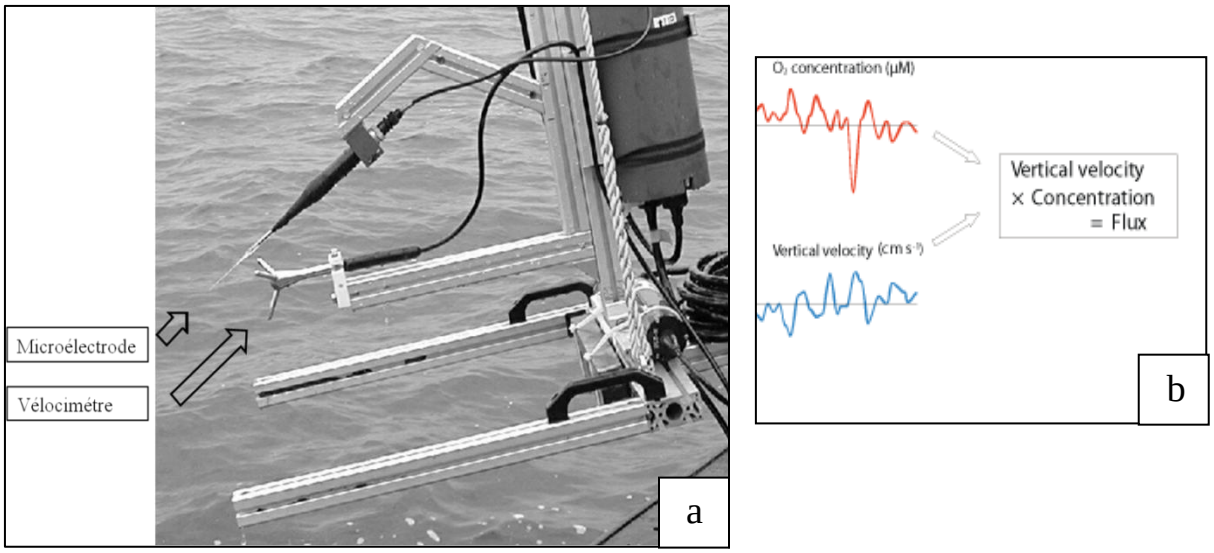


Figure III.3 : Photographie d'un vélocimétre acoustique à effet Doppler couplé à une microélectrode à O_2 (a) et principe de la méthode de calcul du flux advectif (b).

Les flux à l'interface eau-sédiment sont classiquement mesurés par deux approches : (1) incubations de carotte et (2) utilisation de microélectrodes (Jørgensen & Boudreau, 2001 ; Wenzhöfer & Glud, 2004 ; De Beer et al. 2005) et c'est ainsi que nous avons procédé. Comme précisé précédemment, la méthode d'incubation des carottes (système clos) ne permet pas de prendre en compte les flux advectifs et au laboratoire, les flux d'irrigation (F_{Fauna}) sont donc obtenus par la différence entre les flux totaux et les flux diffusifs (Archer & Devol, 1992 ; Glud et al. 1994 ; Wenzhöfer & Glud, 2004 ; Dedieu et al. 2007).

$$\mathbf{F}_{Fauna} = \mathbf{F}_{Total} - \mathbf{F}_{Diff}$$

Cette mesure est utilisée comme un 'proxy' (une approximation) car le calcul des flux d'irrigation avec cette méthode n'est pas exact, mais c'est la meilleure façon de se rapprocher de la réalité (en évitant les effets de stress et les manipulations des organismes hors du sédiment).

I.2. Stratégie d'échantillonnage et constitution des enceintes sédimentaires

I.2.1 Sites d'étude et calendrier

Afin de caractériser les effets de la macrofaune sur les échanges de substances dissoutes, des prélèvements saisonniers de quatre carottes sédimentaires et d'eau de fond ont été réalisés. Les prélèvements de sédiment et de la macrofaune associée ont été réalisés à l'aide d'un carottier Reineck (surface échantillonnée : rectangle de 1/36ème m^2) sur trois des quatre sites définies dans le chapitre 2 : deux stations localisées au niveau de l'embouchure de la Seine (ARA1) et de Gravelines (ARA2) sont caractéristiques des communautés à *Abra alba* et la dernière station, représentative d'une communauté à *Ophiothrix fragilis*, est située au large du Cap d'Antifer (ARO1; Figure III.4).

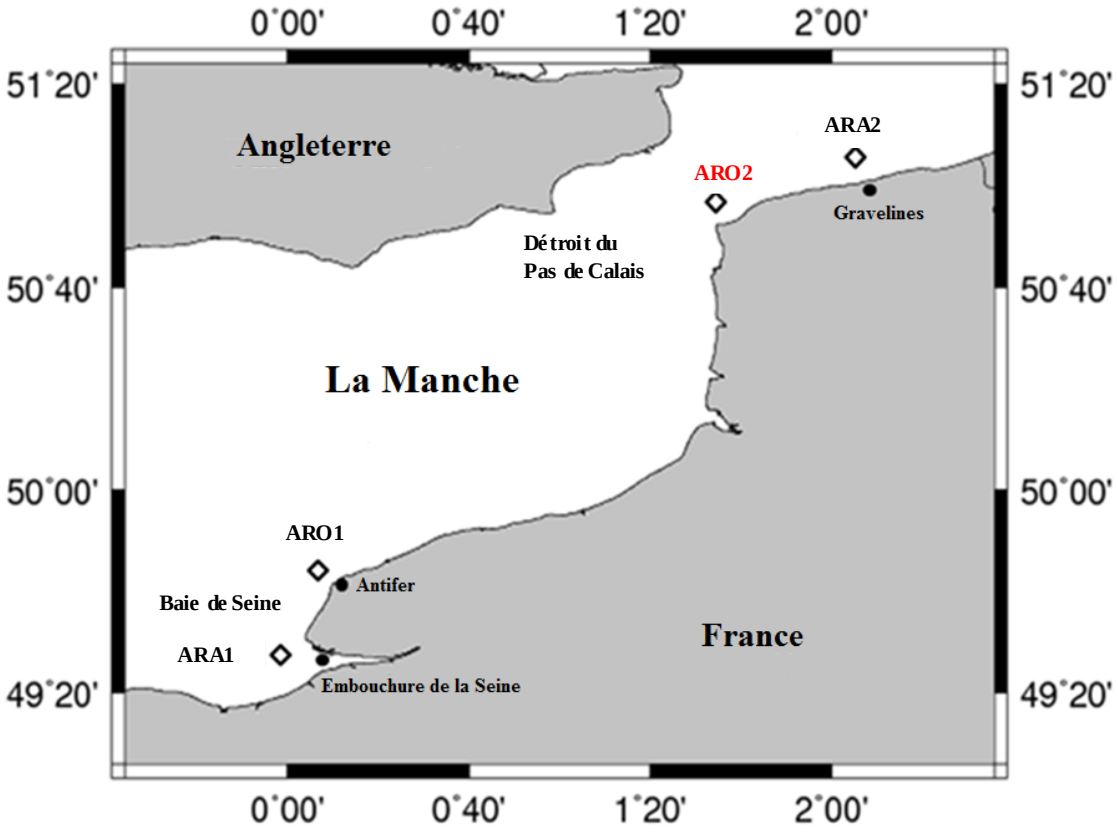


Figure III.4 : Localisation des trois stations (ARA1, ARA2 et ARO1) échantillonnées durant cette étude et de ARO2 (Davoult & Gounin, 1995 ; Migné & Davoult, 1995).

La station ARO2, situé au niveau du Cap Gris Nez et représentative d'une communauté à *Ophiothrix fragilis*, est caractérisée par des cailloutis de grand taille qui rendent impossible l'utilisation du carottier Reineck. Des mesures de flux métaboliques par incubation de carottes sédimentaires ne peuvent donc être effectuées sur ce site. Toutefois, le choix de cette station n'a pas été fait au hasard car de nombreuses études (travaux de Davoult

et al. dans les années 90 ; Davoult et al. 1990 ; Davoult et al. 1991 ; Davoult et al. 1992 ; Davoult et al. 1994 ; Davoult & Gounin, 1995 ; Migné & Davoult, 1997) ont été réalisées sur ce site. La méthodologie utilisée lors des mesures de flux métaboliques réalisées sur cette station n'est pas semblable à celle employée dans notre protocole. En effet, les analyses de la respiration et de l'excrétion ne sont pas réalisées sur l'ensemble de la communauté (uniquement sur trois espèces benthiques) et ces mesures sont effectuées en chambres benthiques *in situ* ou lors de manipulation sur le bateau. De plus, ces données datant des années 1990, il est possible d'avoir une évolution à long terme de la communauté. Les données obtenues sur cette station ne peuvent donc pas être traitées de manière identique à celles que nous avons obtenues sur nos trois autres sites. Les données obtenues antérieurement sur cette station ARO2 serviront toutefois de base afin d'étudier l'évolution d'une communauté similaire à celle observée à Antifer (ARO1). Les données obtenues antérieurement sur cette station ARO2 serviront toutefois de base afin d'étudier l'évolution d'une communauté similaire à celle observée à Antifer (ARO1).

Entre janvier 2010 et mars 2011, sept campagnes d'échantillonnage ont ainsi été réalisées à bord du « Sépia II », et du « Côtes de la Manche » (Tableau III.1, Figure III.5). Six d'entre elles se sont déroulées en 2010 avec des prélèvements saisonniers en Baie de Seine (ARA1), sur le site d'Antifer (ARO1), de Gravelines (ARA2). Les trois stations ont pu être échantillonnées en hiver et en été.

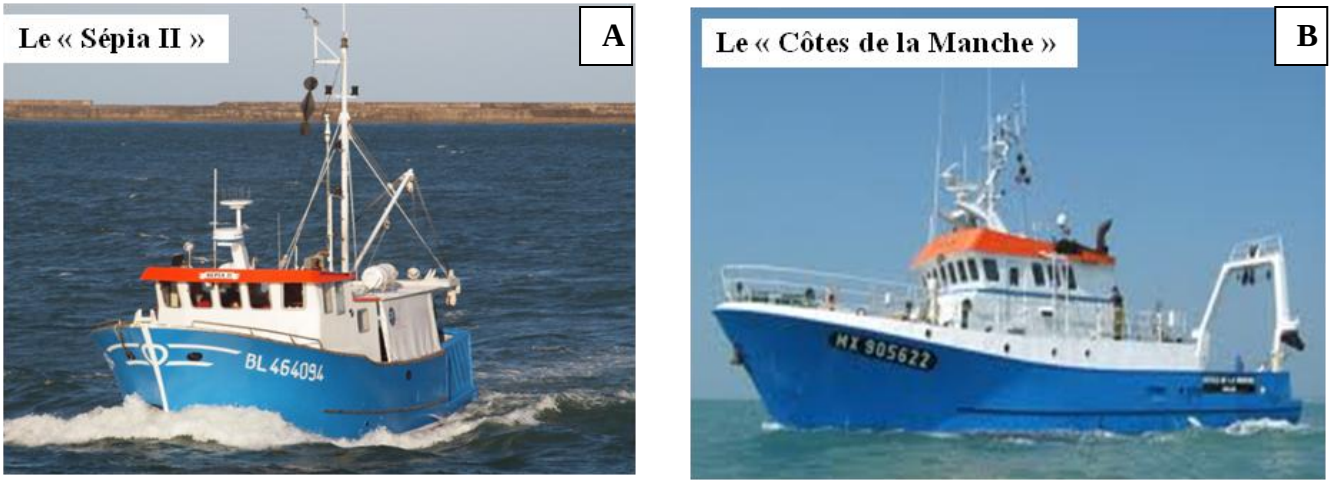


Figure III.5 : Bateaux utilisés lors des campagnes de prélèvement : **Le Sépia II** (A) et **le Côtes de la Manche** (B).

Les dates précises de prélèvement ainsi que les températures et les hauteurs d'eau sont rappelées et résumées dans le tableau III.1. Le site de Gravelines (ARA2) n'a malheureusement pas pu être prospecté au printemps et en automne en raison de mauvaises conditions météorologiques. Les prélèvements automnaux en Baie de Seine ont eu lieu au début du mois de septembre en raison de la disponibilité assez restreinte en cette période du Côtes de la Manche. La station ARO1 n'ayant pas pu être échantillonnée en février 2010; elle a été échantillonnée l'année suivante au cours de la même période, en mars 2011.

Tableau III.1 : Dates, heures, hauteurs d'eau, températures et salinités de l'eau de fond lors des différents prélèvements.

Station	Date	Hauteur d'eau (m)	T (°C)	S	Heure de prélèvement
ARA1	15/02/2010	13	5	32,3	9h30
Baie de Seine	22/04/2010	12	10	32,5	9h14
	07/07/2010	12	18	32,5	15h10
	06/09/2010	12	18	32,6	11h41
ARA2	04/02/2010	11	5,7	34,7	16h30
Gravelines	30/06/2010	9	18	34,6	17h20
ARO1	22/04/2010	27	10	33,2	14h20
Antifer	06/07/2010	25	18	33,3	13h18
	06/09/2010	31	18	33,1	8h42
	09/03/2011	26	8,7	33,2	10h36

I.2.2 Constitution des carottes sédimentaires

Le carottier Reineck permet généralement de prélever 10 à 15 cm de sédiment superficiel et quelques centimètres d'eau surnageante. Lorsque l'engin de prélèvement est de retour sur le bateau avec suffisamment d'eau surnageante et une perturbation que l'on considère minimale de l'interface eau-sédiment, un sous-échantillonnage est effectué à l'aide d'une carotte en plexiglas de 15 cm de diamètre interne dont le fond est ensuite obturé par un capuchon en caoutchouc. Le diamètre des carottes (15 cm) est relativement important afin de minimiser l'effet de paroi. En effet, lorsqu'une carotte est enfoncée dans le sédiment, les particules directement en contact avec la surface interne de la carotte de plexiglas sont entrainées en profondeur en raison du frottement, ce qui témoigne de la présence d'échanges verticaux à proximité de la surface de contact. Cet « effet de paroi » est difficile à évaluer, mais il est pourtant susceptible de diminuer l'intensité des flux diffusifs durant l'incubation. L'impact de cet « effet de paroi » augmente proportionnellement au rapport surface de contact sédiment/tube. Ce rapport diminue de 0,68 à 0,4 puis 0,27 pour des tubes de diamètres 6, 10 et

15 cm respectivement (Denis, 1999). Quatre carottes sont ainsi réalisées à chaque station (Figure III.6), puis immédiatement placées à l'obscurité dans des conteneurs noirs opaques, dans un important volume d'eau maintenu en circulation (afin d'éviter une variation de la température).

Figure III.6 : Prélèvement de carottes sédimentaires et de l'eau de fond à l'aide du Carottier Reineck et d'une bouteille Niskin (Photos A. Tous Rius).

De plus, à chaque station, de l'eau de fond est prélevée à l'aide d'une bouteille Niskin® (1 à 2 m au dessus du fond). Cette eau est rapidement transférée dans une nourrice souple, en excluant les bulles d'air, et maintenue dans les mêmes conditions de température et d'obscurité que les carottes de sédiment. Cette eau sert de référence lors des incubations.

I.3. Flux à l'interface eau-sédiment

I.3.1 Méthode directe : les flux totaux

La méthode d'incubation des carottes est une technique communément utilisée dans l'estimation des échanges de composés dissous à l'interface eau-sédiment (Boon et al. 1999 ; Denis, 1999 ; Denis et al. 2001 ; Grenz et al. 2003 ; Rabouille et al. 2003). Cette méthode consiste à mesurer directement, dans un système fermé, le changement de concentration de substances dissoutes d'un volume connu d'eau surnageante, en contact avec une surface connue de sédiment. L'évolution des concentrations de substances dissoutes est alors

comparée à celle de l'eau de fond sans contact avec le sédiment. La différence entre les deux cinétiques donne :

- le sens des flux (eau surnageante → sédiment ou sédiment → eau surnageante)
- l'intensité des échanges dissous à l'interface eau-sédiment

a. Le système d'incubation

Dès le retour au laboratoire, pour chaque station, les quatre carottes de sédiment, obturées à leur extrémité inférieure par un capuchon en caoutchouc, sont scellées à leur extrémité supérieure par une plaque de plexiglas munie d'un joint torique dont l'écrasement assure l'étanchéité du système (Figure III.7). Un système de purge situé dans cette plaque permet le dégagement des bulles d'air par l'introduction d'eau de fond provenant de la nourrice et un autre orifice permet d'insérer un bouchon en caoutchouc muni de deux connexions. La première permet le prélèvement d'eau surnageante et la seconde l'arrivée de l'eau de fond provenant de la nourrice. Un système d'agitation (barreau aimanté), disposé en haut de chaque carotte permet l'homogénéisation de l'eau surnageante contenue dans la carotte et empêche la formation de gradient de concentration (Cowan et al. 1996).

Les quatre carottes sont connectées à la même nourrice d'eau de fond et placées pour une durée de 24 à 36 h au noir (pour prévenir toute production photosynthétique) dans une armoire réfrigérée à la température mesurée *in situ* (Figure III.8). Un aimant central en forme de U est fixé à l'axe d'un moteur électrique muni d'un variateur de vitesse et permet de mettre en mouvement les barreaux aimantés présents dans chaque carotte (Figure III.7).

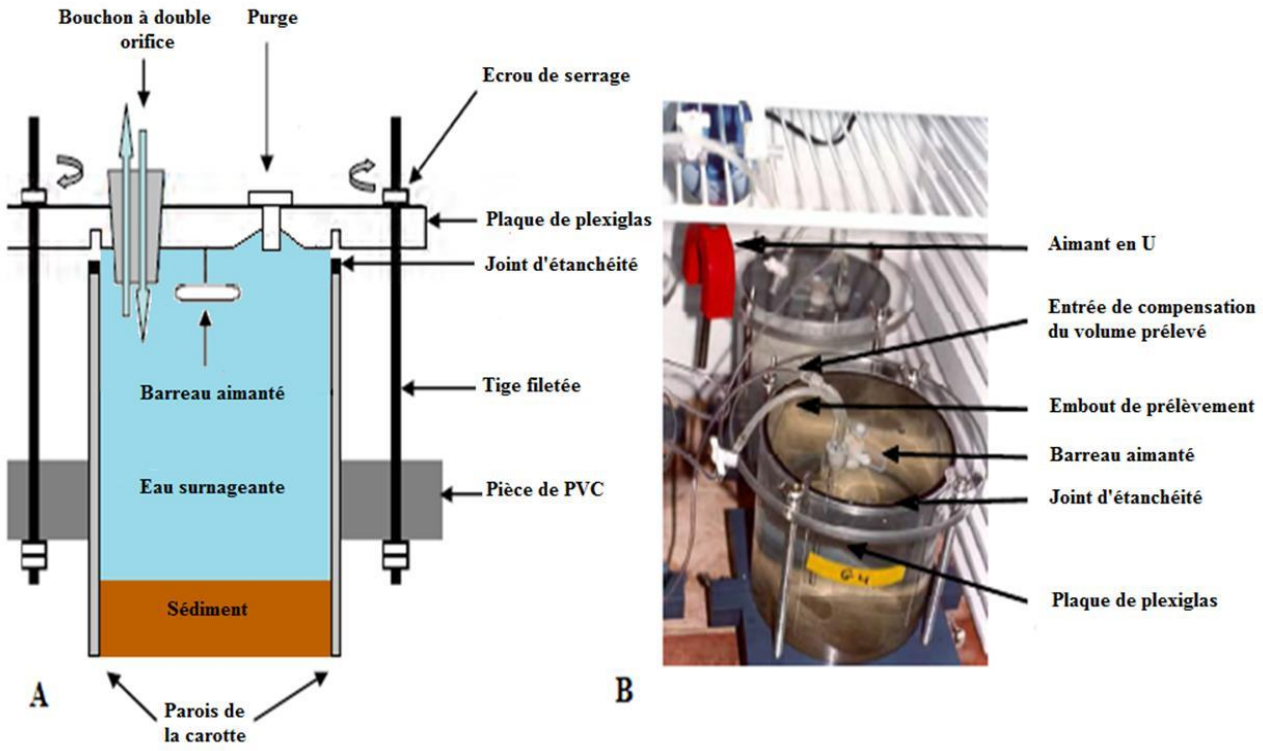


Figure III.7 : Détails du système de fermeture hermétique des carottes. A : coupe longitudinale de la carotte ; B. Photographie du système (Photo L. Denis).

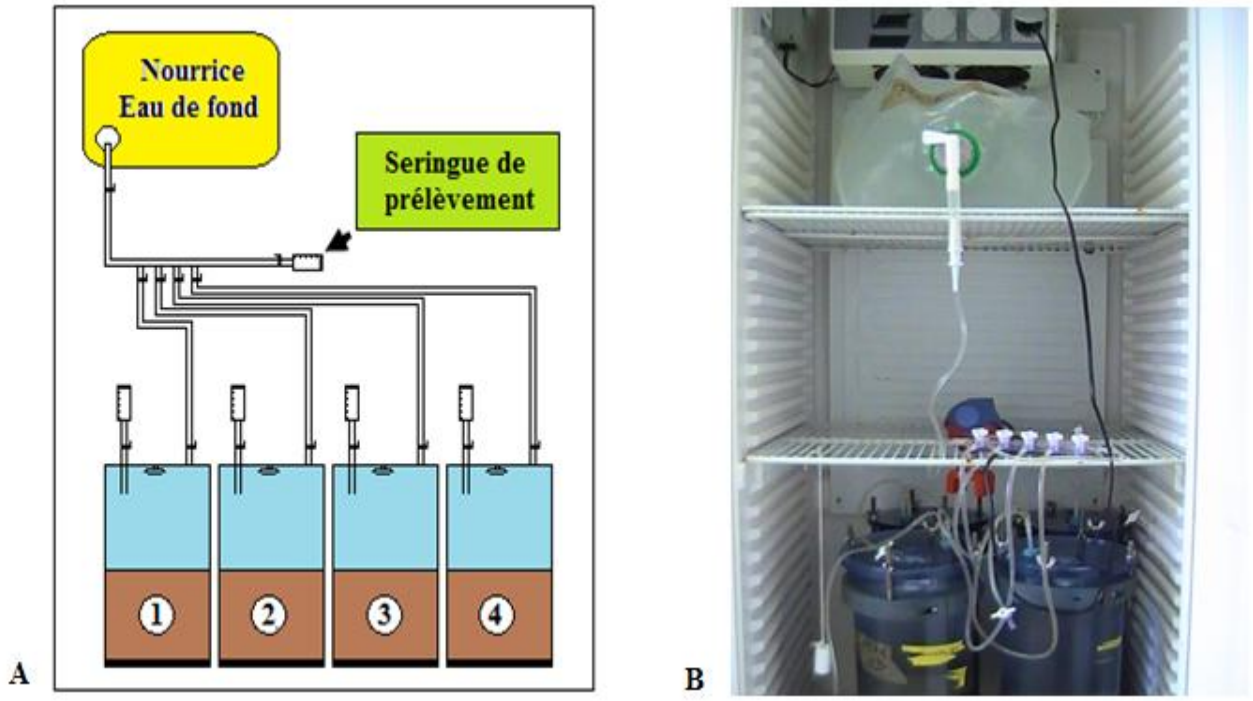


Figure III.8 : Dispositif d'incubation des carottes sédimentaires. A : représentation schématique ; B : vue d'ensemble (Photo A. Tous Rius).

Les prélèvements réguliers d'eau surnageante, effectués à l'aide d'une seringue (contenance : 60 ml), ont été rapidement analysés, permettant ainsi le calcul des flux d'oxygène et d'ammonium (Conley et al. 1997 ; Mortimer et al. 1999 ; Denis & Grenz, 2003). Ainsi, 120 ml d'eau surnageante ont été prélevés toutes les 3 h dans chacune des carottes et simultanément dans la nourrice d'eau de fond. Chacune des carottes étant connectée par des tubulures à la nourrice d'eau de fond, tout prélèvement d'eau surnageante dans une carotte a été remplacé par un volume d'eau équivalent d'eau en provenance de la nourrice (Figure III.7). La compensation de la perte de volume de la nourrice par son écrasement a évité tout contact entre l'eau de fond et l'air.

Sur les 120 ml prélevés, 40 ml ont été introduits par débordement dans une fiole jaugée pour le dosage immédiat de l'oxygène dissous. Le volume restant est filtré (Whatman GF/F 0,7 µm) ; 20 ml ont été utilisés pour le dosage de l'ammonium, dans des flacons à scintillation préalablement rincés avec l'échantillon et le reste est congelé à - 20°C pour le dosage ultérieur des autres sels nutritifs.

Au début de ce travail de thèse, il était prévu initialement de réaliser le dosage d'autres sels nutritifs tels que l'azote nitrique (NO_3^-), l'azote nitreux (NO_2^-), les phosphates (HPO_4^{2-}) et les silicates ($Si(OH)_4$). Ces dosages n'ont finalement pas été réalisés au cours de la thèse car nous avons décidé de nous focaliser essentiellement sur la respiration (oxygène) et l'excrétion (ammonium).

b. Analyses chimiques

Les analyses chimiques ont permis de déterminer les concentrations de composés dissous. Ces concentrations sont toutes exprimées en $\mu mol.l^{-1}$

Oxygène

L'analyse de l'oxygène dissous a été réalisée immédiatement après le prélèvement par la **méthode de Winkler**, adaptée ici à de faibles volumes d'échantillons. D'après Strickland & Parson (1972), cette méthode est applicable dans un domaine de concentrations très étendues et convient parfaitement au dosage de l'oxygène dissous des eaux de fond. L'analyse a été effectuée à l'aide d'un titrateur automatique Metrohm® muni d'un agitateur magnétique.

La solution de thiosulfate (0,01M) que l'on emploie pour le dosage de l'oxygène n'est pas constante, aussi est-il nécessaire de la titrer fréquemment : au moins trois titrages au début et à la fin d'une série de dosage. Le dosage a été réalisé dans des flacons à débordement dont le

volume a été préalablement déterminé (≈ 35 ml) et l'ajout de 250 µl de trois réactifs [une solution de sel manganeux (réactif 1), une solution basique d'iodure (réactif 2) et de l'acide sulfurique (réactif 3)] a précédé la titration par le thiosulfate de sodium (0,01M) (Aminot & Chaussepied, 1983).

- Ammonium

L'analyse de la concentration en ammonium a été effectuée selon la méthode de Solorzano (1969) décrite dans Aminot & Chaussepied (1983) et adaptée à des petits volumes.
Le dosage peut se faire manuellement ou à l'aide du technicon (analyseur de sels nutritifs). Le technicon permet une analyse plus rapide que la méthode manuelle mais en raison de la grande instabilité de cet ion en solution, de la cinétique de la réaction qui nécessite au moins 6 à 8 h pour être totale (Koroleff, 1969) et de sa sensibilité à la qualité de l'air ambiant, il est préférable de le doser manuellement. Le dosage a été réalisé dans des flacons à scintillation de 20 ml et les flacons sont conservés à l'abri de la lumière et à température ambiante pendant 24h, après l'ajout de 1,2 ml de deux réactifs [une solution de phénol-nitroprussiate (réactif 1) et une solution alcaline d'hypochlorite (réactif 2)]. La densité optique du complexe obtenue est mesurée à 630 nm, par rapport à l'eau distillée, en cuves de 10 cm de trajet optique, ou en cuves plus petites (au-dessus de 5 µmol.l^{-1}). La réalisation d'une gamme d'étalonnage avant chaque série d'incubations permet le calcul des concentrations en azote ammoniacal (exprimées en µmol.l^{-1} ou µM). Cet étalonnage est renouvelé à chaque changement de réactifs, ceux-ci restant stables pendant un mois au réfrigérateur.

c. Calcul des flux totaux

Les flux totaux à l'interface eau-sédiment sont déterminés par la différence entre l'évolution temporelle de la concentration d'un composé dissous présent dans l'eau de fond (nourrice) et l'évolution de cette concentration dans l'eau surnageante de chaque carotte.
La formule suivante est ainsi appliquée :

$$Flux = \left(\frac{\Delta C}{\Delta t}\right)_{carottes} - \left(\frac{\Delta C}{\Delta t}\right)_{nourrice} \text{ x Hauteur d'eau surnageante x } 1000$$

Avec C : la concentration (µmol.l^{-1}) ; Flux (µmol.m^{-2}.h^{-1}) ; *t* : le temps (h) ; Hauteur d'eau surnageante (m) ; $\left(\frac{\Delta C}{\Delta t}\right)$: variation de concentration d'un composé dissous (C) en fonction du temps (*t*)

Ces flux peuvent être soit positifs, soit négatifs. Par convention, un flux négatif est toujours dirigé vers le sédiment alors qu'un flux positif est dirigé vers la colonne d'eau. Toutefois, le flux d'oxygène qui est systématiquement dirigé vers le sédiment, est souvent nommé comme la demande benthique en oxygène (SOD : Sediment Oxygen Demand) ou TOU (Total Oxygen Uptake) avec des valeurs toujours positives. C'est le terme SOD qui sera repris dans ce manuscrit.

Le volume d'eau surnageante est un paramètre important intervenant dans le calcul des flux. Celui-ci est calculé après avoir mesuré la hauteur d'eau contenue dans chaque carotte au dessus du sédiment. Cette hauteur est prise en trois points prenant en compte les reliefs de la surface du sédiment. Généralement, la hauteur d'eau surnageante des carottes est comprise entre 9 et 25 cm, équivalent à un volume d'eau surnageante de 1,4 à 4,5 litres.

Lors de chaque prélèvement dans l'eau surnageante, un volume connu est soustrait de chaque carotte et remplacé par le même volume d'eau de fond provenant de la nourrice. Cet apport provoque soit une dilution (si $[C]_{nourrice} < [C]_{carotte}$) soit une augmentation de la concentration dans l'eau surnageante (si $[C]_{nourrice} > [C]_{carotte}$) qui est intégrée dans le calcul du flux. Une correction a été systèmatiquement apportée pour chaque prélèvement à partir de la concentration mesurée dans la nourrice au cours du temps (Denis, 1999). Lorsque l'évolution des concentrations dans l'eau de fond est significative et linéaire (test t ; $P<0,05$), la pente obtenue permet de corriger l'évolution des concentrations dans l'eau surnageante contenue dans chaque carotte. Si la relation n'est pas linéaire, les valeurs moyennes des concentrations dans l'eau de fond sont utilisées pour réaliser la correction.

I.3.2 Méthode indirecte : les flux diffusifs

Selon le composé dissous à déterminer, les flux diffusifs à l'interface eau-sédiment ont été quantifiés selon deux méthodes indirectes : l'utilisation de microélectrode et le découpage des carottes sédimentaires. Ces méthodes indirectes reposent sur la mesure des gradients verticaux de concentration des substances dissoutes dans l'eau interstitielle. L'analyse de l'eau interstitielle est faite immédiatement après la phase d'incubation. La durée d'incubation varie en fonction de la vitesse de consommation de l'oxygène mesurée quasi instantanément.

A la fin des incubations, la première carotte, prise au hasard, a donc été immédiatement utilisée pour mesurer la concentration en oxygène de l'eau interstitielle (utilisation de microélectrodes) et deux autres carottes ont été sélectionnées pour le dosage de

l'ammonium. Le sédiment restant de chacune de ces trois carottes (ainsi que celui de la quatrième carotte) a été tamisé afin de recueillir la macrofaune.

a. Les microélectrodes à oxygène

Les profils de concentrations en oxygène dissous à l'interface eau-sédiment ont été mesurés à l'aide de microélectrodes de type Clark Unisense OX100 (Revsbech, 1989 ; Figure III. 9). Leur principe est basé sur la diffusion de l'oxygène au travers d'une membrane en silicone. Munie d'une cathode de référence interne, la microélectrode est couplée à un pico-ampèremètre qui permet la mesure de très faible courant électrique dont l'intensité est corrélée linéairement à la pression partielle d'oxygène au contact de la tête de la microélectrode. Les microélectrodes de type Clark Unisense OX100 possédent un diamètre de tête de 100 µm, un temps de réponse de l'ordre de 95 % de réponse en 5 s et une sensibilité à l'agitation du milieu inférieure à 2 %. L'utilisation d'un micromanipulateur manuel à permis d'obtenir une résolution verticale de l'ordre de 100 µm.

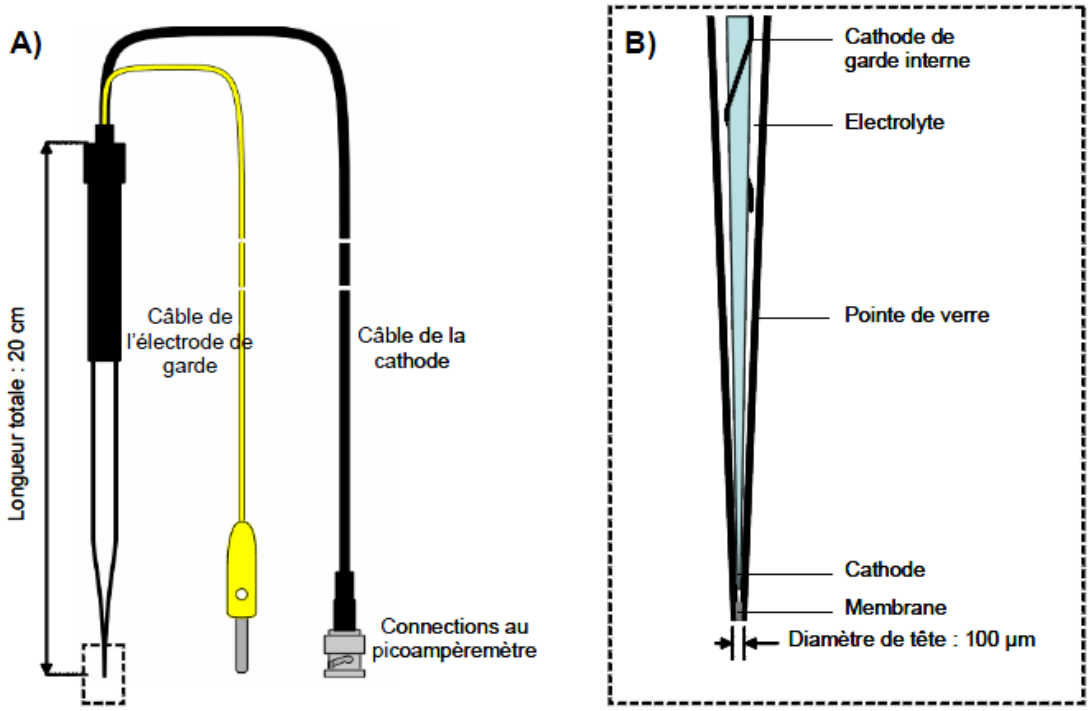


Figure III.9 : Représentation schématique de la microélectrode à oxygène Unisense™ OX100. A : vue générale ; B : détail de la pointe de la microélectrode (d'après Janson, 2007).

La microélectrode est calibrée, juste avant et après la série de mesures, afin d'obtenir les valeurs minimales et maximales de saturation en oxygène. L'étalonnage a été établi pour chaque série de mesure en considérant une relation linéaire entre la concentration en oxygène

mesurée dans une eau saturée en oxygène (100 % d'oxygène ; bullage pendant 10 min) et la concentration minimale d'oxygène (0 % d'oxygène) mesurée en profondeur dans un sédiment anoxique (environ 1 cm). La linéarité de la réponse de la microélectrode a été vérifiée par rapport à la méthode de Winckler (Aminot & Chaussepied, 1983) et la courbe de calibrage ainsi établie a servi de référence pour convertir les intensités électriques mesurées (en pA) en concentration d'oxygène ($\mu mol.l^{-1}$).

L'ensemble du dispositif permettant l'acquisition des profils verticaux d'oxygène est présenté sur la Figure III.10. Il se compose d'un micromanipulateur motorisé piloté par ordinateur (Unisense MM33-M), d'un pico-ampèremètre (Unisense PA2000) relié à un ADC (« Analog Digital Converter », qui permet de rendre les intensités mesurées compréhensibles par l'ordinateur) et une microélectrode à oxygène OX100. Le logiciel Profix (Pyro-imagination) permet d'acquérir des données de façon automatique, de contrôler le système de descente de la microélectrode et d'obtenir de façon rapide et simple des profils d'oxygène avec une résolution verticale variable. Six à sept profils ont été réalisés à chaque incubation afin de tenir en compte en partie de la variabilité spatiale à petite échelle.

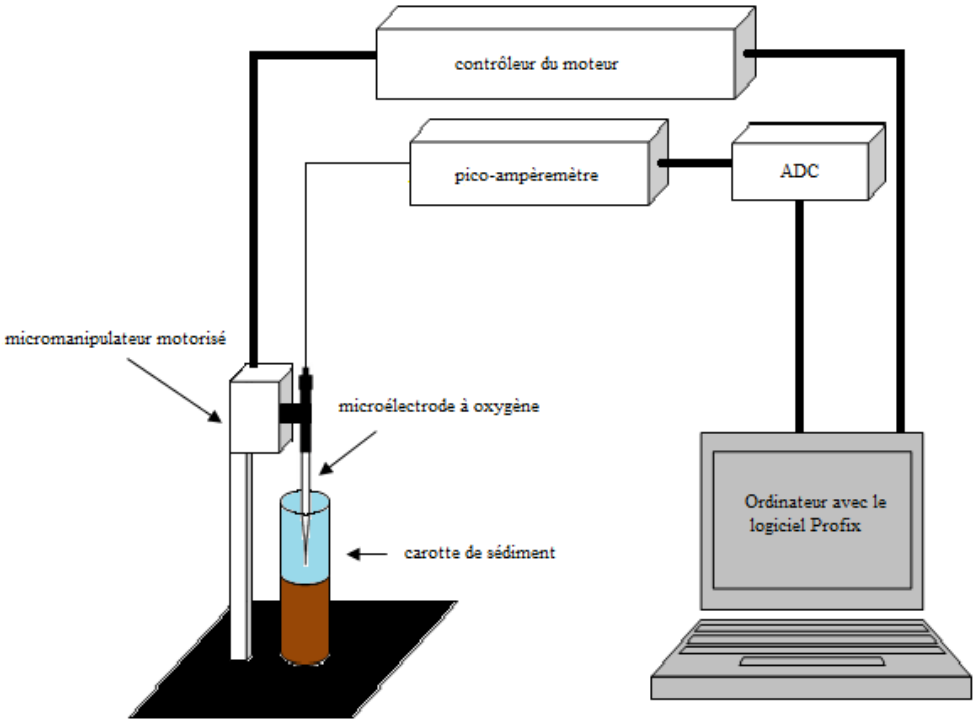


Figure III.10 : Schéma des différents éléments du dispositif de mesure de microprofils d'oxygène.

b. Découpes de carottes de sédiment

A la fin de l'incubation, les deux carottes sélectionnées pour le dosage de l'ammonium ont été sous-échantillonnées à l'aide de 7 sous-carottes de 2,6 cm de diamètre interne.
L'extraction par centrifugation est la méthode que nous avons adoptée pour cette étude. Six des sept sous-carottes ont été sélectionnées aléatoirement et ont fait l'objet d'un découpage tous les 0,5 cm jusqu'à 5 cm puis d'un découpage centimétrique de 6 à 10 cm de profondeur au moyen d'une bague transparente (Figure III.11). Les volumes d'eau interstitielle étant souvent très faibles, les vis-à-vis de trois sous-carottes ont été groupés avant l'extraction par centrifugation réfrigérée à 3000 tours.min^{-1} pendant 15 min. Le regroupement des vis-à-vis permet de s'affranchir de toute dilution tout en disposant de volume suffisant afin d'effectuer les dosages. L'eau interstitielle est recueillie dans des flacons de 20 ml en polypropylène après avoir été filtrée (Whatman GF/F, 0,7 µm). Les concentrations d'ammonium ont été déterminées selon la méthode décrite précédemment (Solorzano, 1969). La septième carotte a servi à la mesure de la porosité (décrit dans le paragraphe I.4.2).

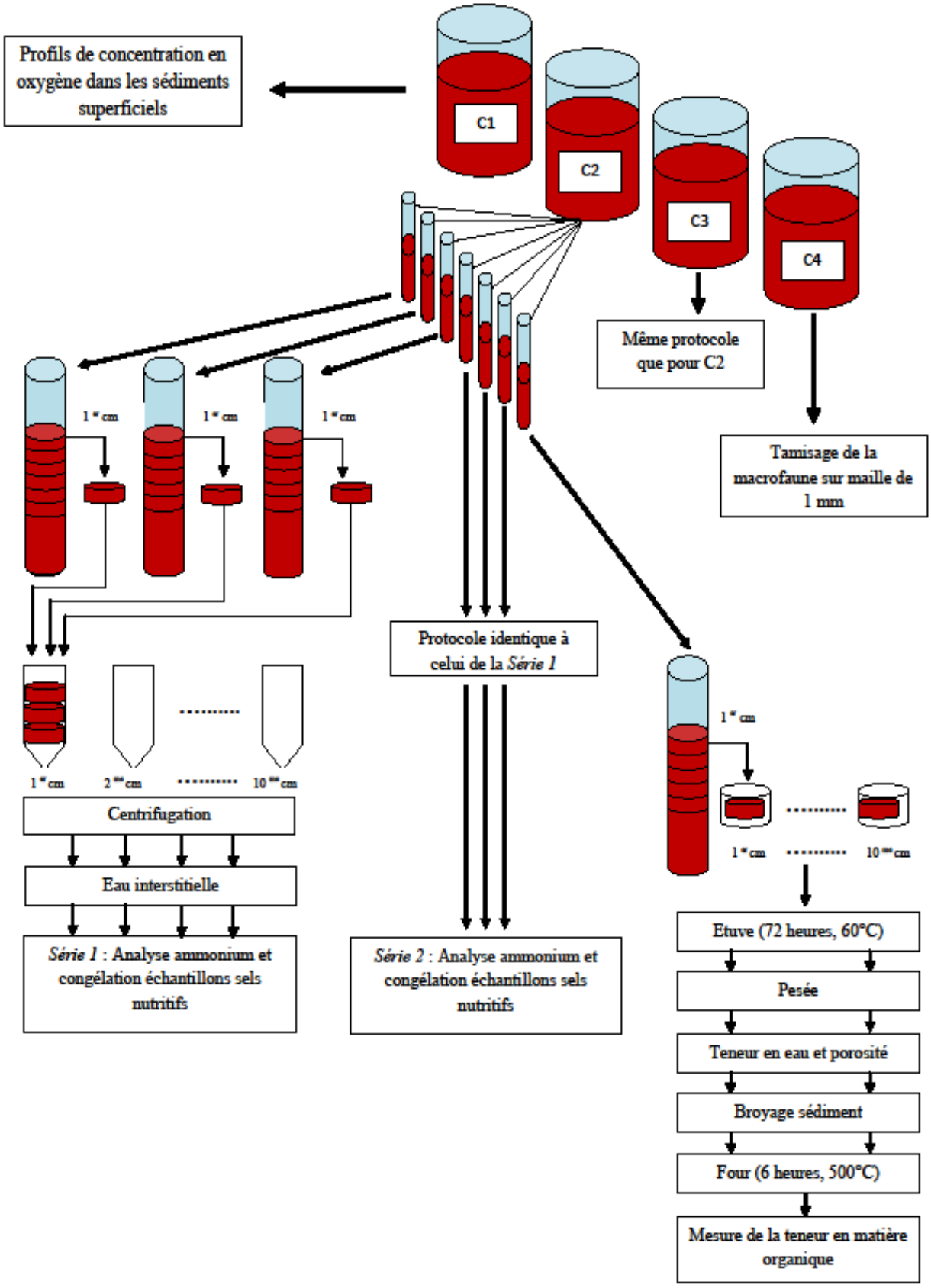


Figure III.11 : Protocole de sous-échantillonnage effectué pour l'analyse de l'eau interstitielle, de la porosité, de la matière organique et de la macrofaune lors des différentes campagnes.

c. Calcul des flux diffusifs

Les flux diffusifs sont calculés à partir des gradients de concentration des substances dissoutes dans la colonne sédimentaire. La pente de la régression linéaire des profils de concentration d'ammonium permet d'estimer le gradient de concentration de l'ammonium (C) en fonction de la profondeur (z) à l'interface eau-sédiment (z=0) : $(dC/dz)_{z=0}$. Le gradient ainsi obtenu est utilisé dans la première loi de **Fick** (Berner, 1980) et permet le calcul du flux diffusif (F_{diff}):

$$\mathbf{F}_{diff} = \varphi \times Ds \times \left(\frac{\Delta C}{\Delta z}\right)_{z=0}$$

Avec φ : la porosité du sédiment,

Ds : le coefficient de diffusion du soluté ($m^{-2}.h^{-1}$),

$(\frac{\Delta C}{\Delta z})_{z=0}$: la dérivée de la concentration des substances dissoutes (C ; $\mu mol.l^{-1}$) en fonction de la profondeur (z) à l'interface eau-sédiment (z=0),

J : le flux diffusif résultant à l'interface eau-sédiment ($\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$).

Le coefficient de diffusion du soluté **Ds** dépend de la vitesse de diffusion moléculaire Dm à la température mesurée *in situ*, et de la tortuosité **θ**, représentant la nature plus ou moins compacte du sédiment selon la formulation :

$$Ds = Dm/\theta^2$$

La tortuosité a été définie par Berner (1980). Elle correspond à la distance **dL** qu'un composé dissous (ion ou molécule) doit parcourir pour couvrir une distance linéaire **dx**. Ce rapport **dL/dx** est souvent calculé à partir de la porosité (**φ**). Plusieurs formulations de cette relation ont été proposées, mais selon Boudreau (1997) la meilleure équation, que j'ai donc retenue pour mes calculs est de type :

$$\theta^2 = 1 - 2.\ln(\varphi)$$

La diffusion moléculaire **Dm** ($cm^{-2}.s^{-1}$) d'un composé dissous est calculée à partir de sa diffusion moléculaire à une température de 0°C (**Do** ; $cm^{-2}.s^{-1}$), de la température ambiante du sédiment à laquelle les mesures ont été effectuées (**t** ; °C) et d'un coefficient spécifique de l'ion considéré (**a** ; $cm^{-2}.s^{-1}.°C^{-1}$) :

$$Dm = Do + at$$

Les valeurs de Do et a utilisées dans cette étude pour le calcul des flux diffusifs d'oxygène et d'ammonium proviennent de Soetaert et al. (1996) et Boudreau (1997) et sont présentées dans le tableau III.2.

Tableau III.2 : Coefficients de diffusion moléculaire D_0 à 0°C et du coefficient a pour les deux composés dissous étudiés.

	Do (10^{-6} $cm^{-2}.s^{-1}$)	a (10^{-6} $cm^{-2}.s^{-1}.C^{-1}$)	Références
O_2	11,05	0,447	Soetaert et al. 1996
NH_4^+	9,5	0,413	Boudreau, 1997

Les flux diffusifs d'oxygène sont généralement dirigés de la colonne d'eau vers le sédiment. Par convention, ils sont négatifs. Ces flux diffusifs d'oxygène sont généralement exprimés en termes de Diffusive Oxygen Uptake (DOU), assimilés à une demande benthique en oxygène. Dans ce contexte, les flux diffusifs d'oxygène ont été exprimés en valeur positive. Dans notre étude, les profils verticaux de concentrations d'oxygène à l'interface entre l'eau et le sédiment ont été modélisés avec le logiciel *Profile*® (Berg et al. 1998). Ce logiciel permet d'effectuer des ajustements de courbes théoriques sur les valeurs observées et de calculer les valeurs des taux de réaction (production nette ou respiration) en fonction de la profondeur et en tenant compte du gradient de porosité à l'interface eau sédiment. Ces valeurs sont supposées constantes sur des profondeurs d'épaisseur fixe. Un exemple d'ajustement de profil est présenté en Figure III.12.

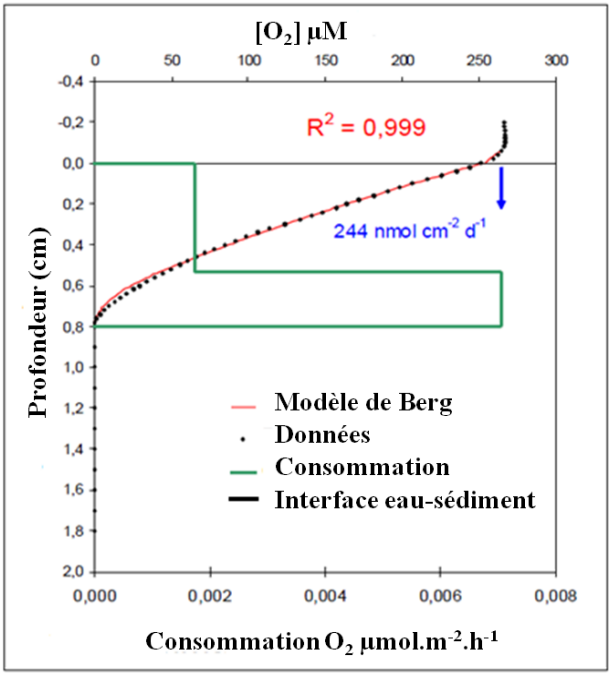


Figure III.12 : Exemple de profil obtenu par modélisation avec le logiciel *Profile*®. Les points correspondent au profil mesuré, le trait rouge correspond au profil ajusté grâce au modèle de Berg (1998) et le trait vert correspond au profil de consommation.

I.4. Caractéristiques sédimentologiques

I.4.1 Granulométrie

Pour chaque station échantillonnée, un prélèvement à la benne van Veen a été réalisé afin d'analyser la composition granulométrique du sédiment. Le sédiment a tout d'abord été tamisé à l'eau douce sur une toile de maille carré de 50 µm afin d'éliminer l'excès de sel et de séparer la fraction pélitique. Les différentes fractions de sédiment ont ensuite été séchées à l'étuve pendant environ 72h à 110°C. Puis, le sédiment (hormis la fraction pélitique, déjà dissociée du reste) a été tamisé sur une colonne vibrante (RETSCH type AS200) munie de 18 tamis de mailles carrées (norme AFNOR). Ces 18 tamis ont été dissociés en trois séries et les temps de tamisage pour chacune de ces séries sont de 10 min pour les fractions supérieurs à 0,80 mm et de 20 min pour les plus fines (Dewarumez, 1979 ; Prygiel, 1987 ; Luczak, 1996).

- 1 ère série : 6 tamis de 5 à 0,80 mm de vide de maille (10 min) ;
- 2 ème série : 6 tamis de 0,63 à 0,20 mm de vide de maille (20 min) ;
- 3 ème série : 5 tamis de 0,16 à 0,05 mm de vide de maille (20 min).

Chaque refus de tamis et la fraction pélitique (< 0,05 mm) ont été pesés à 0,01 g près sur une balance de précision (Sartorius type 1507). Les résultats ainsi obtenus sont exprimés en pourcentage par rapport au poids sec total de l'échantillon. Les différentes fractions granulométriques identifiées (Tableau III.3) ont été groupées en fonction d'une classification dérivée de celle de Larsonneur (1977), et basée sur les normes françaises AFNOR.

Tableau III.3 : Fractions granulométriques dérivées de la classification de Larsonneur (1977).

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

I.4.2 Porosité

La porosité φ d'un sédiment correspond au rapport entre le volume d'eau contenue dans le sédiment et le volume de sédiment humide. La porosité est dépendante de la nature et de l'arrangement des grains, c'est-à-dire de la compaction du sédiment, qui est elle-même liée au classement et à la forme des grains, ainsi qu'au mode de dépôt. La porosité est un rapport de volumes, et ne possède donc pas d'unité : elle varie entre 0 et 1.

Les profils de porosité ont été obtenus à partir du découpage centimétrique de 2 sous carottes de 2,6 cm de diamètre issues du même prélèvement. Chaque tranche de 1 cm a été placée dans un flacon préalablement pesé à vide (Poids vide, g). Le flacon a été de nouveau pesé pour obtenir le poids humide (Poids humide, g) puis placé à l'étuve pendant 72 h à 60°C. Une nouvelle pesée a permis de déterminer la masse du sédiment sec (Poids sec, g).

La porosité est obtenue à partir de la formulation suivante (Manheim et al. 1974) :

$$\boldsymbol{\varphi} = \frac{\dfrac{(\boldsymbol{Poids\ humide - Poids\ sec})}{\boldsymbol{m_{H2O}}}}{\left[\dfrac{(\boldsymbol{Poids\ humide - Poids\ sec})}{\boldsymbol{m_{H2O}}} + \dfrac{(\boldsymbol{Poids\ sec - Poids\ vide})}{\boldsymbol{m_{sed}}}\right]}$$

Avec m_{H2O} : la masse volumique de l'eau interstitielle (1 $g.cm^{-3}$)
m_{sed} : la masse volumique de la fraction solide (2,65 $g.cm^{-3}$; Mackin & Aller, 1984)

Globalement, les sédiments de type sableux sont caractérisés par une porosité comprise entre 0,3 et 0,5, alors que les sédiments de type vaseux peuvent atteindre des porosités élevées (jusqu'à 0,95) dans les centimètres superficiels du sédiment.

I.4.3 Matière organique

La quantification de la matière organique a été réalisée sur les échantillons utilisés pour la mesure de la porosité par la méthode de perte au feu (Luczak et al. 1997). Par cette méthode, on suppose que la totalité de la matière organique présente dans le sédiment est brulée pour une température de l'ordre de 500°C. Pour chaque échantillon, 6 g environ de sédiment sec ont été placés dans trois coupelles en aluminium préalablement pesées (Poids vide (PV), g). Les coupelles ont ensuite été séchées à l'étuve à 60°C pendant 72h (afin d'enlever toute trace d'humidité), puis de nouveau pesées (Poids sec (PS), g) et enfournées à 500°C pendant 6 h. Une dernière pesée a été effectuée à la sortie du four (Poids calciné (PC),

g), après retour de l'échantillon à température ambiante dans un dessiccateur. La teneur en matière organique est calculée par la formule suivante et est exprimée en pourcentage du poids total de sédiment sec. :

$$\boldsymbol{MO}\ (\%) = \frac{(\boldsymbol{PS} - \boldsymbol{PC}) \times \mathbf{100}}{(\boldsymbol{PS} - \boldsymbol{PV})}$$

I.5. Caractéristiques biologiques : la macrofaune

A la suite de l'analyse des carottes sédimentaires, la carotte de sédiment préservée pour l'analyse de la macrofaune ainsi que les sédiments restant après l'analyse de l'eau interstitielle ont été tamisés sur une toile métallique à maille carrée de 1 mm et le refus de tamis a ensuite été fixé dans une solution de formaldéhyde dilué à 10 %. Nous avons bien evidemment tenu compte de la surface réelle sur laquelle les mesures ont été faites.

La macrofaune a ensuite été triée, puis déterminée jusqu'au rang spécifique sous loupe binoculaire avant d'être dénombrée (Abondance), pesée et calcinée (Biomasse). L'abondance et la biomasse de la macrofaune benthique ont été déterminées par espèce et par carotte. L'abondance a été exprimée en ind.0,016 m^{-2} (0,016 m^{-2} représente la surface de la carotte sédimentaire et l'on considère que la profondeur de pélèvement (carottes) est suffisante pour inclure la grande majorité des espèces benthiques).

La biomasse de la macrofaune est généralement obtenue par la méthode du poids sec libre de cendre (PSLC). La macrofaune est séchée à l'étuve à 60°C pendant au moins 48h. Elle est ensuite pesée le plus précisément possible (10^{-4} g, poids sec), puis calcinée au four à 500 ± 20°C pendant 6 h afin de permettre une calcination complète de la matière organique sans agir sur la matière minérale présente (coquilles de mollusques…) et pesée à nouveau (poids calciné). La différence entre les deux pesées donne le poids sec libre de cendre (PSLC) et la biomasse a été exprimée en mg(PSLC).0,016 m^{-2}.

Traditionnellement, les données macrobenthiques utilisées correspondent aux indices faunistiques classiques (richesse spécifique, abondance, biomasse, indice de diversité). Dans cette étude, nous nous sommes focalisés sur la **diversité spécifique** des peuplements en faisant appel à différents indices : richesse en espèces, abondances, biomasse, diversité de Shannon-Weaver et équitabilité.

I.5.1 Richesse spécifique

La richesse spécifique (S) est définie comme le nombre d'espèces présent à une échelle spatiale donnée. Elle a été exprimé en taxa.0, 016 m^{-2}.

I.5.2 Diversité spécifique

La diversité spécifique a été calculée à l'aide de l'indice de diversité de Shannon-Weaver (H' ; Shannon et Weaver, 1949) et de l'équitabilité de Piélou (J ; Piélou, 1966).

Indice de diversité de Shannon-Weaver (1949)

L'indice de diversité de Shannon-Weaver (H') est l'indice le plus couramment utilisé en écologie. Il permet de mesurer la diversité spécifique d'un groupement. Au contraire de la richesse spécifique, qui est un chiffre brut, cet indice prend aussi en compte l'abondance relative des espèces (Ramade, 1994). Cet indice convient bien à l'étude comparative des peuplements car il est relativement indépendant de la taille de l'échantillon. Il reflète donc la répartition des individus entre les espèces au sein d'une communauté:

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

Avec : S : nombre d'espèces dans le prélèvement

p_i : fréquence relative de l'espèce i dans le prélèvement

H' est nul si tous les individus de l'échantillon appartiennent à une seule et même espèces. Il est faible si une ou un petit nombre d'espèces domine l'échantillon. Il devient maximal et égal à log_2S quand tous les individus sont équitablement répartis entre les espèces (Frontier, 1983).

Indice d'équitabilité de Piélou (1966)

L'équitabilité de Piélou (J) représente le rapport de l'indice de diversité de Shannon-Weaver (H') à l'indice maximal théorique dans le peuplement (log_2S).

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

Avec : H' : indice de Shannon-Weaver

S : richesse spécifique totale de l'échantillon.

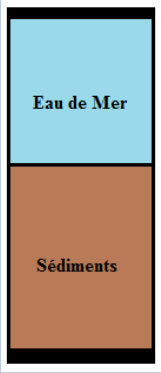
Cet indice est également appelé indice d'équirépartition (Blondel, 1979) et varie de 0 à 1. Il prend des valeurs faibles lorsqu'un petit nombre d'espèces domine et tend vers 1 quand les espèces ont des abondances identiques dans l'échantillon. Cet indice, indépendant de la richesse spécifique, est très utile pour la comparaison des dominances potentielles entre sites.

Le calcul de ces indices a néanmoins été complété par une étude basée sur les modes de bioturbation et les guildes trophiques des différentes espèces rencontrées au sein des peuplements. En effet, les espèces interagissant entre elles, tout comme avec leur milieu, elles créent une dynamique fonctionnelle, de laquelle découle le fonctionnement du système. Après le calcul des indices classiques, les espèces ont alors été classées en groupes fonctionnels :

- selon leur mode de bioturbation du sédiment (biodiffuseur, biodiffuseur à galeries, convoyeur, convoyeur inverse et régénérateur ; Annexes II et III). Chacun de ces groupes présente un mode particulier de remaniement des particules sédimentaires (François et al. 1997 ; François, 1999 ; François et al. 2001 ; François et al. 2002 ; Michaud et al. 2005).
- sur la base de leurs guildes trophiques (suspensivore, déposivore de surface, déposivore de sub-surface, carnivore et mixte ; Annexes II et III). Ces cinq groupes trophiques ont été déterminés d'après les travaux de Hunt (1925), Pearson (1971), Fauchald & Jumars (1979), De Luca & Roy (1983), Dauvin (1984), Gros & Hamon (1988) et Janson (2007). Dans cette étude, les Mixtes sont représentés par des espèces qui peuvent au minimum avoir deux guildes trophiques (exemple : *Owenia fusiformis* peut être suspensivore et déposivore de surface au stade juvénile et exclusivement suspensivore à l'âge adulte ; Desroy et al. 1997).

De plus, afin d'évaluer la représentativité des assemblages faunistiques présents dans les carottes sédimentaires, des prélèvements à la benne Van Veen (5) ont été réalisés en parallèle à l'échantillonnage des carottes sédimentaires. Ces échantillons ont été triés, déterminés, comptés (richesse spécifique, abondance), pesés (biomasse) et comparés aux données de macrofaune issues des carottes d'incubations.

Résumé



1. Etude des flux métaboliques (ARA1, ARA2 et ARO1)

Flux totaux

- Processus liés à la minéralisation et à l'activité biologique
- Incubation de 4 carottes sédimentaires
- Mesure de la concentration d'O_2 (méthode de Winkler : Aminot & Chaussepied, 1983) et de NH_4^+ [méthode de Solorzano (1969)]

Flux diffusifs

- Diffusion moléculaire
- O_2 : profils obtenus par microélectrodes et calculés grâce au logiciel *Profile*® (modèle de Berg et al. 1998)
- NH_4^+ : découpage de carottes pour extraction de l'eau interstitielle (Covelli et al. 1999 ; Hancock et al. 2000 ; Denis & Grenz, 2003)

Microélectrode

Flux d'irrigation

- Activité biologique (bioturbation + bioirrigation)
- **Flux d'irrigation = Flux totaux – Flux diffusifs**

2. Caractéristique sédimentaire

Granulométrie

- Composition granulométrique du sédiment
- 1 benne Van Veen
- Tamisage (18 tamis de maille 5 à 0,05 mm) + Pesées des différentes fractions sédimentaires

Benne Van veen

Porosité

- Rapport de volume
- Pesées des différentes tranches de sédiments, provenant des carottes de sédiments découpées, avant et après séchage (étuve : 72h à 60°C)

Matière organique

- % du poids total de sédiment sec
- Méthode de perte au feu (étuve : 72h à 60°C et four : 6h à 500°C)

3. **Caractéristiques biologiques**

Macrofaune

- Sédiment restant des quatre carottes utilisées pour les incubations et la mesure des flux diffusifs
- Tamisage du sédiment et fixation des individus au formol
- Tri, détermination, comptage (Abondance), Pesées (Biomasse)
- Classification des espèces en modes de bioturbation et en guildes trophiques

Balance Sartorius de type 1507

I.6. Traitements statistiques

Les variations spatiales et temporelles des caractéristiques sédimentaires (porosité, matière organique et granulométrie) entre les trois stations ont été testées en utilisant une ANOVA, suivie d'un test de comparaisons multiples (S-N-K, $\alpha = 0,05$; Scherrer, 1984) ou un test de Friedman ($\alpha = 0,05$; Scherrer, 1984). Pour le site de Gravelines (ARA2), un t-test ($\alpha = 0,05$; Scherrer, 1984) a été employé pour comparer les deux campagnes (sites échantillonnés uniquement en février et juillet 2010). Pour les mesures de flux, en raison du nombre limité de réplicats à chaque station (quatre carottes incubées en parallèle), toutes les données ont été considérées comme non normales en raison de l'absence d'homogénéité des variances: une transformation Log a du être réalisée sur les données et une approche non-paramétrique a donc été appliquée. Les différences temporelles et spatiales entre les trois stations ont été évaluées par un test de Kruskall-Wallis (KW, $\alpha = 0,05$; Scherrer, 1984) suivi d'un test de comparaisons multiples de type S-N-K ($\alpha = 0,05$; Scherrer, 1984). Pour le site de Gravelines (ARA2), un test de Wilcoxon-Mann-Whitney ($\alpha = 0,05$; Scherrer, 1984) a été utilisé pour comparer les deux campagnes.

II. Résultats

II.1. Caractéristiques sédimentaires

II.1.1 Granulométrie

Les sédiments superficiels ont été classés en six catégories allant des pélites (<0,05 mm) aux graviers grossiers (> 5 mm).

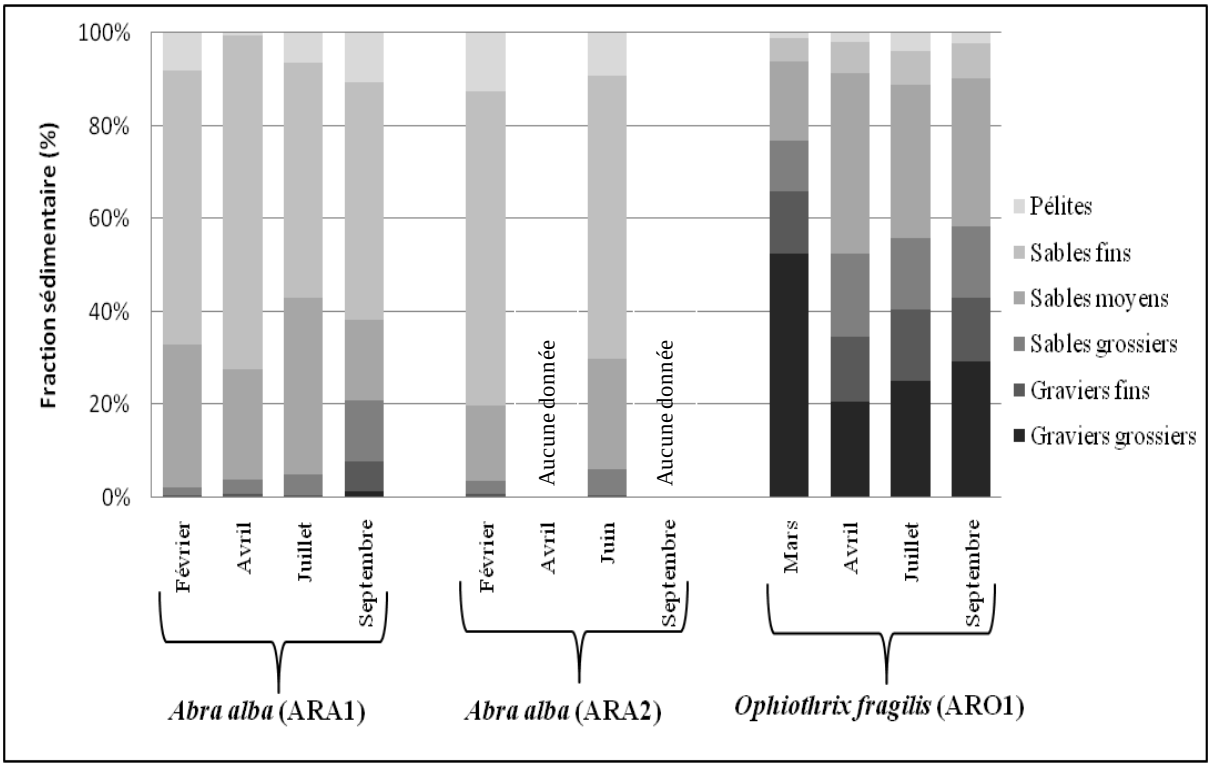


Figure III.13 : Distribution des différentes fractions sédimentaires (selon la classification de Chamley, 1987) dans les sédiments superficiels des trois stations échantillonnées au cours des différentes saisons.

Les stations ARA1 et ARA2 s'apparentent à des sables fins avec une distribution unimodale centrée sur la classe] 0,160 – 0,200 mm], tandis que la station ARO1 est caractérisée par une distribution bimodale avec un mode majeur correspondant aux sables moyens] 0,160 - 0,400 mm] et un mode mineur correspondant aux graviers grossiers (> 5 mm ; Figure III.13). La quantité de pélites sur ces trois stations est faible, comprise entre 0,5 % à la station ARO1 et 13% sur ARA2. Globalement (en prenant en compte les trois stations), il n'y a pas de changement temporel de la granulométrie (t-test ; $p < 0,05$). Néanmoins, la quantité de graviers grossiers est plus élevée en mars 2011 sur le site ARO1 (52,5 % contre ~ 25% pour les trois autres dates) et la fraction de pélites semble varier légèrement aux cours du

temps à la station ARA1 (entre 6 et 11 %). Les histogrammes de fréquence pondérale et la courbe cumulative pondérale de chaque station et de chaque saison sont présentés en annexe I.

II.1.2 Porosité

La porosité a été étudiée sur l'ensemble de la colonne sédimentaire échantillonnée, soit une profondeur de 7 cm pour les carottes sédimentaires de cette étude. Pour avoir une vue synoptique de ces données, la porosité de surface (0-1 cm) et sur le reste de la colonne sédimentaire (1 – 7 cm) ont été calculées pour chaque station et pour chaque saison (Tableau III.4).

Tableau III.4 : Caractéristiques sédimentaires [porosité et pourcentage de matière organique (exprimé par rapport à la masse de sédiment sec)] des sédiments superficiels étudiés.

Stations	Dates d'échantillonnage	Porosité (0-1 cm/1-7 cm)	Matièreorganique (0-3 cm)
Baiede Seine (embouchure) ARA1	Février	0,44/ 0,41	1,23± 0,14
	Avril	0,58/ 0,52	3,45± 0,41
	Juillet	0,62/ 0,45	3,60± 0,72
	Septembre	0,63/ 0,52	3,69± 0,51
Baiede Seine (Antifer) ARO1	Mars	0,53/ 0,39	1,89± 0,75
	Avril	0,38/ 0,36	1,84± 0,75
	Juillet	0,61/ 0,40	3,00± 2,09
	Septembre	0,43/ 0,37	1,83± 0,25
Détroitdu Pas de Calai (Gravelines) ARA2	Février	0,46/ 0,42	1,16± 0,36
	Avril	n.d.	n.d.
	Juin	0,52/ 0,43	1,70± 0,16
	Septembre	n.d.	n.d.

Les valeurs de porosité de surface sont comprises entre 0,38 (station ARO1) et 0,63 (station ARA1). Une nette augmentation de cette porosité de surface a été enregistrée en juillet pour les trois sites (t-test ; $p < 0,05$). En profondeur, la porosité mesurée est comprise entre 0,36 (ARO1, avril 2010) et 0,52 (ARA1, avril et septembre 2010) sur les trois stations. Certains profils de porosité (Figure III.14) sont homogènes le long de la colonne sédimentaire pour certaines dates d'échantillonnage (en février et avril sur ARA1 ; en avril et septembre sur ARO1 ; et en février sur ARA2). En revanche, les profils obtenus aux autres dates montrent une diminution de type exponentiel avec des porosités plus élevées dans les premiers centimètres. Sur le site ARA1, le profil vertical de porosité de février est significativement différent des trois autres dates (Friedman; $p < 0,0001$). Sur ARO1, les profils verticaux d'avril et de juillet montrent une différence très marquée avec les autres profils (mars et septembre ;

Friedman ; $p < 0,0001$). Enfin, sur le site ARA2, le profil vertical obtenu en juillet est significativement différent de celui de février (Wilcoxon ; $p < 0,05$).

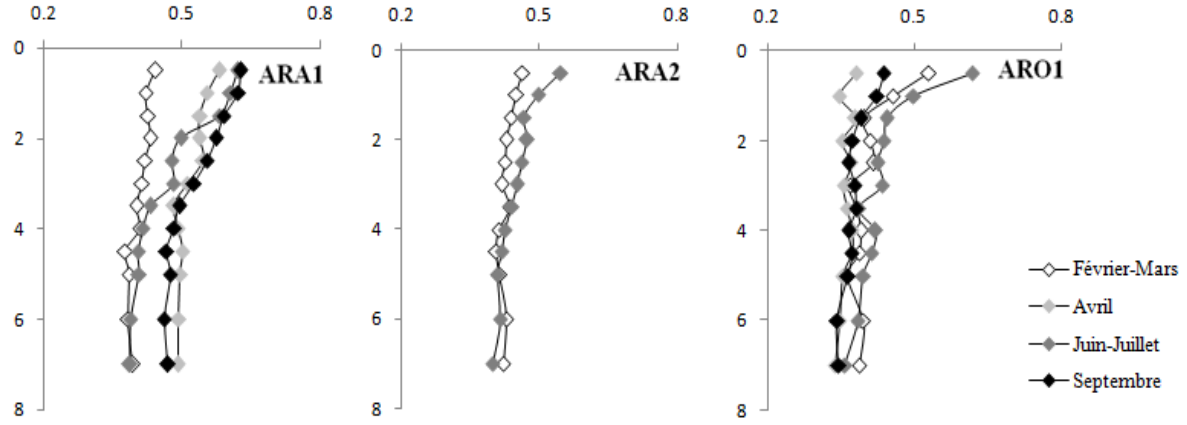


Figure III.14 : Profils moyens (n = 4) de porosité (abscisses) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) pour les sédiments échantillonnés au cours des différentes campagnes en mer.

II.1.3 Matière organique

L'analyse centimétrique de la teneur de la matière organique n'a pas permis de mettre en évidence un gradient vertical de distribution excepté en juin-juillet sur ARA1 et ARO1 et en septembre sur ARA1, dates pour lesquelles les plus fortes teneurs en matière organique ont été enregistrées en surface du sédiment. Une moyenne du pourcentage de matière organique (0-3 cm) a donc été considérée pour chaque station et chaque saison (Tableau III.4). A l'instar de la porosité, les taux de matière organique sont plus élevés en juin-juillet (voire septembre pour ARA1) et une forte corrélation est ainsi observée entre la porosité et le pourcentage de matière organique ($r = 0,841$; $p < 0,05$). Aucune différence significative n'a été observée entre les stations (ANOVA ; $p = 0,198$) et entre les saisons (ANOVA ; $p = 0,353$).

II.2. Caractéristiques hydrologiques de l'eau de fond

II.2.1 Température et salinité

Au cours de cette étude, la température a naturellement suivi l'évolution saisonnière, étant comprise entre 5 et 7°C en février-mars pour atteindre une température de 18°C en juillet-septembre (Tableau III.1). La température est spatialement homogène au cours des différentes saisons (t-test ; $p = 0,942$) même si les échantillonnages ont été réalisés avec un petit décalage dans le temps. La salinité a peu varié au cours de l'échantillonnage, comprise entre 32,3 et 34,7 en février-mars et entre 31,1 et 32,6 en juillet-septembre. Malgré l'absence

de différence spatiale significative au cours des différentes saisons (t-test ; p = 0,154), les valeurs de salinité enregistrées sur le site ARA2 (moyenne annuelle : 33,7 ± 1,48) sont légèrement plus élevées que sur les sites de Baie de Seine ARA1 (moyenne annuelle : 32,2 ± 0,43) et ARO1 (moyenne annuelle : 32,0 ± 0,99).

II.2.2 Oxygène dissous (O_2)

Les concentrations d'oxygène dissous mesurées dans l'eau de fond des stations échantillonnées ont montré une diminution significative (Figure III.15) de février à septembre (ANOVA ; $p < 0,01$). Il faut rappeler que la solubilité de l'oxygène dans l'eau de mer est fortement dépendante de la température, une élévation de la température entraînant une diminution de la concentration maximale d'oxygène dans l'eau. Au cours de ce suivi, les concentrations en oxygène de l'eau de fond sont comprises entre 96 % et 111 % de saturation, avec une seule valeur de 'sous-saturation' légèrement plus marquée en juillet (90 %) sur le site ARA1. En outre, les concentrations en oxygène dissous dans l'eau de fond ne sont jamais significativement différentes entre les trois sites (ANOVA ; p = 0,870).

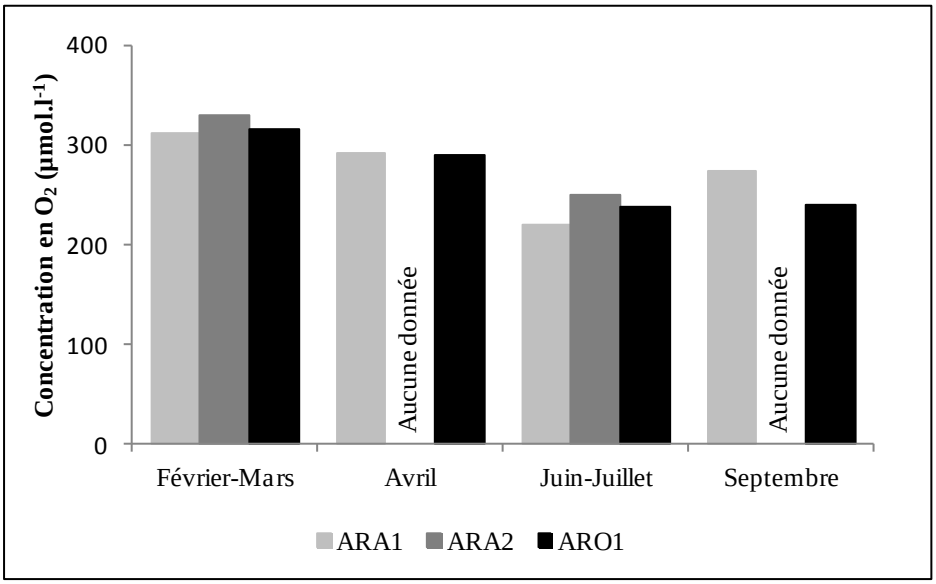


Figure III.15 : Concentrations moyennes d'oxygène dissous mesurées dans l'eau de fond des trois sites échantillonnés entre février et septembre.

II.2.3 Ammonium (NH_4^+)

Les concentrations d'ammonium dans l'eau de fond sont variables entre les stations et entre les campagnes (Figure III.16). Les valeurs les plus élevées sont enregistrées en juin-juillet pour les trois sites (12,77 µmol.l^{-1} sur ARA1, 9,20 µmol.l^{-1} sur ARA2 et 3,47 µmol.l^{-1} sur ARO1). Des différences significatives ont été enregistrées entre les stations

(KW ; p < 0,001) avec les valeurs les plus faibles observées systématiquement sur le site d'Antifer (ARO1) et les valeurs les plus élevées toujours relevées au niveau de l'embouchure de la Baie de Seine (ARA1). Au niveau temporel, les mois d'avril et septembre sont significativement différent des mois de février-mars et juin-juillet (KW ; p < 0,001).

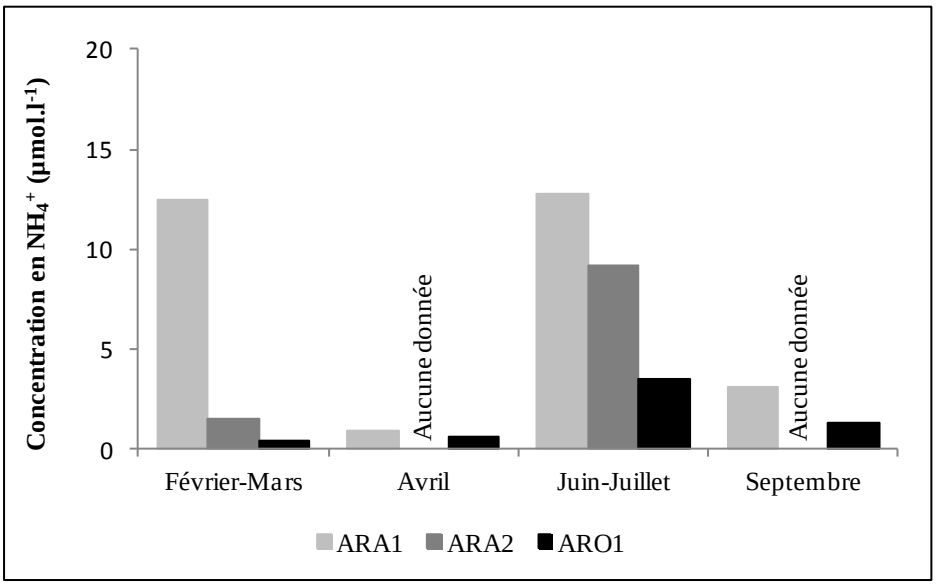


Figure III.16 : Concentrations moyennes d'ammonium mesurées dans l'eau de fond des trois sites échantillonnés entre février et septembre.

II.3. Flux à l'interface eau-sédiment

II.3.1 Flux totaux

La mesure des échanges de substances dissoutes entre l'eau surnageante et le sédiment a été réalisée en utilisant la méthode d'incubation de carottes sédimentaires. Pour rappel, les flux totaux représentent l'ensemble des processus, liés à la fois à la minéralisation et à l'activité biologique se déroulant dans le système. Les flux moyens à l'interface eau-sédiment, calculés sur les quatre carottes pour l'ensemble des campagnes d'échantillonnage, sont présentés sur les figures III.17 et III.18. En raison du nombre limité de réplicats à chaque station (quatre carottes incubées en parallèle), toutes les données ont été considérées comme non normales et une approche non-paramétrique a donc été appliquée pour leur analyse statistique.

Les flux totaux d'**oxygène** mesurés sont pour la plupart significativement différents de zéro (seules 10 % des incubations ne montrent pas d'évolution significative) et toujours dirigés de la colonne d'eau vers le sédiment (Figure III.17). Le terme de demande benthique en oxygène (SOD, *Sediment Oxygen Demand*) est fréquemment employé dans ce genre

d'étude, et dans ce contexte ces demandes benthiques sont considérées comme positives. Les SOD moyennes sont comprises entre 228 ± 98 et 5796 ± 3253 µmol $O_2.m^{-2}.h^{-1}$. Au cours des différentes campagnes, les valeurs les plus fortes ont été mesurées au sein de la communauté à *Abra alba* du site de Gravelines (ARA2), respectivement 2268 ± 515 en février et 5796 ± 3253 µmol $O_2.m^{-2}.h^{-1}$ en juin 2010 (KW ; $p < 0,05$). Des différences significatives sont observées entre les stations pour les différentes dates de prélèvements (KW ; $p < 0,001$), les flux totaux d'oxygène sont nettement plus élevés (d'un facteur 6) sur la station ARA2 que sur les stations ARA1 (communauté à *Abra alba* de Baie de Seine) et ARO1 (communauté à *Ophiothrix fragilis* d'Antifer). Les plus fortes valeurs de SOD sont observées en juin-juillet sur les stations ARA2 et ARO1 et en septembre sur ARA1. Il existe une certaine similarité entre les stations ARA1 et ARO1 en ce qui concerne les niveaux de respiration benthique. Les trois premières dates montrent une évolution temporelle semblable de ces deux stations, mais la différence est marquée en septembre lorsque les valeurs de SOD augmentent sur ARA1 alors qu'elles diminuent sur ARO1.

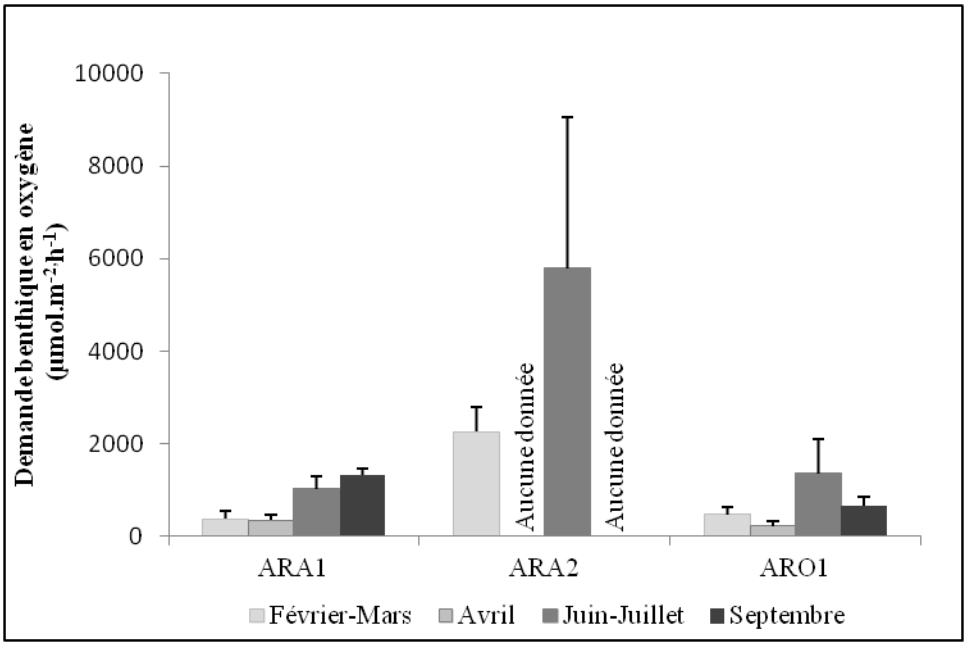


Figure III.17: Flux totaux moyens d'oxygène dissous (en µmol.$m^{-2}.h^{-1}$; + écarts-types) mesurés sur les trois sites et aux différentes saisons.

Les flux totaux d'**ammonium** sont généralement significatifs (seul 15 % des incubations ne montrent pas d'évolution) et dirigés du sédiment vers la colonne d'eau. Ces flux sont compris entre -2 ± 25 et 3079 ± 2211 µmol $NH_4^+.m^{-2}.h^{-1}$ (Figure III.18). En période printanière (avril), le sens des flux totaux d'ammonium traduit un pompage d'azote ammoniacal par le sédiment sur les sites ARA1 et ARO1 (respectivement -83 ± 76 et -12 ± 3

µmol $NH_4^+.m^{-2}.h^{-1}$). D'un point de vue spatial, des différences significatives ont été observées entre les stations pour les différentes dates de prélèvements (KW ; $p < 0,001$) avec les valeurs les plus élevées observées sur le site ARA2. Le relargage d'ammonium est aussi plus intense en juin-juillet sur les trois sites. Ces flux totaux d'ammonium sont également caractérisés par des écarts-types importants, soulignant l'hétérogénéité spatiale des relargages d'ammonium à l'échelle de la station.

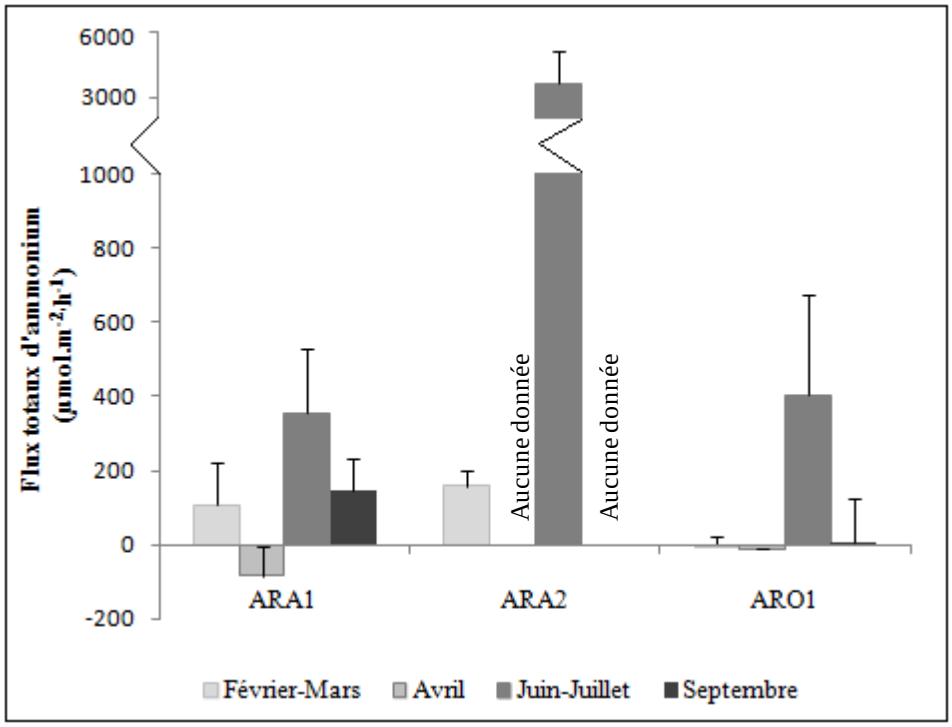


Figure III.18 : Flux totaux moyens d'ammonium (en µmol.$m^{-2}.h^{-1}$; + écarts-types) mesurés sur les trois sites et aux différentes saisons.

II.3.2 Flux diffusifs

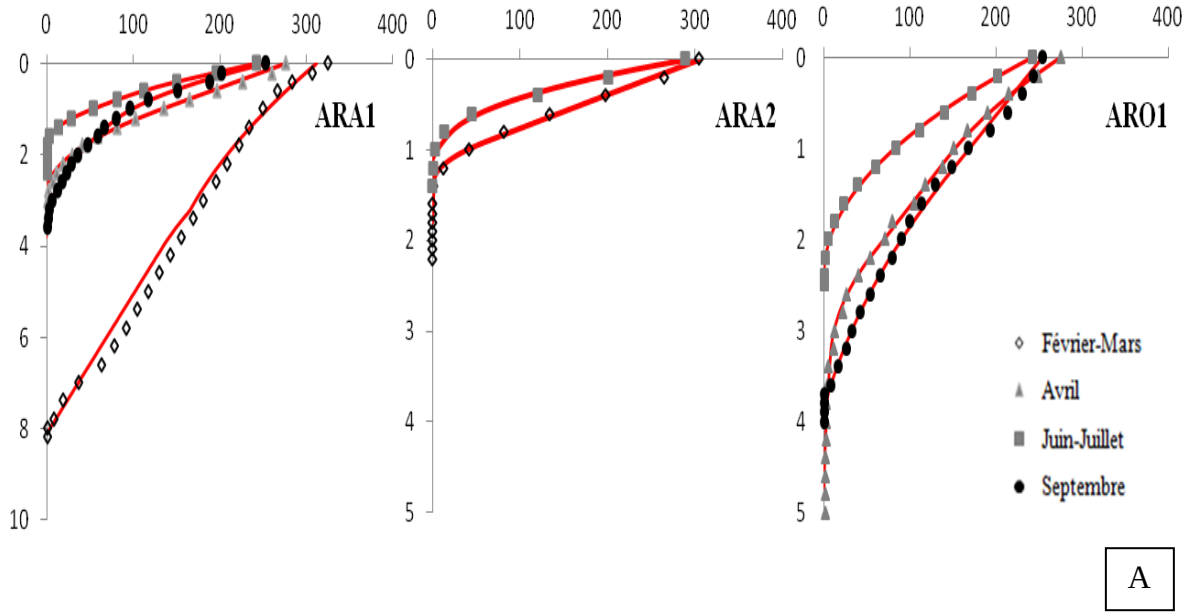
Les flux diffusifs à l'interface eau-sédiment ont été quantifiés selon deux méthodes indirectes : l'utilisation de microélectrode (mesure de l'oxygène dissous) et le découpage des carottes sédimentaires (mesure de l'ammonium). Ces méthodes indirectes reposent sur la mesure des gradients verticaux des substances dissoutes dans l'eau interstitielle, mais en raison des gradients supposés, les mesures ont été effectuées à deux résolutions verticales différentes.

Les profils moyens d'**oxygène** (moyenne des 6 profils réalisés pour chaque station et chaque date de prélèvement) obtenus lors de cette étude montrent une diminution progressive de la concentration en oxygène dans le sédiment (consommation de l'oxygène lors de l'oxydation de la matière organique ; Figure III.19 A). La profondeur de pénétration de

l'oxygène (OPD ; *Oxygen Penetration Depth*) dans l'eau interstitielle est assez similaire entre les différents sites et les différentes dates de prélèvements (entre 2 et 4 mm de profondeur), excepté en février sur ARA1 (OPD = 8 mm). Les flux diffusifs d'oxygène, calculés grâce à ces six profils avec le logiciel *Profile*®, sont tous dirigés de la colonne d'eau vers le sédiment et compris entre 61 ± 22 et 491 ± 273 µmol O2. $m^{-2}.h^{-1}$. Les flux les plus faibles sont mesurés à la station ARO1 (communauté à *Ophiothrix fragilis* d'Antifer) alors que les valeurs maximales sont enregistrées au sein des communautés à *Abra alba* d'ARA1 et ARA2 (Figure III.19 B). Ces flux diffusifs présentent des valeurs nettement plus faibles que les flux totaux mais présentent néanmoins une variabilité temporelle comparable.

Les profils de concentration d'**ammonium** dans l'eau interstitielle montrent généralement une accumulation de ce composé dissous avec la profondeur (Figure III.20 A). Les profils de juin-juillet sur les trois stations traduisent une accumulation d'ammonium beaucoup plus marquée sur toute la colonne sédimentaire. Pour les autres dates, l'accumulation d'ammonium dans l'eau interstitielle est beaucoup moins marquée, mais les profils se détachent très bien d'une période à l'autre. Les flux diffusifs sont toujours dirigés du sédiment vers la colonne d'eau et sont systématiquement inférieurs aux flux totaux d'ammonium mesurés par la technique d'incubation.

Les valeurs moyennes de ces flux diffusifs sont comprises entre 1,34 ± 1,71 µmol $NH_4^+.m^{-2}.h^{-1}$ (station ARO1) et 146,6 ± 135,3 µmol $NH_4^+.m^{-2}.h^{-1}$ (station ARA2). Une augmentation significative du relargage diffusif d'azote ammoniacal est mesurée de février-mars à juin-juillet sur l'ensemble des sites (KW ; $p < 0,05$; Figure III.20 B). Comme pour l'oxygène, les flux diffusifs d'ammonium des stations ARA1 et ARA2 évoluent de façon similaire entre les quatre dates d'échantillonnage. Sur le site ARA2, la même tendance est observée entre les prélèvements de février-mars et de juin-juillet.



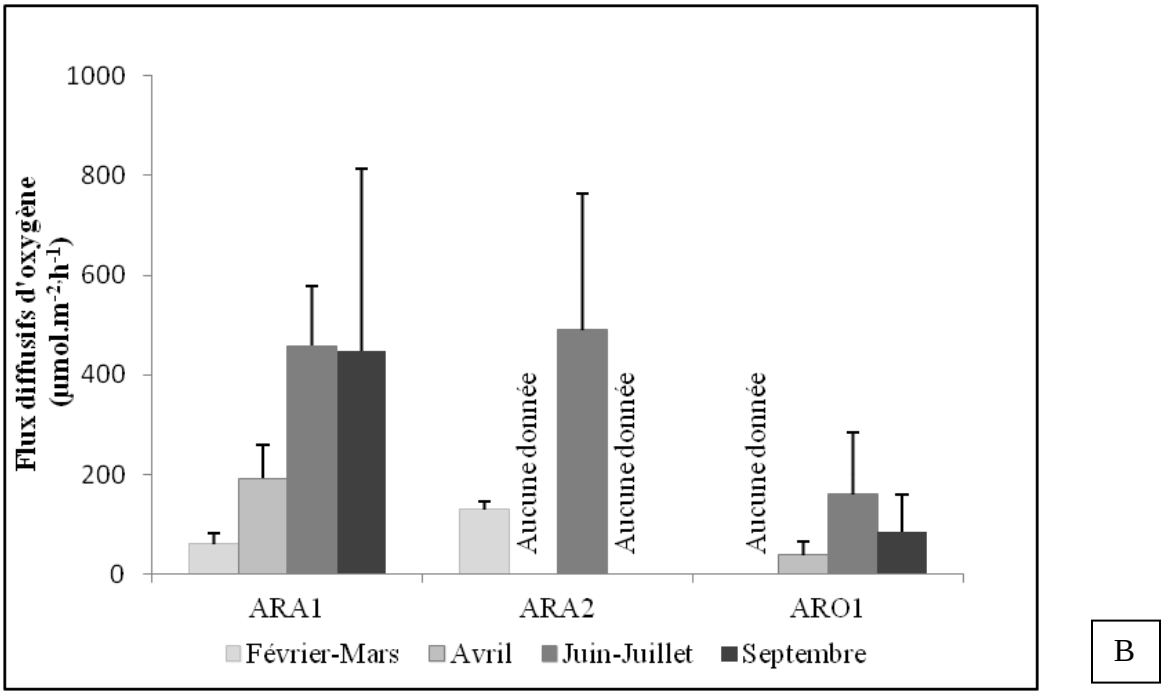
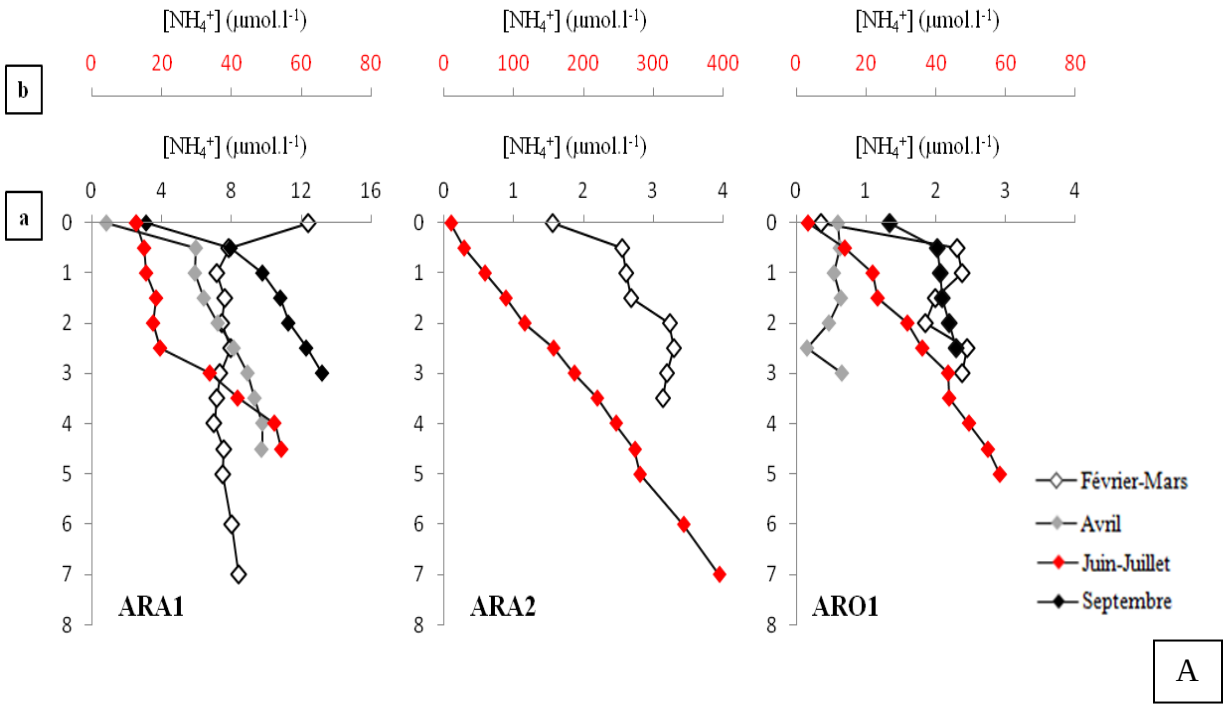


Figure III.19 : (A) Profils moyens (réalisés à partir de 6 profils) de concentrations d'oxygène (abscisses, en µmol.l^{-1}) en fonction de la profondeur (ordonnées en mm) mesurés au cours des différentes dates d'échantillonnage sur les différents sites. Le trait rouge correspond aux résultats obtenus avec le logiciel *Profile*®. L'échelle des ordonnées d'ARA1 est différente de celle de ARA2 et ARO1. (B) Représentation des flux diffusifs (µmol O_2. m^{-2}.h^{-1}; + écarts-types) calculés à partir de ces profils de concentration.



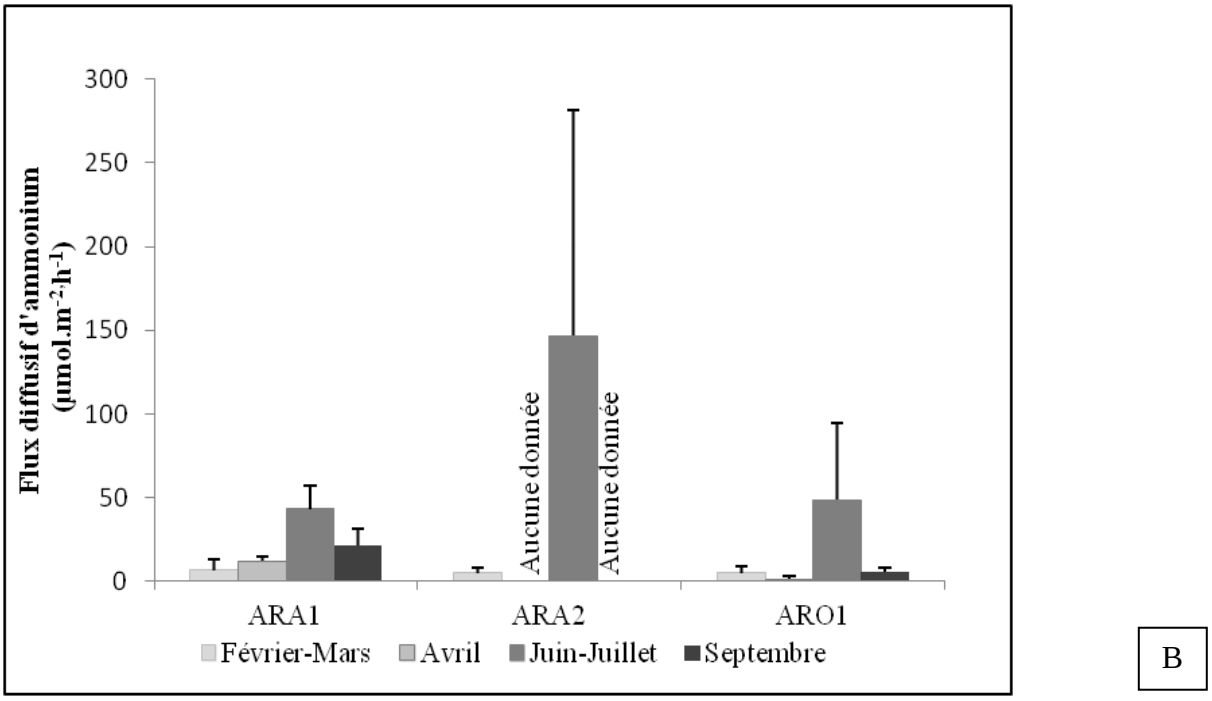


Figure III.20 : (A) Profils moyens de concentration d'ammonium (abscisses, en µmol.l^{-1}) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) mesurés au cours des différentes campagnes d'échantillonnage [l'abscisse (a) correspond aux dates de février-mars, avril et septembre alors que l'abscisse (b) correspond à juin-juillet]. (B) Représentation des flux diffusifs (µmol NH_4. m^{-2}.h^{-1}; + écarts-types) calculés à partir de ces profils de concentration en utilisant la loi de Fick.

II.3.3 Flux d'irrigation

Le calcul des flux d'irrigation permet de quantifier le rôle de la macrofaune dans les échanges dissous à l'interface eau-sédiment. Ces flux sont liés à la présence des organismes benthiques (bioturbation et bioirrigation) et sont généralement calculés comme la différence entre les flux totaux et les flux diffusifs.

Flux d'irrigation = Flux totaux - Flux diffusifs

Lorsque l'on considère l'ensemble des stations et des dates d'échantillonnage, les flux moyens d'irrigation d'**oxygène** représentent 74 ± 17 % des flux totaux moyens d'oxygène. Les valeurs moyennes de ces flux d'irrigation sont comprises entre 162 ± 101 µmol $O_2.m^{-2}.h^{-1}$ (station ARA1) et 5305 ± 3253 µmol $O_2.m^{-2}.h^{-1}$ (station ARA2) et suivent le patron général observé pour les flux totaux. En effet, les deux plus faibles valeurs sont enregistrées en avril sur les stations ARA1 et ARO1 et c'est au début (juin-juillet) et à la fin de l'été (début septembre) que les flux d'irrigation sont les plus élevés (Figure III.21). Des différences significatives ont été enregistrées entre les stations (KW ; $p < 0,001$) avec des flux d'irrigation plus élevés au niveau du site de Gravelines (ARA2), en relation avec les flux totaux très intenses enregistrés sur ce site.

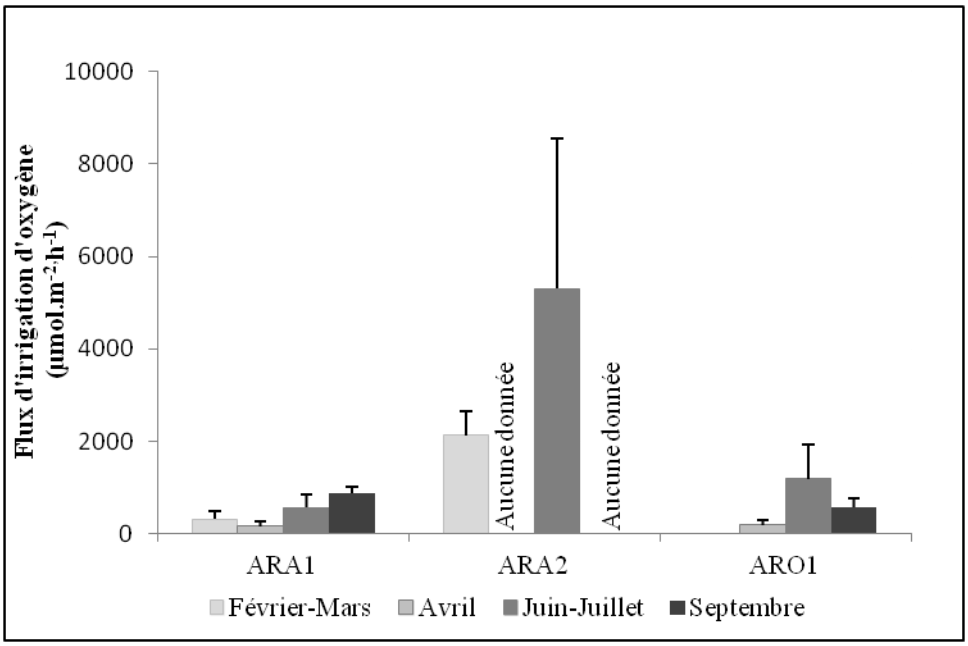


Figure III.21 : Flux d'irrigation moyens d'oxygène (en µmol.$m^{-2}.h^{-1}$; + écarts-types) mesurés sur les trois sites et aux différentes saisons.

Les flux d'irrigation d'**ammonium** représentent en moyenne 83 % ± 5 % des flux totaux moyens d'ammonium. En avril, ces flux d'irrigation sont négatifs sur les deux sites ARA1 et ARO1 (respectivement -71,8 ± 76.8 et -11,4 ± 3,82 µmol.m^{-2}.h^{-1}), montrant ainsi un pompage d'ammonium par le sédiment (Figure III.22). Pour les autres périodes d'échantillonnage, les flux d'irrigation sont tous synonymes d'un relargage d'ammonium du sédiment vers la colonne d'eau. De plus, comme pour l'oxygène, des différences significatives ont été observées entre les stations (KW ; $p < 0,001$) et entre les périodes d'échantillonnage (Figure III.22) (KW ; $p < 0,001$). La station ARA2 présente des flux d'irrigation d'ammonium très élevés en juin-juillet comparés aux deux autres stations et au niveau temporel, le prélèvement d'avril est significativement différent des autres dates d'échantillonnage (KW ; $p < 0,001$).

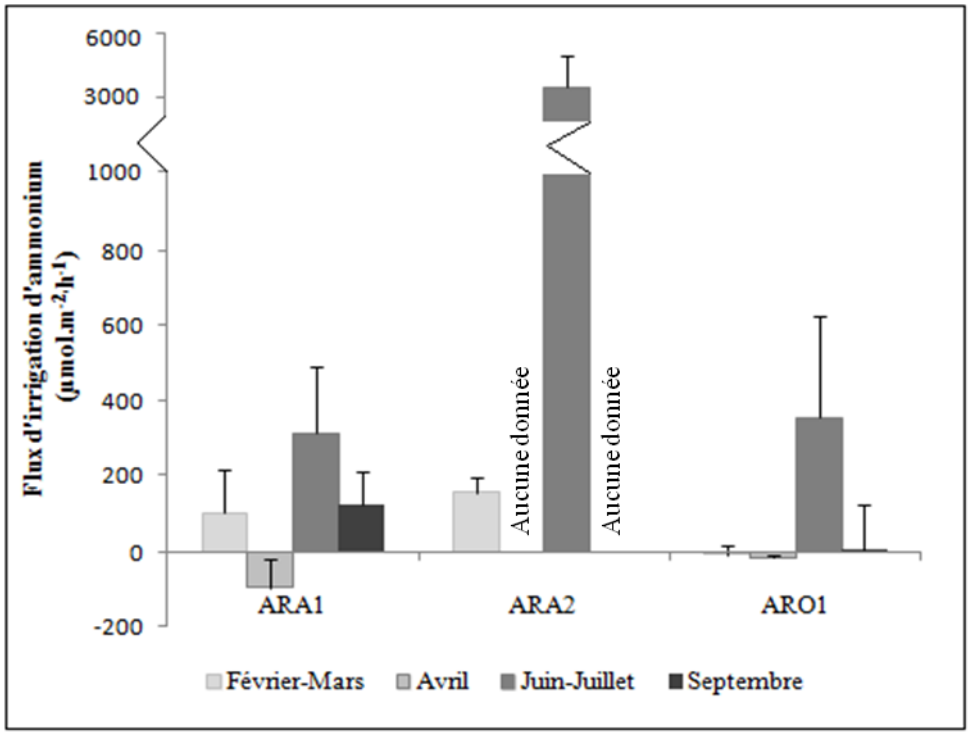


Figure III.22 : Flux d'irrigation moyens d'ammonium (en µmol.m^{-2}.h^{-1}; + écarts-types) mesurés sur les trois sites et aux différentes saisons.

II.4. Caractéristiques biologiques

II.4.1 Richesse spécifique, Abondance et Biomasse

Un total de 66 espèces a été récolté au cours de cette étude et sur toutes les carottes incubées, la richesse spécifique moyenne varie de 2 ± 1 (ARA1 en avril 2010) à 17 ±3 (ARA2 en février-mars 2010). La macrofaune présente dans les sédiments superficiels des trois stations étudiées se caractérise par une variabilité importante (spatiale et temporelle) des valeurs d'abondance, de biomasse et de richesse spécifique (ANOVA ; $p < 0,05$; Tableau III.5). Ces valeurs sont toujours caractérisées par une grande variabilité intra-station (entre les carottes incubées donc à petite échelle) lors de chaque campagne de prélèvement. Les valeurs minimales d'abondance et de richesse spécifique sont enregistrées pour le mois d'avril sur les sites ARO1 et ARA1, tandis que les valeurs maximales sont observées en juillet et septembre sur ARA1 (en raison d'un recrutement massif des larves d'*Owenia fusiformis* (Delle Chiaje, 1841) et en février sur ARA2.

Dans la nature, la valeur de H' (indice de diversité de Shannon-Weaver) se situe en général entre 0,5 (très faible diversité) et 4,5 (dans le cas d'échantillons de communautés complexes). Excepté en avril (0,6) et septembre (0,5) sur le site ARA1, cet indice varie de 1,1 (ARO1 juin-juillet) à 2,1 (ARA1 février). L'indice de Piélou (régularité ; J) est compris entre 0,1 (ARA1 septembre) et 0,6 (ARO1, avril). Ces indices de diversité et de régularité sont relativement faibles pour les trois sites et soulignent une structuration faible de ces trois communautés.

La station ARA1 (Baie de Seine) est caractérisée par la dominance de deux annélides polychètes *O. fusiformis*, *Pectinaria koreni* (Malmgren, 1866) et d'un mollusque bivalve *Abra alba* (Wood, 1802). En termes de biomasse, le mollusque *Ensis directus* et l'annélide polychète *O. fusiformis* dominent au sein de cette communauté. La diversité de cette communauté faunistique (H') varie de 0,5 (septembre) à 2,1 (février-mars). Les faibles valeurs observées en avril (0,6) et septembre (0,5) reflètent la dominance d'un très petit nombre d'espèce (*O. fusiformis* : respectivement 70 % (en avril) et 90 % (en septembre) de contribution relative) et indique une déstructuration de l'assemblage.

Sur le site ARA2 (Gravelines), les mollusques bivalves *Abra alba* et *Ensis directus*, ainsi que l'annélide polychète *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) sont responsable des fortes abondances et biomasses observées. La richesse spécifique et l'abondance de la macrofaune diminuent légèrement de février à juin, tandis que la biomasse est multipliée par deux. Cette biomasse est beaucoup plus élevée que sur les deux autres sites et l'augmentation de février à

juin est principalement due à la présence de gros individus d'*E. directus*. La diversité faunistique et les indices de régularité (J) évoluent de façon similaire entre février et juillet sur ce site. La faible structuration de ce peuplement est donc comparable de février à juillet.

Le peuplement observé sur ARO1 est paucispécifique et largement dominé par l'échinoderme *O. fragilis* (respectivement 96 % et 81 % de l'abondance et de la biomasse totale). La diversité faunistique et les indices de régularité (J) sont similaires entre les quatre dates d'échantillonnage.

Tableau III.5 : Richesses spécifiques moyennes (Nb espèces.0,016m^{-2} ; + écarts-types), abondances moyennes (ind.m^{-2}; ± écarts-types) et biomasses moyennes (g PSLC.m^{-2}; ± écarts-types), diversité de Shannon-Weaver (H') et indice de Piélou (J, équitabilité) enregistrées aux stations échantillonnées lors des différentes campagnes en mer. - : absence de données.

ARA1 : Baie de Seine/Communauté à *Abra alba*					
Dates	Nb espèces	Abondance	Biomasse	H'	J
Février-Mars	10 ± 2	1719 ± 678	18 ± 12	2,1	0,5
Avril	2 ± 1	406 ± 363	7 ± 12	0,6	0,3
Juin-Juillet	13 ± 1	9750 ± 9521	166 ± 124	1,5	0,3
Septembre	9 ± 1	22094 ± 8922	53 ± 22	0,5	0,1
ARA2 : Gravelines/Communauté à *Abra alba*					
Dates	Nb espèces	Abondance	Biomasse	H'	J
Février-Mars	17 ± 3	13500 ± 2597	161 ± 28	1,6	0,4
Avril	-	-	-	-	-
Juin-Juillet	10 ± 2	9422 ± 4208	302 ± 108	1,9	0,4
Septembre	-	-	-	-	-
ARO1 : Antifer/Communauté à *Ophiothrix fragilis*					
Dates	Nb espèces	Abondance	Biomasse	H'	J
Février-Mars	4 ± 2	594 ± 237	17 ± 7	1,3	0,4
Avril	3 ± 1	188 ± 88	6 ± 4	1,9	0,6
Juin-Juillet	3 ± 1	547 ± 107	12 ± 9	1,1	0,4
Septembre	3 ± 1	359 ± 172	25 ± 20	1,6	0,5

La surface recueillie pour les analyses de macrofaune (quatre carottes soient 0,064 m^2) est très inférieure à la surface d'échantillonnage minimale recommandée par de nombreux auteurs (0,5 m^2 – Holme & McIntyre, 1970 ; Eleftheriou & Moore, 2005). Il était donc important d'évaluer la représentativité des assemblages faunistiques présents dans les carottes sédimentaires en comparant ces données avec cinq prélèvements effectués à la benne Van

Veen (0,5 m^2) à chaque station et chaque saison. Ainsi, les indices de shannon Weaver et d'équitabilité issus des prélévements effectués à la benne Van Veen et au carottier Reineck ont été comparés afin d'évaluer si la diversité spécifique est équivalentes et si les différentes guildes trophiques et modes de bioturabtion de ces espèces sont correctement représentés. Sur l'ensemble des mesures effectuées, l'indice de Shannon Weaver des prélèvements effectués à la benne Van Veen correspond à des valeurs comprises entre 0,5 (septembre, ARA1) et 3,6 (juin-juillet, ARA2 ; Figure III.23 a). L'équitabilité est comprise entre 0,1 et 0,6 et c'est en septembre sur le site ARA1 qu'elle est la plus faible (Figure III.23 b). Lorsque les diversités faunistiques des carottes sédimentaires et des bennes Van Veen sont comparées, aucune différence significative n'est observée en ce qui concerne les indices de Shannon des sites ARA1 et ARA2 (respectivement $p = 0,739$ et $p = 0,341$; ANOVA). En revanche, le site ARO1 présente une diversité plus élevée au sein des prélèvements effectués à la benne Van Veen et ce pour les différentes périodes d'échantillonnage (ANOVA ; $p < 0,05$). Pour l'équitabilité, l'ensemble des trois sites ne présentent aucune différence significative entre les assemblages faunistiques des carottes sédimentaires et des bennes Van Veen.

Pour le site ARO1, les assemblages faunistiques des bennes sont plus riches en crustacés et en annélides que ceux des carottes sédimentaires. Cette différence est probablement due à l'engin de prélèvement et au type de sédiment rencontré sur cette station. En effet, la benne Van Veen arrive à prélever plus facilement dans les sédiments riches en graviers plus ou moins ensablés que le carottier Reineck. De plus, la présence d'un seul gravier lors de la fermeture du carottier peut libérer une partie de l'eau surnageante et déstructurer les sédiments situés au fond du carottier. Toutefois, la structuration de cette communauté semblant être stable et évoluant de la même façon entre les carottes sédimentaires et les bennes Van Veen au cours des périodes d'échantillonnages (Figure III. 23), les assemblages faunistiques semblent donc être bien représentatifs du fonctionnement macrobenthique de cette communauté à *Ophiothrix fragilis* du bassin Oriental de la Manche.

En résumé, la comparaison des assemblages faunistiques des carottes sédimentaires et des prélèvements effectués en parallèle à la benne Van Veen a permis de montrer la représentativité des communautés macrobenthiques présentes dans les carottes sédimentaires, et ce malgré une surface échantillonnée réduite. Nous pouvons donc considérer que la taille de l'échantillon ne pose pas de problème de représentativité, et n'a donc pas d'impact majeur sur les résultats obtenus.

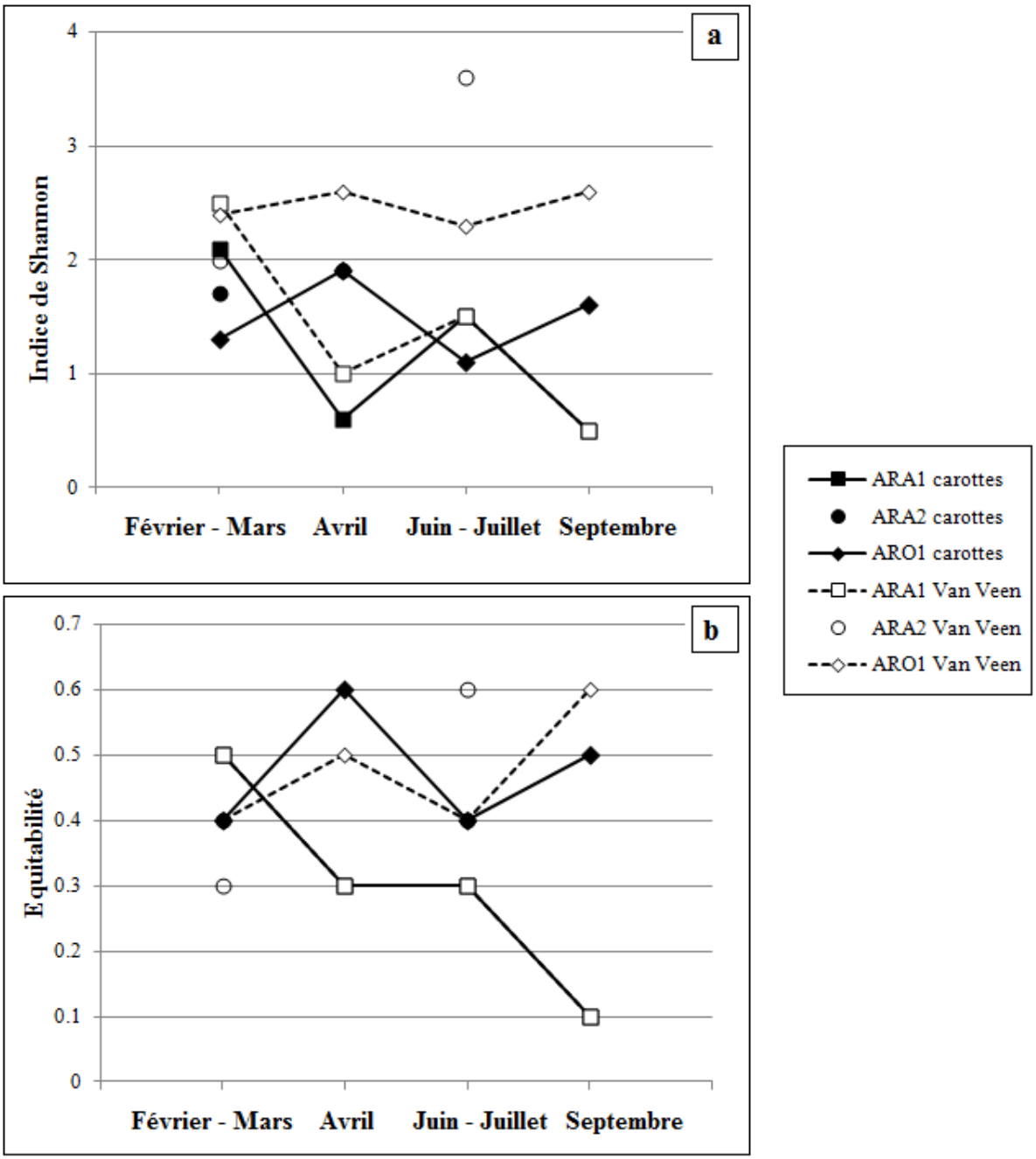


Figure III.23 : Variations temporelles de l'indice de Shannon (a) et de l'équitabilité (b) sur les trois sites étudiés (ARA1, ARA2 et ARO1).

II.4.2 Groupes Trophiques et Mode de Bioturbation

Pour la suite de cette étude, la macrofaune a été classée en groupes fonctionnels sur la base de leur guilde trophique (suspensivores, déposivores de surface, déposivores de sub-surface, mixtes et carnivores : Pearson, 1971 ; Fauchald & Jumars, 1979 ; Garcia et al. 2011) et selon leur mode de bioturbation du sédiment (biodiffuseurs, biodiffuseurs à galeries, convoyeurs, convoyeurs inverse et régénérateurs : François et al. 1997). Les guildes

trophiques et les modes de bioturbation des nombreuses espèces récoltées au cours de ce suivi sont présentés en annexes II et III. Les pourcentages d'abondances et de biomasses de ces différents groupes fonctionnels ont ainsi été calculés et représentés sur les figures III.24 (guildes trophiques) et III.25 (modes de bioturbation). Au cours de cette étude, des variations spatiales et temporelles ont été observées pour ces pourcentages d'abondances et de biomasses correspondant aux différents groupes fonctionnels.

La structure trophique des communautés montre une forte variabilité spatiale et est généralement dominée par un seul groupe. Ainsi, en termes d'abondance (Figure III.24), les mixtes sont majoritairement représentés au sein de la communauté à *Abra alba* de Baie de Seine (ARA1 ; $p < 0,05$), tandis que les suspensivores prédominent à la station ARO1 (communauté à *Ophiothrix fragilis* ; $p < 0,05$). A Gravelines (ARA2), dans la communauté à *Abra alba*, ce sont les suspensivores en février-mars et les mixtes en juin-juillet qui sont les mieux représentés. Pour la biomasse, les suspensivores sont majoritaires et dominent les trois peuplements ($p < 0,05$; Figure III.24).

Parmi les différents types de bioturbateurs, les régénérateurs ont été faiblement récoltés au cours des différentes campagnes. La biodiffusion et la bioadvection sont les modes de bioturbation les mieux représentés (Figure III.25). En termes d'abondance, la bioturbation est essentiellement réalisée par les convoyeurs inverses sur le site ARA1 et par les biodiffuseurs sur le site ARO1. Sur ARA2, les biodiffuseurs et les convoyeurs dominent respectivement en février-mars et en juin-juillet (Figure III.25). Les biodiffuseurs représentent le mode de bioturbation prédominant en termes de biomasse sur les trois sites étudiés (Figure III.25).

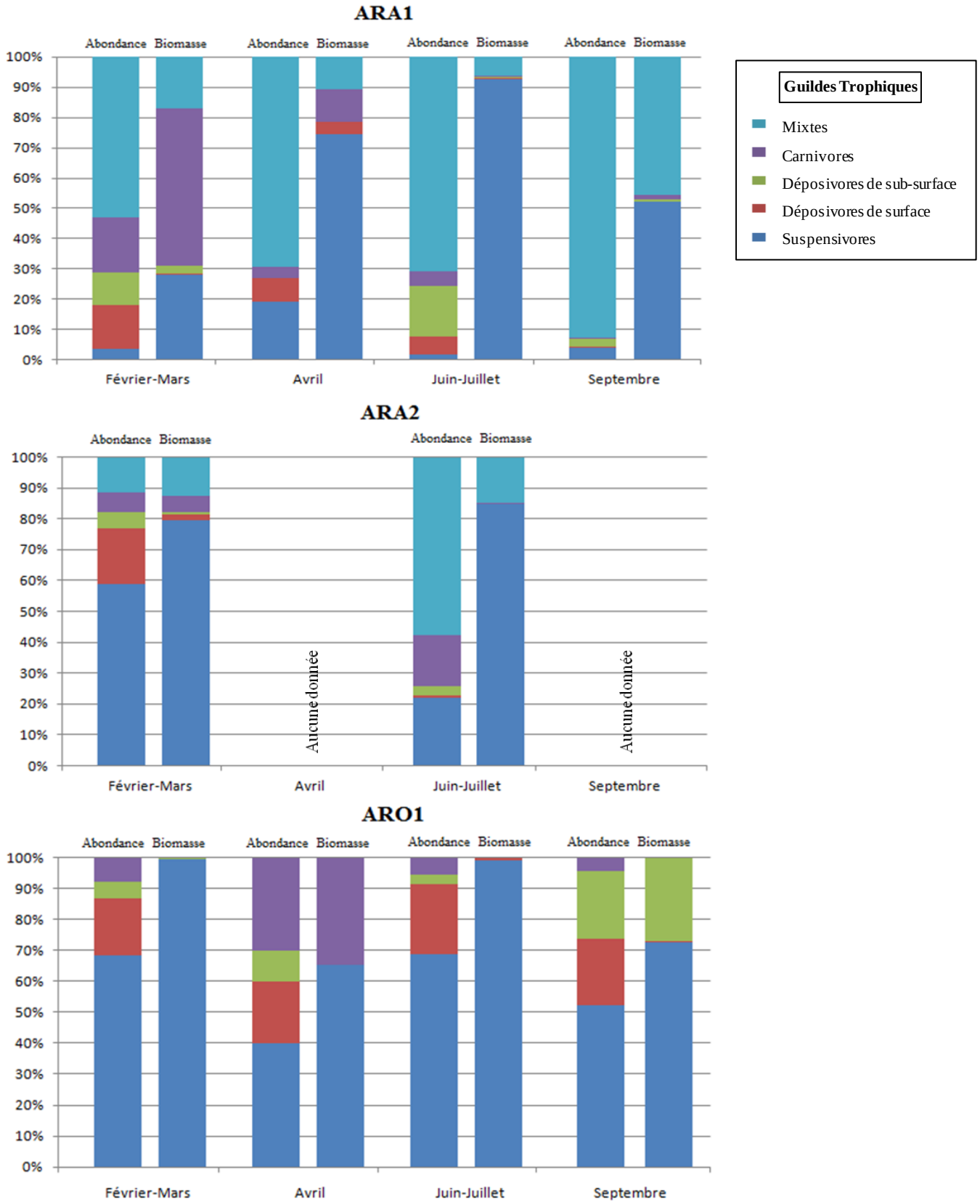


Figure III.24 : Pourcentage d'abondance et de biomasse des différentes guildes trophiques observées sur les trois sites étudiés.

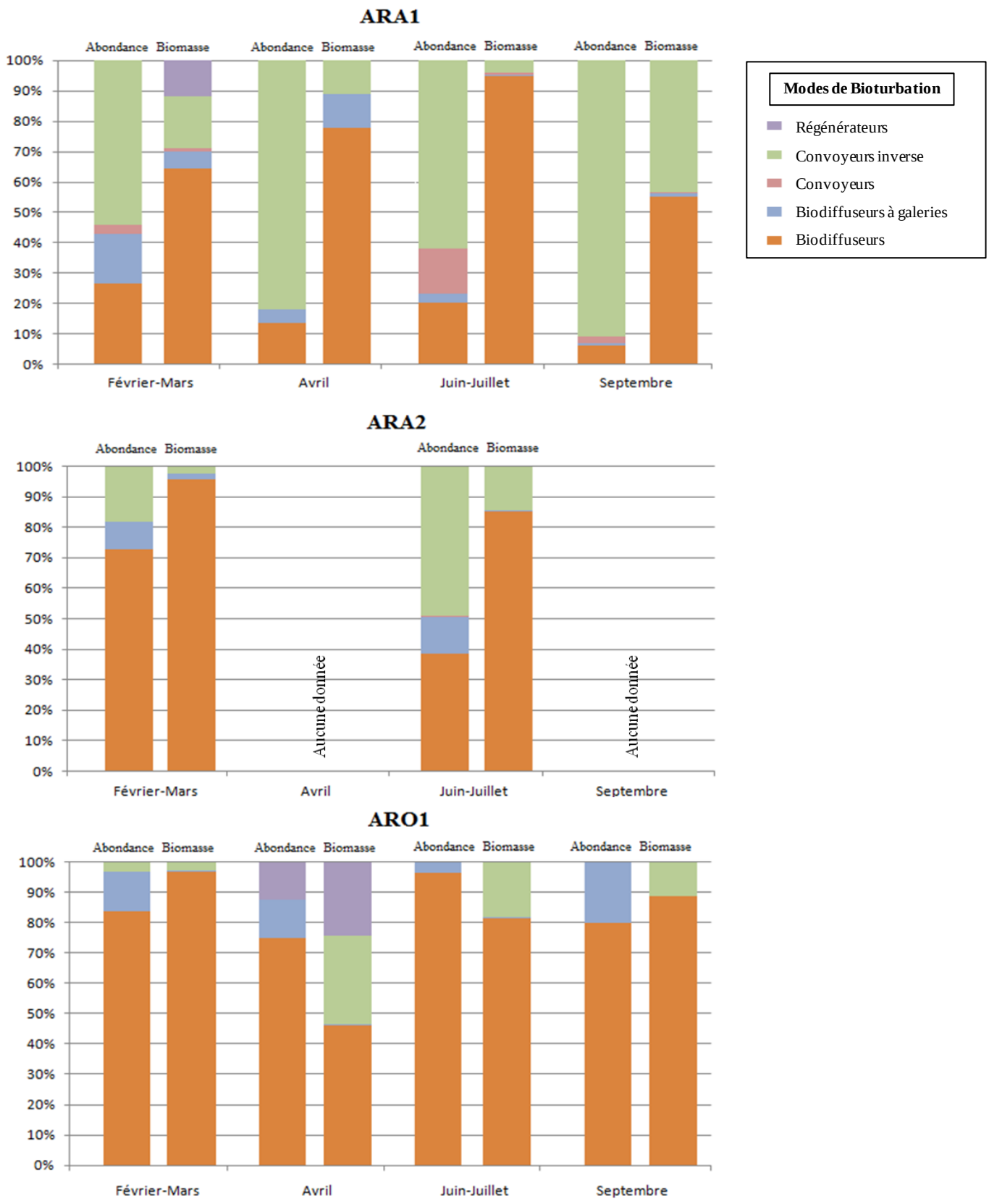


Figure III.25 : Pourcentage d'abondance et de biomasse des différents modes de bioturbation observés sur les trois sites étudiés.

La communauté à *Abra alba* de Baie de Seine (ARA1) est majoritairement représentée par *O. fusiformis* (mixtes/convoyeurs inverse) et par *E. directus* (suspensivores/biodiffuseurs). Les trois autres guildes trophiques et modes de bioturbation sont présents en très faibles quantités au sein de cette station. A Gravelines (ARA2), la communauté à *Abra alba* est essentiellement constituée d'*E. directus* (suspensivores/biodiffuseurs) et de *L. conchilega* (mixtes/convoyeurs inverse). Les autres groupes fonctionnels sont présents mais représentent un pourcentage d'abondance et de biomasse très faible. Au niveau d'Antifer, au sein de la communauté à *Ophiothrix fragilis*, les individus de l'espèce *O. fragilis* (suspensivores/biodiffuseurs) représentent l'essentiel des groupes fonctionnels de ce peuplement, alors que les mixtes sont absents, tout au long de cette étude sur ce site.

III. Discussion

III.1. Variabilité spatiale et temporelle.

III.1.1 Communautés benthiques

Les assemblages benthiques étudiés dans ce travail sont représentatifs des principales communautés que l'on trouve en zone subtidale de la Manche orientale, du sud de la Mer du Nord et de la Baie de Seine (communauté des sables fins à *A. alba* et communauté des graviers plus ou moins ensablés à *O. fragilis*). A l'échelle de la Manche orientale, du sud de la Mer du Nord et selon la carte de distribution spatiale des communautés benthiques réalisée dans le cadre du programme Charm II par Carpentier et al. (2009 ; Figure II.6, chapitre II), les communautés à *A. alba* couvrent une superficie de 2458 km^2 (6,2 %), les communautés des graviers plus ou moins ensablés à *O. fragilis* occupent 7242 km^2 (18,4 %) et les communautés des cailloutis à *O. fragilis* s'étendent sur 26 348 km^2 (66,9 %). Le reste de la Manche orientale et du sud de la Mer du Nord est occupé par les communautés des sables fins à moyens propres à *Ophelia borealis* (Quatrefages, 1866 ; 2512,61 km^2 ; 6,4 %) et par les communautés de la gravelle à *Amphioxus lanceolatus* (Pallas, 1774 ; 812,54 km^2 ; 2,1 %).

La moyenne des biomasses mesurées au sein des communautés à *A. alba* (moyenne annuelle de 61,14 ± 42,50 g PSLC m^{-2} pour ARA1 et 231,50 ± 68,00 g PSLC m^{-2} pour ARA2) est du même ordre de grandeur que celle enregistrée par Thiébaut et al. (1997) en Baie de Seine et par Antajan et al. (2011) à proximité de Gravelines. La dynamique de ces deux communautés [composition spécifique et recrutement des espèces telles qu'*Owenia fusiformis* en septembre sur le site de Baie de Seine (ARA1) ou d'*Ensis directus* en février sur Gravelines (ARA2)] est identique à celle décrite dans les travaux d'Alizier (2011) et Antajan et al. (2011). Cela permet de montrer une certaine récurrence de cette dynamique et également de souligner que nous avons pu mettre en évidence l'évolution générale (en termes d'abondance et de biomasse) du peuplement, malgré une surface échantillonnée réduite.

Le site de Gravelines est caractérisé en 2010 par le maintien à de fortes densités et biomasses du couteau américain *E. directus* après son recrutement massif de 2009. Cette espèce semble bien être le facteur contrôlant le fonctionnement actuel du système, tant dans le temps que dans l'espace (Antajan et al. 2011). Certaines espèces ont néanmoins réussi à maintenir des densités élevées (*O. fusiformis, L. conchilega, A. alba* par exemple). Sur ce site, il existe habituellement une différence de richesse spécifique, d'abondance et de biomasse entre l'hiver et l'été, liée au recrutement naturel des espèces (Ghertsos et al. 2000).

Cependant, l'année 2010 a présenté une situation peu habituelle au cours de la période hivernale avec des valeurs de densité et de biomasse d'*E.directus* très élevées pour la saison.

En Baie de Seine, les changements saisonniers sont prévisibles, en raison du cycle de vie des espèces et des cycles hydrologiques répétitifs. Les abondances faunistiques élevées, observées en juin-juillet et septembre sur le site ARA1, sont liées au processus de recrutement estival et illustrent logiquement la réponse des communautés benthiques au cycle annuel des températures comme l'ont montré Bachelet et al. (2000) dans les bassins d'Arcachon, de Certes (côte atlantique) et du Prévost (côte méditerranéenne), et Nonnis Marzano et al. (2003) dans la lagune de Lesina (Mer Adriatique). Le recrutement des espèces est donc à l'origine du bouleversement de la hiérarchie des espèces numériquement dominantes sur ce site.

La communauté des graviers plus ou moins ensablés à *O. fragilis* d'Antifer est caractérisée par de faibles valeurs de biomasses (14,96 ± 0,20 g PSLC m^{-2}), probablement dues à la nature du sédiment, aux conditions hydrologiques du site qui ne favorisent pas l'implantation des espèces et à la méthode d'échantillonnage. En effet, l'utilisation de certains engins de prélèvement peut influencer la quantité d'ophiures observés sur un site : par exemple, l'utilisation de la benne Hamon a tendance à sous estimer les densités d'ophiures en comparaison à la benne Smith McIntyre (Lozach et al. 2011). Cependant, il est important de noter que dans certains patchs d'*O. fragilis* (non échantillonnés lors de cette étude), les valeurs de biomasse peuvent être très élevées. En 2008, Dauvin & Ruellet (2008) ont ainsi enregistré dans ces patchs d'*O. fragilis* les valeurs de biomasses (jusqu'à 6,4 g PSLC.m^{-2} les plus élevées d'Europe (selon la synthèse de Fulton et al. 2004). Ainsi, l'évolution saisonnière de la richesse spécifique, des abondances et des biomasses des espèces rencontrées sur nos trois sites, correspond donc à l'évolution naturelle des communautés présentes en Manche.

III.1.2 Caractéristiques sédimentaires

Les communautés benthiques, en milieu marin ou non, sont essentiellement structurées par la granulométrie et la porosité du sédiment (Pérès & Picard, 1964 ; Thrush, 1991). L'analyse sédimentaire des différentes stations montre une dominance des sables fins au sein des communautés à *A. alba* de Baie de Seine (ARA1) et de Gravelines (ARA2) et un mélange de sables moyens et de graviers grossiers dans la communauté à *O. fragilis* d'Antifer (ARO1). Le pourcentage de particules fines est inférieur à 4 % pour la station ARO1 et compris entre 6 et 13 % pour les stations ARA1 et ARA2. Cette répartition granulométrique des sédiments dépend essentiellement des apports sédimentaires, de la courantologie et de l'influence de la

houle (Grochowski et al. 1993 a b ; Le Bot et al. 2000 ; Guillou & Chapalain, 2006 ; Anthony & Héquette, 2007 ; Guillou & Chapalain, 2008 ; Figure III.26). Antifer (ARO1) est une zone de haute énergie, très exposée, et caractérisée par une sédimentation riche en graviers et pauvre en particule fines. Dans les zones les plus abritées comme l'embouchure de la Baie de Seine (ARA1) et Gravelines (ARA2), les sédiments plus fins (sable, vase) ont au contraire tendance à s'accumuler. Une étude récente (Foveau, 2009) a permis de mettre en évidence le fait que la couverture sédimentaire du bassin oriental de la Manche a subi très peu de changements au cours des 30 dernières années (69 % de la zone Manche orientale présente très peu de changement). Les zones où un changement est observable se situent principalement dans les baies, à la sortie des estuaires et à proximité des zones de bancs de sable connues (Foveau, 2009). Les sites de Gravelines (ARA2) et d'Antifer (ARO1) ont donc une couverture sédimentaire qui semble avoir très peu évolué selon cette étude.

Dans le cadre de notre étude, les faibles variations saisonnières observées sur la fraction pélitique pour le site ARA1, situé à l'embouchure de la Baie de Seine, peuvent être attribuées à diverses causes dont :

- La dynamique des dépôts sédimentaires à l'embouchure de la Seine (Le Hir et al. 2001 ; Deloffre et al. 2005 ; Dubrulle et al. 2007 ; Waeles et al. 2007). En hiver, les crues permettent un dépôt vaseux à l'embouchure (phase de dépôts) et en été, lors de la période d'étiage, les dépôts hivernaux sont érodés par les vagues et les courants de marée : les particules sont alors exportées plus en amont dans le fleuve. De plus, plusieurs auteurs affirment que les vagues et les marées sont des facteurs ayant une influence majeure sur la couverture sédimentaire observée à l'embouchure de l'estuaire (Le Hir et al. 2001 ; Lesourd et al. 2003 ; Waeles et al. 2007);
- L'anthropisation de l'estuaire de la Seine. La couverture sédimentaire de l'embouchure de la Seine a fortement évolué depuis la fin des années 1960 avec un basculement des faciès à dominante sableuse (début du XIX ème siècle, et entre 1913 et 1967) à des faciès à dominante vaseuse (fin du XX ème siècle). Cette tendance est liée à la fois à l'évolution naturelle de l'estuaire, qui tend vers un comblement, mais également aux aménagements industrialo-portuaires qui, en modifiant son hydrodynamisme, favorisent en premier lieu le piégeage des sédiments plus fins et en second lieu le déplacement de cette sédimentation vers l'embouchure (migration du bouchon vaseux vers l'aval (Lesourd et al. 2001 ; Lesourd et al. 2003) ;

- Les évènements tempétueux qui peuvent modifier les zones de bancs de sable et des baies à l'instar de celles enregistrées par Le Bot et al. (2000) dans le détroit du Pas de Calais. Des ensablements ont également été observés au cours d'études menées en Baie de Seine (Alizier, 2005 ; Garcia, 2006 ; Foveau, 2008).

La porosité est étroitement liée à la granulométrie des sédiments. En effet, les sédiments sableux sont habituellement caractérisés par de faibles porosités (de l'ordre de 0,3 à 0,4 ; Huettel & Rush, 2000) ce qui induit une certaine perméabilité du sédiment. A l'inverse, les sédiments riches en pélites sont classiquement caractérisés par des porosités élevées (de 0,5 à 0,9 ; Santschi et al. 1990) qui témoignent de la présence de sédiments cohésifs.
Pour cette étude, les porosités moyennes observées en surface (0-1 cm) sont légèrement plus faibles sur le site d'Antifer ARO1 (0,38 à 0,53 avec une forte porosité en juillet : 0,62) que sur les sites de Baie de Seine (0,44 à 0,62 avec une forte porosité en septembre : 0,63) et de Gravelines (0,46 à 0 ,52). Ces valeurs ont été comparées aux caractéristiques habituelles de porosité des sédiments perméables ou cohésifs : les sédiments d'ARO1 ont été qualifiés de sédiments perméables et ceux des deux sites ARA1 et ARA2 de sédiments semi-perméables.

Les profils de porosité indiquent, pour certaines dates, une absence de gradient vertical le long de la colonne sédimentaire (il s'agit dans ce cas de dépôts sédimentaires rapidement consolidés) et pour d'autres, le gradient vertical (parfois exponentiel) indique un tassement des couches sédimentaires (la compaction entraine une diminution de la porosité). Les plus fortes valeurs de porosité de surface montrent une forte corrélation avec les fortes teneurs en matière organique. En effet, les teneurs en matière organique des sédiments superficiels sont plus élevées en juin-juillet sur les trois sites étudiés et en septembre sur ARA1 (3,60 % en juin-juillet et 3,69 % en septembre sur ARA1, 3,00 % sur ARA2 et 1,70 % sur ARO1). Ces fortes teneurs en matière organique semblent indiquer un apport de matière organique (avril à septembre sur ARA1 ; juillet sur ARO1 et ARA2) qui peut être dû à la sédimentation massive de matériel phytodétritique ou à des apports de matériel provenant de la Seine. Cet apport de matière organique qui se répercute sur le premier centimètre de sédiment semble donc agir comme une couche non consolidée ou « fluff layer », non intégrée réellement aux sédiments, qui se remet en « suspension » à chaque marée ou mouvement d'eau et augmente ainsi la porosité des sédiments (Aller & Aller, 1992).

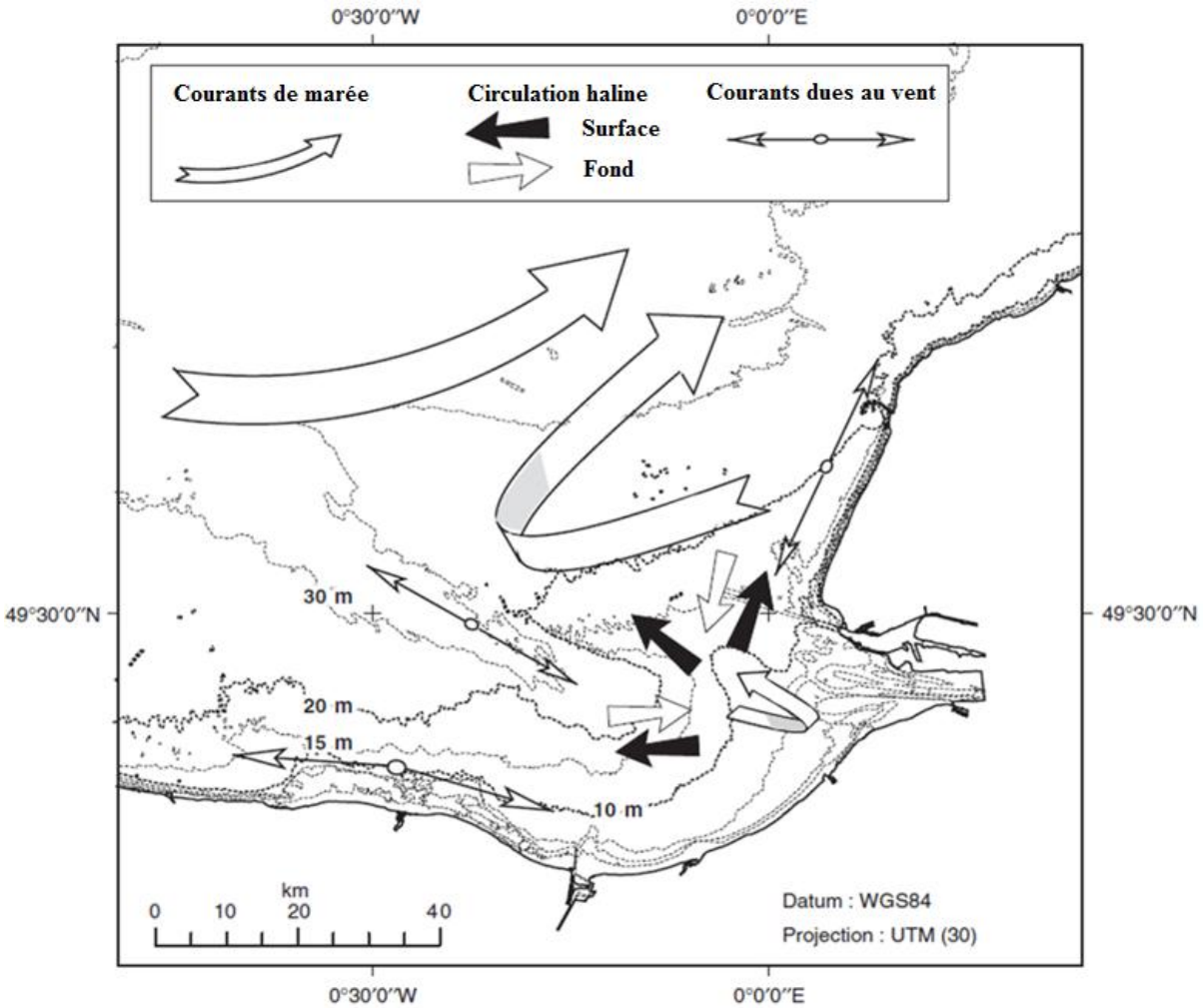


Figure III.26 : Synthèse des principaux forçages sur la circulation de l'eau en Baie de Seine, y compris les vents, les marées et les circulations haline (modifié d'après Le Hir et al. 1986). La taille des flèches n'est pas proportionnelle à la vitesse des courants dus au vent (Mear et al. 2006).

III.1.3 Caractéristiques de l'eau de fond

Les variations temporelles enregistrées pour la salinité et la température sont respectivement dues aux apports d'eau douce en provenance de la Seine (salinité des sites ARA1 et ARO1 légèrement plus faible que sur le site ARA2) et aux cycles saisonniers.

La température et la salinité affectent la concentration en oxygène dissous de l'eau de fond. Dans l'eau, la solubilité de l'oxygène ou tout autre gaz varie en fonction de la température de l'eau, de la salinité et de la pression atmosphérique (Aminot & Chaussepied, 1983). Par exemple, pour une eau de salinité 35, la solubilité est de 207 µmol-O_2.kg^{-1} à 25°C, et de 348 µmol-O_2.kg^{-1} à 0°C ; pour une eau douce (salinité = 0) elle est de 259 µmol-O_2.kg^{-1} à 25°C, et de 457 µmol-O_2.kg^{-1} à 0°C. La solubilité de l'oxygène peut être tirée de tables océanographiques (Gundersen et al. 1998) ou calculée à partir d'algorithmes dont le plus

fiable est celui de Garcia & Gordon (1992). Avec les gaz inertes, un certain nombre de phénomènes purement physiques ou biologiques pouvaient provoquer des écarts faibles, mais significatifs, par rapport à la saturation. Pour l'oxygène, qui possède une forte réactivité biologique, l'augmentation de température de l'hiver à l'été peut induire un abaissement de la saturation de prés de 30 %, diminuant d'autant l'oxygène disponible pour la respiration des êtres vivants dans l'eau de mer (Copin-Montégut, 1996). La période estivale peut être marquée par d'importantes sous-saturations (< 100 %) dues à l'augmentation de ces températures qui agit doublement : en diminuant les possibilités physiques de dissolution de l'oxygène atmosphérique dans l'eau, mais aussi en accélérant le métabolisme et donc la consommation en oxygène des organismes vivant dans l'écosystème (Copin-Montégut, 1996). La diminution de la concentration maximale d'oxygène dissous de l'hiver à l'été est donc un phénomène naturel au sein de la colonne d'eau des milieux marins. Dans la zone euphotique (soit la couche de la colonne d'eau où l'intensité lumineuse est suffisamment élevée pour permettre l'activité photosynthétique), la photosynthèse peut l'emporter sur la respiration, donnant lieu à une production nette d'oxygène. Cependant, en dessous de la zone euphotique, on observe une consommation nette d'oxygène (Davis, 1975) principalement liée à l'activité des bactéries lors de la décomposition de la matière organique. Dans cette étude, une faible sous-saturation en oxygène de l'eau de fond (moins de 10 %) a été observée en été sur le site ARA1. Lors d'épisodes de forte croissance phytoplanctonique, la biomasse phytoplanctonique est dégradée au cours de sa chute dans la colonne d'eau, comme dans les sédiments superficiels. Lorsqu'il y a trop de biomasse phytoplanctonique à dégrader ou que le mélange est réduit dans la colonne d'eau, la concentration en oxygène à proximité du fond peut chuter. La sous-saturation observée au cours de cette étude semble être due à une biomasse phytoplanctonique plus importante à dégrader sur le site ARA1 que sur les deux autres sites (ARA2 et ARO1).

L'azote minéral dissous dans l'eau de mer existe sous forme gazeuse ainsi que sous forme d'ions ammonium (NH_4^+), nitrite (NO_2^-) et nitrate (NO_3^-). Trois processus majeurs interviennent dans le cycle de l'azote (Figure III.27, d'après Bonin 2000). La fixation de l'azote correspond à la conversion de l'azote atmosphérique en azote utilisable par les plantes et les animaux. La nitrification oxyde les produits de cette fixation (NH_4^+, NH_3) en NOx (les nitrites NO_2^- et les nitrates NO_3^-). Enfin, la dénitrification assure le retour de l'azote à l'atmosphère sous sa forme moléculaire N_2, avec comme produit secondaire du dioxyde de carbone et de l'oxyde d'azote (N_2O). Ces trois processus interagissent dans la régénération de l'azote au sein des sédiments superficiels. Un état de l'art complet sur l'ensemble des

processus sédimentaires affectant l'azote est détaillé dans Blackburn & Sorensen (1988). Les mécanismes de transformation entre les différents états d'oxydation de l'azote sont catalysés par des micro-organismes aux métabolismes très divers, depuis l'autotrophie jusqu'à l'hétérotrophie.

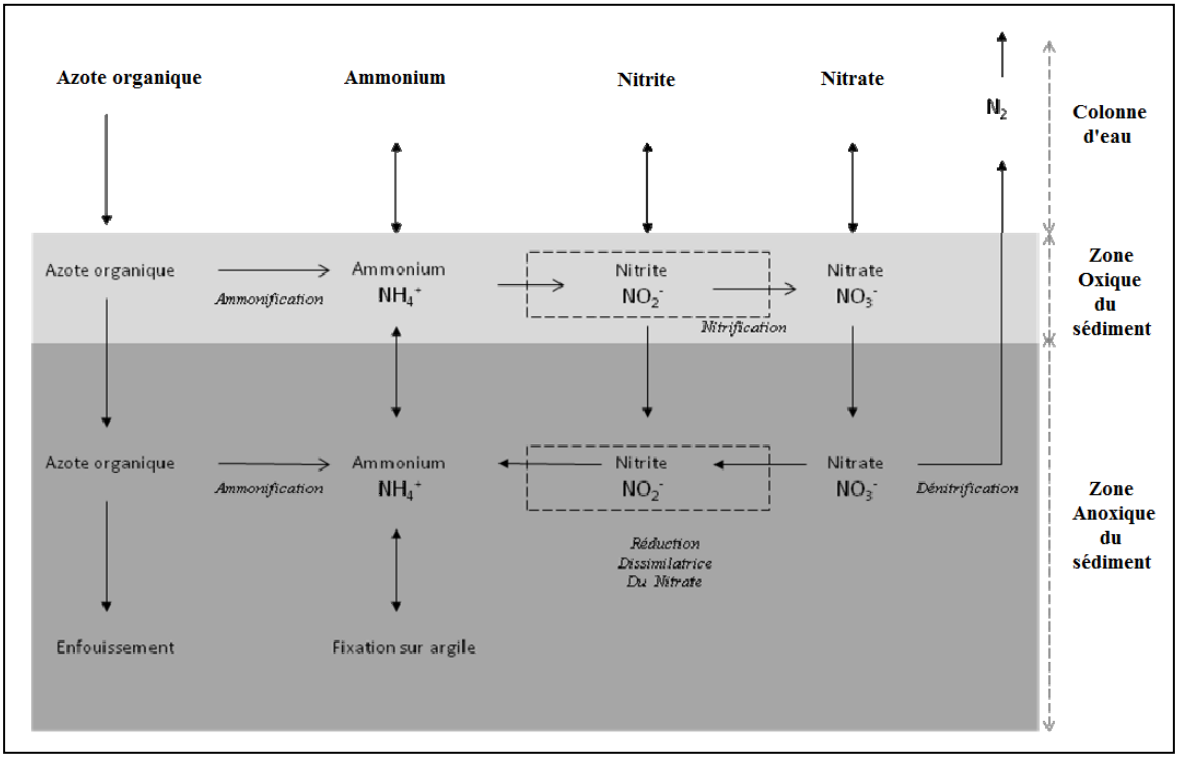


Figure III.27 : Transformation de l'azote à proximité de l'interface eau-sédiment (d'après Bonin, 2000).

Dans le cycle de l'azote, l'ammoniac dissous (sous forme d'ion ammonium) étant rapidement oxydé dans l'environnement par les microorganismes, il représente une source majeure d'azote disponible dans le milieu naturel (Raven & Johnson, 1989). Le cycle des sels nutritifs en Manche orientale est caractéristique des zones tempérées (Gentilhomme & Lizon, 1998). En effet, les stocks hivernaux de sels nutritifs sont utilisés principalement durant la période printanière très productive, et au cours de l'été, caractérisé par une production moins importante. Les eaux côtières sont plus riches en azote inorganique dissous que les eaux du large (Gentilhomme & Lizon, 1998). Cette différence est liée à la fois aux apports fluviatiles (Canche, Seine, Authie…) riches en azote inorganique dissous (Bentley, 1985) et aux forts taux de régénération de la matière organique au niveau de la zone côtière (Quisthoudt, 1987). L'ammonium, provenant principalement des processus d'excrétion et de reminéralisation, est rapidement consommé dans les eaux côtières plus productives que les eaux du large. Dans les

zones côtières de la Manche orientale, les concentrations en ammonium augmentent graduellement de l'été jusqu'à la fin de l'année et diminuent au cours de l'efflorescence printanière (Gentilhomme & Lizon, 1998).

L'azote joue donc un rôle considérable dans l'initiation et le déclin du bloom. Au début de l'efflorescence printanière (mi-mars), l'ammonium constitue la source initiale d'azote inorganique pour le phytoplancton. Les concentrations d'ammonium dans l'eau de fond des trois stations étudiées ont montré de fortes variabilités temporelles (faibles valeurs en avril et forte concentration en juin-juillet). Au maximum d'abondance phytoplanctonique, les concentrations en ammonium chutent, d'où les faibles concentrations observées en avril dans la colonne d'eau sur les stations ARA1 (0,86 $\mu mol.l^{-1}$) et ARO1 (0,6 $\mu mol.l^{-1}$) et la production primaire est alors basée sur l'utilisation des nitrates (Brunet et al. 1992 ; Gentilhomme & Lizon, 1998). En fin de printemps, les concentrations en nitrate atteignent des valeurs très faibles (< 1 µM) et la croissance des populations phytoplanctoniques estivales est principalement basée sur l'utilisation de l'ammonium issu des processus d'excrétion et de reminéralisation. Les fortes concentrations d'ammonium observées dans l'eau de fond en juin-juillet (12,77 $\mu mol.l^{-1}$ sur ARA1, 9,20 $\mu mol.l^{-1}$ sur ARA2 et 3,47 $\mu mol.l^{-1}$ sur AR01) sont principalement dues à une forte dégradation de la matière organique (liée à l'efflorescence printanière du phytoplancton) parvenant à l'interface eau-sédiment.

III.1.4 Flux à l'interface eau-sédiment

Cette étude est le premier suivi saisonnier en domaine subtidal portant sur les flux d'oxygène et d'ammonium à l'interface eau-sédiment au sein de ces deux communautés de Manche. En effet, les précédentes études réalisées dans cette zone étaient principalement localisées en zone intertidale (Desroy & Denis, 2004 ; Rauch & Denis, 2008) et les études portant sur le domaine subtidal ne suivaient pas un rythme saisonnier (Migné et al. 2005) ou étaient focalisées sur un phénomène bien précis : les conséquences du bloom de *Phaeocystis globosa* (Denis & Desroy, 2008). Actuellement, aucune étude portant sur la variabilité spatiale et le rôle de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes n'est disponible en Manche.

a. Variabilité spatiale

Les demandes benthiques en oxygène (flux totaux d'oxygène) sont du même ordre de grandeur entre les stations ARA1 et ARO1. Les valeurs de flux sur le site ARA2 sont toujours supérieures aux deux autres sites (jusqu'à un facteur 5 pour les campagnes de février et de juin-juillet). Toutefois, lorsque les fortes valeurs de flux enregistrées en juin sur ARA2 sont exclues, les communautés à *A. alba* d'ARA1 et ARA2 présentent des flux totaux d'oxygène compris entre 354 et 2268 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ et ces valeurs sont légèrement plus élevées que celle observées sur ARO1 : 228 et 1359 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$. Dans les sédiments superficiels, les voies de minéralisation sont étroitement liées les unes des autres (Rauch & Denis, 2008), et les flux totaux d'oxygène et d'ammonium suivent une tendance similaire (excepté en avril) avec en particulier les plus fortes valeurs de flux d'oxygène qui correspondent aux valeurs maximales de flux d'ammonium.

La perméabilité de la station ARO1 (communauté à *Ophiothrix fragilis* d'Antifer) assure un meilleur taux de renouvellement de l'eau interstitielle et un équilibrage plus rapide des concentrations des composés dissous entre le sédiment et la colonne d'eau (Santschi et al. 1990 ; Huettel & Rush, 2000) au contraire des sédiments semi-perméables des stations ARA1 et ARA2. Ainsi, l'oxygène pénètre plus profondément dans la colonne sédimentaire de cette station ARO1 (de 2,5 à 4 cm contre 1 à 3 cm sur ARA1/ARA2), et une faible accumulation de l'ammonium dans l'eau interstitielle est observée. L'ammonium est probablement rapidement transformé en nitrate par nitrification en raison de l'abondance de l'oxygène (Huettel et al. 1998 ; Ehrenhauss & Huettel, 2004). Les flux diffusifs d'oxygène et d'ammonium sont donc plus faibles dans les sédiments perméables de la communauté des graviers plus ou moins ensablés (38 à 160 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ pour O_2 et 1 à 42 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ pour NH_4^+) que pour les sédiments semi-perméables de la communauté à *Abra alba* (61 à 490 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ pour O_2 et 4 à 146 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ pour NH_4^+). Les flux diffusifs observées sur les sites ARA1 et ARA2 restent cependant légèrement plus faibles que des flux diffusifs observés dans la littérature pour des sédiments cohésifs (109 à 479 $\mu mol\ O_2.m^{-2}.h^{-1}$, Janson, 2007; 769 à 1024 $\mu mol\ O_2.m^{-2}.h^{-1}$, Grenz et al. 2003; 950 à 2207 $\mu mol\ O_2.m^{-2}.h^{-1}$, Rauch & Denis, 2008). Le pompage plus faible d'oxygène et le relargage d'ammonium par ces graviers plus ou moins ensablés s'observe aussi à travers des flux totaux légèrement plus faibles que pour les sites ARA1 et ARA2. La semi-perméabilité des stations ARA1 et ARA2 permet de retrouver des flux diffusifs légèrement plus élevés que pour les sédiments perméables (tels que ARO1). Dans ce contexte de perméabilités et semi-perméabilités des trois sites étudiés, les mesures de

flux sont similaires aux valeurs reportées par Andersen & Helder (1987) et par Janssen et al. (2005) pour des sédiments sableux perméables (respectivement comprises entre 395 et 2315 µmol $O_2.m^{-2}.h^{-1}$ avec une porosité de 0,30 à 0,50 et entre 1033 et 1200 µmol $O_2.m^{-2}.h^{-1}$ avec une porosité de 0,33 à 0,37) mais également plus faibles que celles enregistrées par Denis & Desroy (2008) sur la communauté des sables fins à *Abra alba* localisée en face de l'estuaire de la Canche (Manche orientale ; 97 à 692 µmol $O_2.m^{-2}.h^{-1}$ avec une porosité de 0,40 à 0,75).

Des constats similaires peuvent être appliqués aux flux totaux d'ammonium avec des valeurs qui sont du même ordre de grandeur que celles enregistrées par Denis & Desroy (2008) sur la communauté des sables fins à *Abra alba* localisées en face de l'estuaire de la Canche (- 6 à 223 µmol $NH_4^+.m^{-2}.h^{-1}$) et par Janson (2007) au sein des sédiments perméables de Baie de Seine (-4 à 39 µmol $NH_4^+.m^{-2}.h^{-1}$). L'intensité de la minéralisation benthique est principalement liée à l'efficacité des bactéries, à leur nombre et à la composition des communautés bactériennes. Ces communautés bactériennes en place dépendent elle même de la nature texturale du substrat (Forja et al. 1994 ; Rysgaard et al. 1995 ; Sundbäck et al. 2000) et dans notre étude la perméabilité et semi-perméabilité des sédiments est responsable des légères différences observées en terme de flux au sein des deux communautés benthiques. Il en découle donc que lorsque la quantité de matière organique n'est pas un facteur limitant, les échanges de composés dissous à l'interface eau-sédiment dans ces écosystèmes côtiers, suivent donc généralement un gradient d'intensité croissant des sédiments perméables aux sédiments semi-perméables, puis cohésifs.

La dynamique du site ARO2, situé au niveau du Cap Gris Nez, a été décrite dans les travaux de Davoult (Davoult et al. 1990 ; Davoult et al. 1991 ; Davoult et al. 1992 ; Davoult et al. 1994 ; Davoult & Gounin, 1995 ; Migné & Davoult, 1997). Les sédiments sont caractérisés par des cailloutis très grossiers et un pourcentage de pélites quasi inexistant sur cette station. Ces caractéristiques granulométriques semblent indiquer une grande perméabilité des sédiments (Annexe I). Cette station est aussi caractérisée par la présence de patchs très denses d'*Ophiothrix fragilis*. Les mesures de respiration et d'excrétion des populations à *Ophiothrix fragilis* effectuées sur ce site dans le cadre d'un travail expérimental (Migné, 1996), ou à l'aide de Chambres benthiques *in situ* (Davoult, 1997) sont plus élevées (1300 µmol $O_2.m^{-2}.h^{-1}$ en moyenne sur l'année pour la demande benthique en oxygène et 180 µmol $NH_4^+.m^{-2}.h^{-1}$ pour l'excrétion ammoniaquée) que celle obtenus sur le site d'Antifer (ARO1). Cependant, le protocole employé sur le site ARO2 mesure uniquement la respiration et l'excrétion d'*O.fragilis* et elle ne permet donc pas de prendre en compte les interactions qui peuvent exister entre les différents compartiments du système benthique (épifaune vagile, sessile,

suspensivore, méiofaune…). De plus, les différences de densité liées au site et à l'échantillonnage peuvent rendre difficile la comparaison de ces données avec celles d'Antifer. Cette étude, qui porte sur des mesures globales de flux à l'interface eau-sédiment ne peut donc pas être comparée aux données de Davoult (1997) et Migné (1996). Cependant leurs données permettent d'avoir une information très précise du fonctionnement métabolique de l'espèce *Ophiothrix fragilis*.

Les variations spatiales observées entre les quatre sites sont donc principalement dues à la nature et à la texture du sédiment. La porosité, intrinsèquement lié à la granulométrie, va influencer la circulation de l'eau interstitielle et donc agir sur les flux à l'interface eau-sédiment.

b. Variabilité temporelle

Au niveau temporel, les flux totaux d'oxygène et d'ammonium les plus élevés ont été enregistrés en été (juin-juillet pour les trois sites ARA2, ARO1, ARO2 et septembre pour ARA1). Pour notre étude, ces valeurs coïncident avec des fortes valeurs de température et de matière organique. Sur ARO2, la même variabilité saisonnière est observée avec des valeurs plus importantes de respiration et d'excrétion pour l'espèce *Ophiothrix fragilis* en période estivale (juillet-aout avec une température de 17 à 19°C) et lors d'un apport volontaire de nourriture (culture de *Skeletonema costatum*) dans un bassin de stabulation de 10 individus d'*O. fragilis* (Davoult, 1997). La variabilité saisonnière de la température et les apports de matière organique semblent donc agir sur les flux de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment. Ainsi, afin de mieux voir l'effet de la macrofaune sur les flux métaboliques, nous allons essayer de « gommer » les effets « perturbateurs » liés à ces deux paramètres.

- Effet de la température

Comme dit précédemment, la température agit sur la solubilité de l'oxygène, contrôle l'activité benthique microbienne des sédiments marins (Hartwig, 1978; Grant, 1986 ; MacIntyre & Cullen, 1995) et agit sur la respiration et l'excrétion des organismes benthiques.

Les variations de température peuvent en outre induire des changements qualitatifs au sein des communautés micro-, méio- et macro-benthiques, mais aussi agir sur le « turn-over » de la matière organique. L'effet de la température sur les processus biologiques tels que la minéralisation aérobie, est traditionnellement exprimé par le facteur Q_{10} qui représente

l'accroissement des flux métaboliques (ici d'oxygène et d'ammonium) suite à une augmentation de la température de 10°C.

L'équation d'Arrhenius, qui décrit comment les vitesses de réactions, avec l'énergie d'activation qui les caractérise, varient en fonction de la température, est la suivante :

$$\boldsymbol{k\ (T) = A \exp\ (\frac{-E_a}{RT})}$$

Dans cette équation, E_a représente l'énergie d'activation, c'est-à-dire l'énergie que les molécules doivent acquérir pour pouvoir réagir. A est appelé le facteur de choc ou de fréquence (fréquence de collision), R est la constante des gaz parfaits (R= 8,314 $J.mol^{-1}.K^{-1}$), T est la température en Kelvin et k(T) représente la variation de vitesse d'une réaction chimique en fonction de la température.

Le Q_{10} est une valeur instable qui varie généralement de 2 à 3 dans l'espace et dans le temps. Selon Thamdrup et al. (1998), le Q_{10} pour la respiration aérobie dans les sédiments côtiers tempérés (Baie d'Aarhus, Danemark) est fixé à 2,5. Dans Hancke & Glud (2004), les effets à court terme de la température sur la respiration ont été étudiés sur des communautés benthiques riches en diatomées et les valeurs de Q_{10} pour la respiration aérobie étaient comprises entre 2,6 à 5,2. Ces valeurs élevées de Q_{10} (comme 5,2) sont cependant spécifiques à ces tapis de diatomées et les valeurs les plus fréquentes pour les sédiments côtiers dominés par la respiration sont d'environ 2,5.

Pour gommer l'effet de la température sur nos données, les flux totaux et diffusifs d'oxygène et d'ammonium ont donc été recalculés (en utilisant l'équation d'Arrhenius et la valeur de Q_{10} fixé à 2,5) à la température moyenne annuelle arrondie (12°C). Cette technique avait déjà été employée par Dedieu et al. en 2007 lors d'une étude portant sur la variabilité spatio-temporelle des flux diffusifs d'oxygène mesurés dans la lagune de Thau (Mer Méditerranéenne). Chaque mesure (par date d'échantillonnage et par station) a donc été 'standardisée' à la température de 12°C (Figure III.28). La différence entre les valeurs obtenues au sein des expériences de laboratoire (*in situ*) et la courbe normalisée (Figure III.28) permet d'estimer l'effet des variations de températures sur les flux totaux et diffusifs.

Pour les flux (totaux et diffusifs) d'oxygène, les mesures effectuées au laboratoire ont présenté une variabilité saisonnière très marquée entre les périodes froides (février-mars et avril avec des températures allant de 5°C à 10°C) et les périodes chaudes (juin-juillet et septembre avec des températures avoisinant les 18°C). Pour les flux totaux d'oxygène [F_{Total}

(O_2)], les valeurs moyennes augmentent d'un facteur 3,17 entre ces deux périodes au niveau de l'embouchure de la Baie de Seine (ARA1), 2,55 au niveau de Gravelines (ARA2) et 2,86 au niveau d'Antifer (ARO1). Lorsque ces flux totaux d'oxygène sont recalculés à la température moyenne annuelle de 12°C, les valeurs moyennes varient d'un facteur égal à 1,17 sur ARA1 (Figure III.28 a), à 0,77 sur ARA2 (Figure III.28 c) et à 1,10 sur ARO1 (Figure III.28 b) entre ces deux périodes (février-mars/avril : froides et juin-juillet/septembre : chaudes). Cela indique qu'une importante fraction de la variabilité saisonnière observée *in situ* sur les trois sites est due à l'élévation de température entre ces deux périodes (Figure III.28). Pour les flux diffusifs d'oxygène [$F_{Diff}(O_2)$], la normalisation a lissé les pics observés en période chaude à la température *in situ*, la variabilité temporelle a diminué de manière significative aux stations ARA1, ARO1 et a complètement disparu à la station ARA2.

Pour les flux d'ammonium, lors des expérimentations, les valeurs les plus élevées ont été enregistrées au cours de l'été (juin-juillet) à toutes les stations. Lorsque les flux totaux d'ammonium [F_{Total} (NH_4^+)] ont été normalisés, les valeurs moyennes de ces flux augmentent d'un facteur 2,78 entre les deux périodes au niveau de l'embouchure de la Baie de Seine (ARA1), 5,89 au niveau de Gravelines (ARA2) et 13,3 au niveau d'Antifer (ARO1). La température est donc seulement responsable d'une faible partie de la variation saisonnière de ces flux sur ARA2 (Figure III.28 f) et sur ARO1 (Figure III.28 e), mais représente le principal facteur sur ARA1 (Figure III.28 d). Pour les flux diffusifs [$F_{Diff}(NH_4^+)$], les valeurs moyennes entre les périodes froides et chaudes ont varié après la normalisation d'un facteur de 1,36 sur ARA1, de 9,24 sur ARA2 et de 3,50 sur ARO1. Pour la station ARA1, la variabilité temporelle a diminué de manière significative, tandis que sur les sites ARA2 et ARO1, la variabilité a été légèrement lissée.

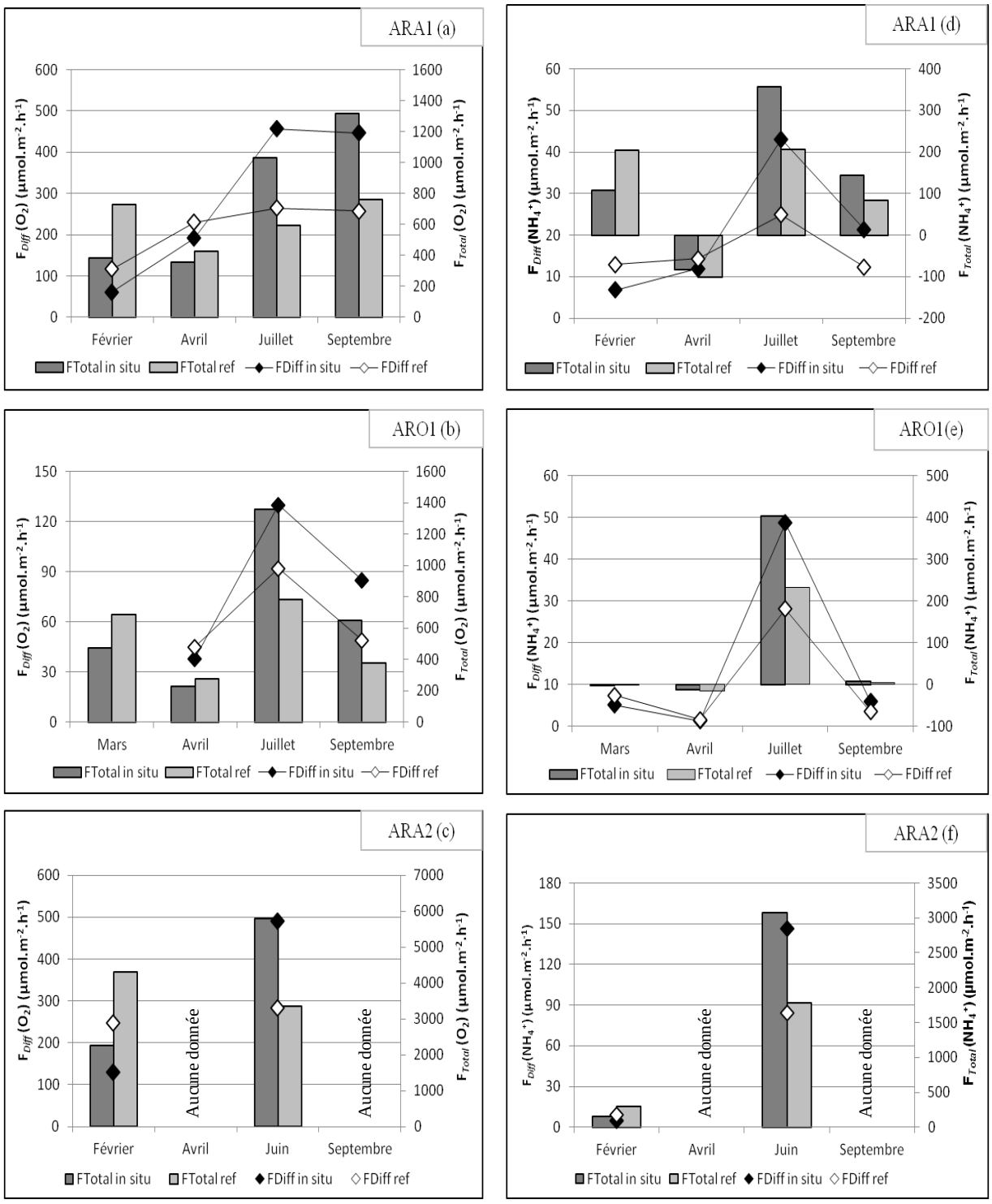


Figure III.28 : Valeurs moyennes saisonnières des flux totaux et diffusifs d'oxygène [F_{Total} (O_2), F_{Diff}(O_2) ; ARA1 (a) ; ARO1 (b) et ARA2 (c)] et d'ammonium [F_{Total} (NH_4^+), F_{Diff}(NH_4^+) ; ARA1 (d) ; ARO1 (e) ; ARA2 (f)] calculées à la température *in situ* et standardisées à la température annuelle moyenne (Température standard : 12°C, Q_{10}=2,5) durant les quatre campagnes d'échantillonnage. Les losanges noirs et blancs représentent respectivement les flux diffusifs à la température *in situ* et standard annuelle. Les histogrammes gris foncé et gris clair représentent respectivement les flux totaux à la température *in situ* et standard annuelle. Le premier axe vertical représente les flux diffusifs et le second axe vertical représente les flux totaux.

- Effet de l'apport de matière organique

La quantité de matière organique dans les sédiments superficiels est un paramètre important de régulation de l'intensité de la minéralisation benthique (Froelich et al. 1979 ; Archer & Devol, 1992). Dans les mesures de flux métaboliques, les flux diffusifs sont les plus à même d'enregistrer les variations liées à des changements de teneur en matière organique dans le sédiment. En effet, ces flux sont représentatifs de l'activité bactérienne, l'activité de la macrofaune n'est pas directement intégrée dans ces mesures de flux. L'augmentation de la demande benthique en oxygène en réponse à un fort apport de matière organique est un phénomène observé par de nombreux auteurs (Boon et al. 1998 ; Trimmer et al. 1999 ; Grenz et al. 2000 ; Joint & Pomroy, 1993 ; Thouzeau et al. 2007). Ils ont démontré qu'une augmentation du pourcentage de carbone organique liée par exemple à une sédimentation de dépôts phytodétritiques en fin de bloom entrainait une intensification du métabolisme bactérien (Van Duyl et al. 1993) dans les sédiments superficiels subtidaux (Boon et al. 1998) et intertidaux vaseux (Desroy & Denis, 2004 ; Spilmont et al. 2009) et sableux (Spilmont et al. 2005, 2009).

Les apports de matière organique enregistrés en juin-juillet (et avril pour ARA1) sur les trois sites étudiés peuvent être dus à la sédimentation massive de matériel phytodétritique ou à des apports de matériel provenant de la Seine. Au sein de la Manche orientale, le fonctionnement des systèmes pélagiques est marqué par une succession récurrente de plusieurs blooms phytoplanctoniques (Schapira et al. 2008). Dans cette zone, le cycle phytoplanctonique saisonnier est caractérisé par une courte période printanière fortement productive, au cours de laquelle différents développements phytoplanctoniques (blooms) se succèdent dont celui d'une Prymnésiophycée : *Phaeocystis globosa*.

Ce bloom de *P. globosa* est également caractérisé par une grande variabilité interannuelle, généralement attribuée soit au changement climatique (Owens et al. 1989 ; Seuront & Souissi, 2002) soit aux variations des apports en nutriments liés aux activités humaines (Billen et al. 1999 ; Cadée & Hegeman, 2002). Dans les eaux profondes, à la fin du bloom, les colonies sénescentes sont en grande partie reminéralisées dans la zone mésopélagique (Wassmann, 1994). Cependant, dans les zones côtières peu profondes, les accumulations transitoires de colonies sénescentes sur les sédiments (Riebesell, 1993 ; Cadée, 1996 ; Peperzak et al. 1998) peuvent avoir des conséquences sur le fonctionnement des communautés benthiques. Dans les zones intertidales, le dépôt des mousses de *Phaeocystis* en fin de bloom a de fortes conséquences sur le fonctionnement biogéochimique des sédiments

superficiels (Spilmont et al. 2005 ; Rauch & Denis, 2008 ; Spilmont et al. 2009) et sur la macrofaune qui s'y trouve (Desroy & Denis, 2004 ; Spilmont et al. 2009). Dans les zones subtidales, les conséquences de la sédimentation des colonies de *Phaeocystis* sur la minéralisation benthique sont parfois différentes et contrastées entre les études (Boon & Duineveld, 1998 ; Boon et al. 1999). Denis & Desroy (2008) ont démontré que, entre mars et mai, la dynamique et l'augmentation de la teneur en carbone organique (0,3 % à 1,6 % dans le premier centimètre de sédiment) et de la porosité (0,4 à 0,75 dans le premier centimètre de sédiment) dans les sédiments subtidaux d'une communauté à *Abra alba* était due à une arrivée de matériel issu de la floraison printanière de *Phaeocystis*. En conséquence, les flux totaux d'oxygène et d'ammonium enregistrés étaient significativement plus élevés en été, après le bloom de *Phaeocystis* (respectivement de 110 à 680 µmol $O_2.m^{-2}.h^{-1}$ et de 20 à 200 µmol $NH_4^+.m^{-2}.h^{-1}$).

Au cours de l'année étudiée (2010), le bloom de *P. globosa* a eu lieu entre mi-mars et le début du mois de mai (données non publiées d'E. Houliez et données obtenues par E. Breton dans le cadre du réseau SOMLIT) le long de la côte d'Opale. En Baie de Seine, un bloom de *P. globosa* a été observé au printemps 2010 avec de fortes valeurs au large de Cabourg (190000 cellules.L^{-1}, le 18 mai 2010 ; données du Réseau REPHY et IFREMER-Laboratoire Environnement Ressources de Normandie) et au large de Ouistreham (444400 cellules.L^{-1} de *Phaeocystis* sur un total de 467700 cellules.L^{-1}, le 05 mai 2010 ; données non publiées, C. Napoléon). Néanmoins, le bloom de *Phaeocystis* enregistré en Baie de Seine est nettement moins marqué et moins impressionnant que celui observé le long de la Côte d'Opale. Les dates citées ci-dessus coïncident avec l'augmentation du pourcentage de matière organique enregistrée d'avril (bloom) à juin-juillet/septembre (post-bloom) sur le site ARA1 et en juillet sur les sites ARA2 et ARO1. Sur les trois sites étudiés (ARA1, ARA2 et ARO1), ce dépôt de matière organique a entrainé une élévation de la porosité ainsi que des flux totaux d'oxygène et d'ammonium enregistrés après le bloom phytoplanctonique printanier (juin-juillet). La sédimentation de la floraison printanière phytoplanctonique semble être l'une des causes probables à l'apport de matière organique observé.

Sur les sites ARA1 et ARA2, les variations saisonnières des flux diffusifs d'oxygène [$F_{Diff}(O_2)$], restant après la normalisation à une température de 12°C, pourraient être expliquées par la variation saisonnière des concentrations de matière organique dans les sédiments superficiels (Figure III.28). En effet, une corrélation significative a été observée entre les $F_{Diff}(O_2)$ et la teneur en matière organique des sédiments superficiels (r = 0,409 ; p

<0,05 ; n = 9). Lorsque le pourcentage de matière organique augmente de 2 % sur ARA1 entre février et juillet, les flux diffusifs d'oxygène sont doublés. Sur ARA2, l'augmentation est plus faible, de l'ordre de 0,5 % entre février et juin 2010 et les flux diffusifs augmentent pourtant de 14 % entre ces deux périodes (Tableau III.6). Au niveau du site ARO1, le pourcentage de matière organique relevé dans les sédiments superficiels est significativement corrélé ($p < 0,05$; $n = 4$) avec les flux diffusifs d'oxygène et les flux totaux et diffusifs d'ammonium (Figure III.29). Entre avril et juillet 2010, alors que le pourcentage de matière organique a été augmenté de 1,1 %, les flux diffusifs d'oxygène ont doublé et les flux diffusifs d'ammonium ont été multipliés par 5.

Tableau III.6 : Pourcentage de matière organique (exprimé par rapport à la masse de sédiment sec) des sédiments superficiels et flux diffusifs d'oxygène et d'ammonium correspondant (après standardisation pour la température) sur les trois sites étudiés.

Stations	Dates d'échantillonnage	Matière organique (0 - 3 cm)	$F_{Diff}(O_2)$	$F_{Diff}(NH_4^+)$
ARA1 Baie de Seine	Février	1,23	116,07	12,93
	Avril	3,45	230,49	14,29
	Juillet	3,60	264,19	24,88
	Septembre	3,69	257,84	12,35
ARA2 Gravelines	Février	1,16	247,00	9,15
	Avril	n.d.	n.d.	n.d.
	Juin	1,70	283,27	84,59
	Septembre	n.d.	n.d.	n.d.
ARO1 Antifer	Mars	1,89	n.d.	7,37
	Avril	1,84	45,70	1,61
	Juillet	3,00	92,37	28,02
	Septembre	1,83	49,31	3,43

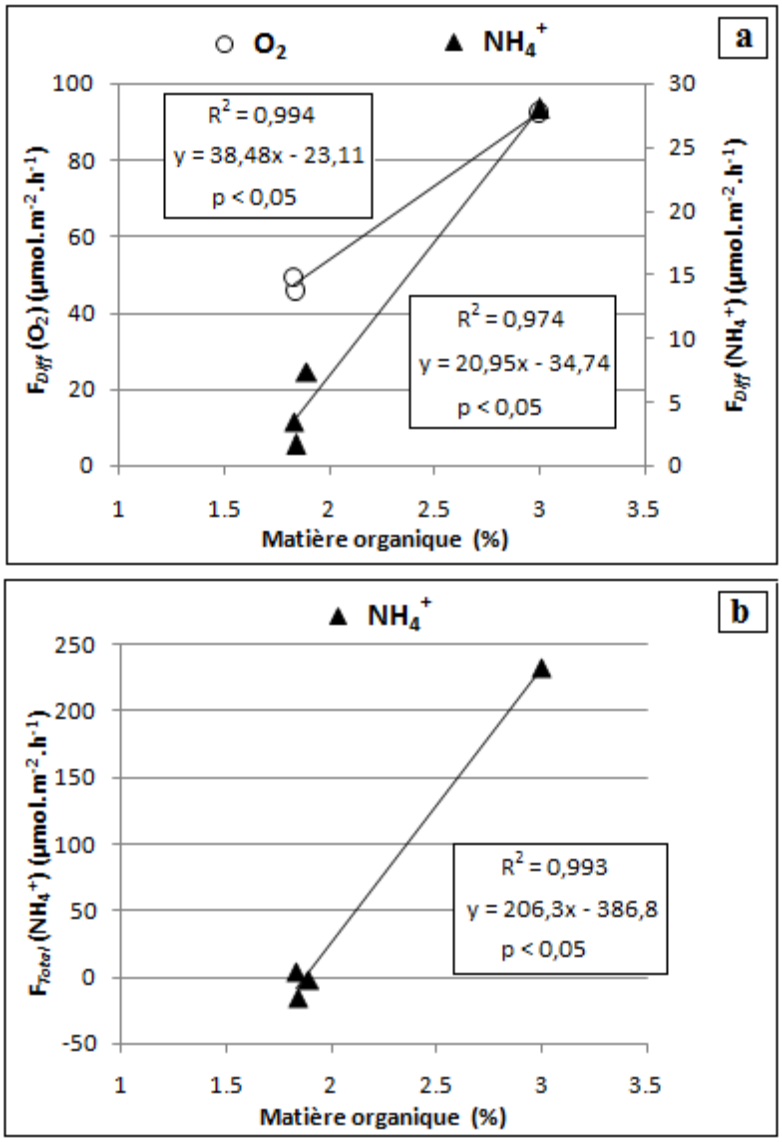


Figure III.29 : Relation entre le pourcentage de matière organique, les flux diffusifs moyens d'oxygène, d'ammonium (a) et les flux totaux moyens d'ammonium (b) au sein de la communauté à graviers plus ou moins ensablé d'Antifer (ARO1).

Les flux totaux d'ammonium enregistrés au printemps sur les sites ARA1 et ARO1 indiquent le pompage de ce composé dissous par le sédiment alors que les flux diffusifs sont positifs et illustrent un relargage d'ammonium vers la colonne d'eau. Les flux totaux sont donc inférieurs aux flux diffusifs alors que ces derniers ne tiennent pas compte de l'activité biologique. Les flux d'irrigation, reflétant la contribution biologique à ces échanges, correspondent à la différence entre les flux totaux et les flux diffusifs (Archer & Devol, 1992 ; Glud et al. 1994 ; Kristensen, 2000) et peuvent être calculés pour l'ensemble des sels nutritifs. Cependant, Denis (1999) précise que les sels nutritifs azotés peuvent subir des transformations rapides et complexes dans les sédiments et leur utilisation, en tant que

marqueurs, est parfois aléatoire. Le fait d'avoir des flux diffusifs supérieurs aux flux totaux peut être dû à la méthodologie employée avec :

- une mauvaise précision des dosages d'ammonium lors du découpage centimétrique des carottes sédimentaire. Les processus de nitrification et de dénitrification ont lieu essentiellement au sein de la couche superficielle de sédiment (quelques millimètres) et un découpage centimétrique est trop imprécis ou
- un gradient de concentration difficile à déterminer lors du calcul des flux diffusifs.

En complément de ce facteur méthodologique, un facteur biologique peut être responsable de ces flux diffusifs d'ammonium élevés. En effet, les microorganismes (bactéries, microphytobenthos), présents dans les premiers millimètres du sédiment, peuvent consommer ce dérivé azoté et être responsables de ces flux totaux observés en avril (Bonin, 2000 ; Rauch, 2007).

Afin de gommer l'effet de l'apport de matière organique sur les flux diffusifs d'oxygène pour les trois stations et d'ammonium pour la station ARA2 et ARO1, les flux diffusifs correspondant aux plus faibles valeurs de matière organique serviront de référence et seront utilisés pour calculer les flux d'irrigation liés à la macrofaune. Pour ARA1, le flux diffusif d'oxygène de référence sera 116,07 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$, pour ARA2, ce sera respectivement 247,00 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ et 9,15 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ pour l'oxygène et l'ammonium. Enfin pour ARO1, les valeurs de 47,50 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ et 4,11 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ seront utilisées.

La quantité de matière organique et l'augmentation de la température sont donc parmi les principaux paramètres régulant l'intensité des processus de minéralisation benthique. Il était donc important d'évaluer pour un flux total donné, soit 100 %, la participation de la température, de l'apport de matière organique, du flux diffusifs et du flux d'irrigation lié à l'activité biologique des carottes sédimentaires. Pour cela, un flux total annuel d'oxygène et d'ammonium a été calculé *in situ* et la contribution de chaque paramètre est représentée sur la figure III.30 pour l'oxygène et figure III.31 pour l'ammonium.

Cette première figure (Figure III.30) permet de souligner la part importante des flux d'irrigation dans les flux totaux annuels d'oxygène des trois sites (50 % sur ARA1, 51 % sur ARO1 et 88 % sur ARA2). La température est le deuxième facteur contribuant pour 18 % et 36 % aux flux totaux d'ARA1 et ARO1 et en troisième position sur ARA2 (5 %). La part de la matière organique est plus importante sur le site ARA1 que sur les deux autres sites.

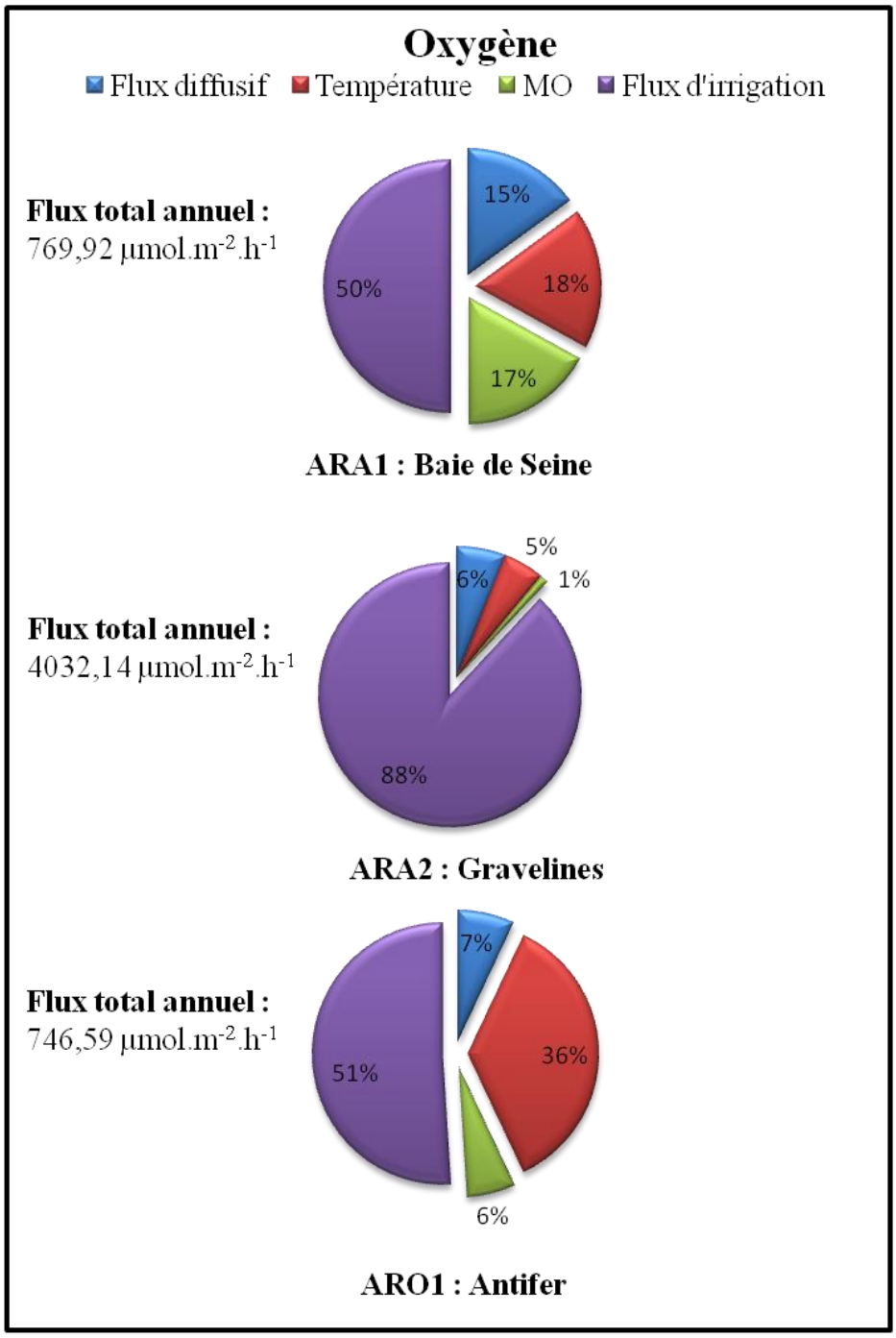


Figure III.30 : Contribution relative de chaque paramètre (Température, Apport de Matière Organique, Flux diffusif et Flux d'irrigation) pour chaque flux total annuel d'oxygène dans les trois sites étudiés.

Cette deuxième figure (Figure III.31) permet de souligner la part importante des flux d'irrigation dans les flux totaux annuels d'ammonium sur ARA1 et ARA2 (respectivement 62 % et 59 %). Sur ARO1, les flux d'irrigation arrivent en deuxième position (28 %) derrière la température (44 %). La température est le deuxième facteur contribuant pour 25 % et 36 %

aux flux totaux d'ARA1 et ARA2. La part de la matière organique est très importante sur le site ARO1 (24 %) et quasi inexistante sur ARA1 (3 %) et ARA2 (4 %).

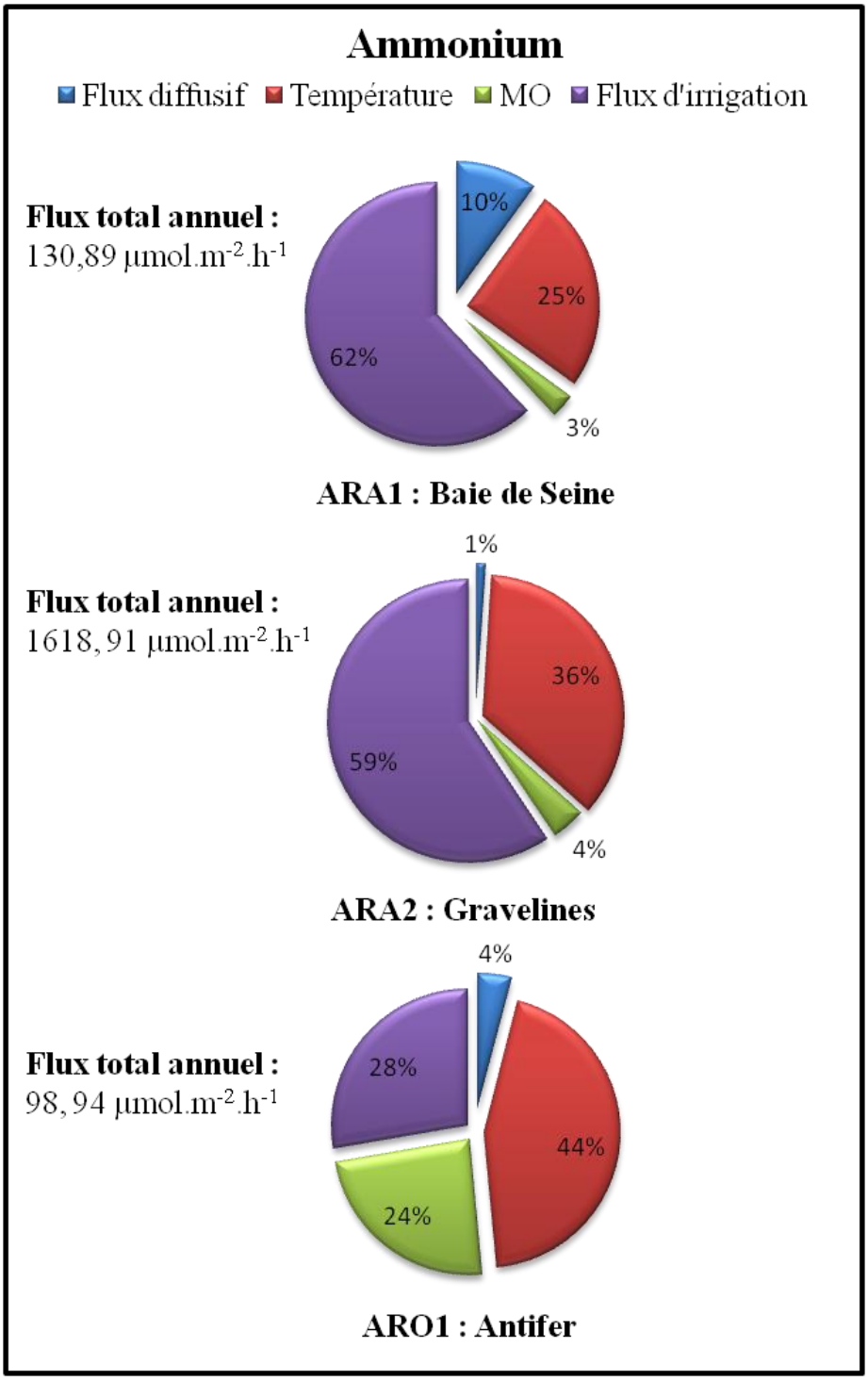


Figure III.31 : Contribution relative de chaque paramètre (Température, Apport de Matière Organique, Flux diffusif et Flux d'irrigation) pour chaque flux total annuel d'ammonium dans les trois sites étudiés.

La contribution des flux d'irrigation liés à l'activité biologique (macrofaune et bactéries) est donc très importante sur les trois sites étudiés et la partie suivante étudiera

l'influence précise de la macrofaune dans ces échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment.

III.2. Influence de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment.

Les apports de matière organique et les variations de température sont en partie responsables des variations saisonnières des flux totaux d'oxygène et d'ammonium. Cependant, même si ces deux paramètres sont très importants dans les processus de minéralisation, l'utilisation et la redistribution par la macrofaune de la matière organique dans les sédiments superficiels peut modifier les voies métaboliques et l'intensité des processus de minéralisation (Aller, 1978; Kristensen, 1985; Rasmussen & Jørgensen, 1992). Les flux d'irrigation d'oxygène et d'ammonium sont représentatifs du métabolisme des organismes benthiques mais aussi de la consommation microbienne stimulée à la suite de l'irrigation des couches de sédiments anoxiques, du mélange entre couches adjacentes.

Une fois les effets de la température et des apports de matière organique supprimés, les flux d'irrigation (ou F_{Fauna}) de l'oxygène [$F_{Fauna}(O_2)$] et d'ammonium [$F_{Fauna}(NH_4^+)$] ont été recalculés et sont présentés dans la figure III. 32. Ces valeurs ont été utilisées pour évaluer la contribution de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment.

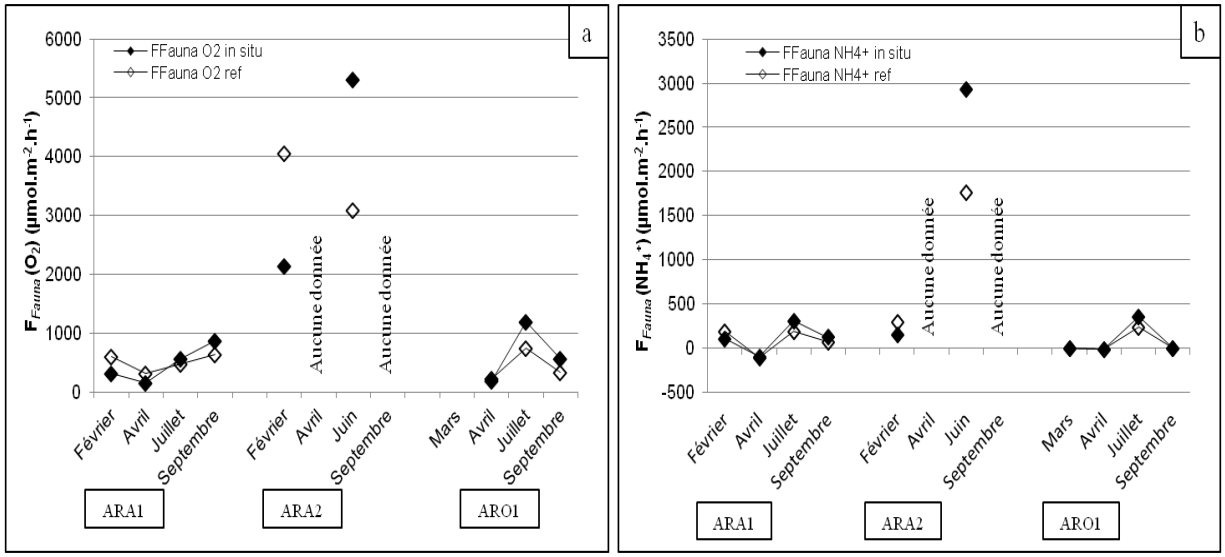


Figure III.32 : Valeurs moyennes saisonnières (a) des flux d'irrigation d'oxygène $F_{Fauna}(O_2)$, (b) d'ammonium $F_{Fauna}(NH_4^+)$ observés *in situ* (losanges noirs), calculés à la température standard moyenne et en supprimant l'effet de la matière organique (réf ; 12°C ; losanges blancs) durant les quatre périodes d'échantillonnage.

Sur l'ensemble des sites et des dates d'échantillonnage, les flux d'irrigation moyens d'oxygène (estimés à partir de la différence entre flux totaux et flux diffusifs) représentent 75 % ± 17 % des flux totaux moyens sans correction de la température et de l'apport de matière organique. Pour chaque site, les flux d'irrigation contribuent pour 60 % sur ARA1, 91 % sur ARA2 et 84 % sur ARO1 aux flux totaux d'oxygène toutes saisons confondues. Les corrections effectuées précédemment servent principalement à décrire la variation temporelle liée à la température et à l'apport de matière organique. Lorsque ces corrections sont effectuées, les valeurs moyennes des flux d'irrigation d'oxygène et d'ammonium suivent le même patron de fonctionnement.

Avec la correction de température et d'apport de matière organique, les flux d'irrigation représentent une part légèrement plus importante des flux totaux moyens (77 % ± 8 %). Plusieurs autres études récentes ont souligné la part active de la macrofaune dans les échanges d'oxygène dissous à l'interface eau-sédiment : les flux d'irrigation contribuent jusqu'à 40 % des flux totaux d'oxygène (Glud et al. 2003) en baie d'Aarhus (Baie semi-fermée au Danemark, sédiments vaseux), jusqu'à 66 % dans la lagune de Thau (Lagune Méditerranéenne, sédiments vaseux ; Dedieu et al. 2007) et jusqu'à 93 % sur un site subtidal côtier (sédiment vaseux) à Helsingør au Danemark (Wenzhöfer & Glud, 2004).

Comme pour l'oxygène, les flux d'irrigation d'ammonium représentent 76 % ± 20 % des flux totaux pour l'ensemble des stations et des saisons sans correction de la température. Avec la correction de température, ces flux d'irrigation d'ammonium représentent une part plus faible des flux totaux moyens (61 % ± 8 %). Pour chaque site, les flux d'irrigation annuels contribuent pour 88 % aux flux totaux d'ammonium sur ARA1, 96 % sur ARA2 et 55 % sur ARO1. Ces résultats sont en accord avec ceux de Kuwae et al. (1998) qui soulignent, pour des sédiments sableux, la part active de la macrofaune dans les échanges d'ammonium à l'interface eau-sédiment dans la baie de Banzu, au Japon (86 %). Cependant, l'ensemble des études mentionnées ci-dessus ne donnent aucun détail sur la composition faunistique des communautés étudiées et les conclusions apportées par ce type d'étude restent évasives et limitées sur le lien entre la macrofaune et les processus biogéochimiques.

Les résultats obtenus sur les stations ARA1 et ARA2 montrent une contribution plus importante de la macrofaune dans l'absorption de l'oxygène et du relargage d'ammonium (Figure III.30 et III.31) sur ces deux sites, en comparaison au site ARO1. Ces résultats suggèrent que la présence d'une communauté riche et diversifiée avec un grand potentiel d'irrigation (polychètes et bivalves par exemple) augmente les flux d'irrigation.

Au contraire, sur le site ARO1, la communauté est faiblement diversifiée (très peu de polychètes et de bivalves) et essentiellement caractérisée par l'ophiure *Ophiothrix fragilis*. Les activités d'irrigation exercées par la macrofaune sont alors plus réduites, pour l'oxygène comme pour l'ammonium, mais restent pourtant élevées (51 % et 28 %). Elles semblent être principalement liées au métabolisme de la macrofaune (respiration, excrétion) et, dans une moindre mesure, à la participation active d'autres compartiments benthiques (bactérie par exemple).

Depuis quelques décennies, la communauté scientifique s'intéresse à la contribution de la méiofaune et des bactéries aux processus biogéochimiques des sédiments superficiels. Néanmoins les données disponibles sur la participation de ces deux compartiments, et plus précisément du compartiment méiobenthique, dans les activités métaboliques sont très peu nombreuses. Cependant, la contribution des nématodes dans le turnover du carbone peut varier de moins de 1 % sur l'estran d'un estuaire (Van Oevelen et al. 2006) à des valeurs maximales de 10,7-36,6 % à une profondeur de 830 m au niveau de l'Hydrate Ridge, au large de l'Oregon, aux Etats-Unis (Sommer et al. 2007). Franco et al. (2010) ont étudié la respiration des trois compartiments benthiques (bactéries, méiofaune et macrobenthos) dans deux types sédimentaires contrastés (sédiments grossiers et sédiments fins) afin d'évaluer la contribution de chacun de ces compartiments dans les demandes benthiques en oxygène (DBO) après un dépôt printanier de phytoplancton. Leur étude a permis de montrer qu'au sein des sédiments perméables, les bactéries étaient responsables tout au long de l'année d'une partie de la demande benthique en oxygène et qu'au sein des sédiments fins, la DBO est principalement liée aux peuplements macrobenthiques avec néanmoins une plus forte contribution du compartiment méiobenthique après le dépôt printanier de phytoplancton. Les demandes benthiques en oxygène observés par Franco et al (2010) le long des côtes Belges sont proches de celle obtenues au cours de cette étude. On peut donc supposer que la participation relative de ces deux compartiments est similaire entre ces deux études.

III.2.1 Flux d'irrigation et paramètres faunistiques traditionnels (richesse spécifique, abondances et biomasses)

Afin d'évaluer le rôle de la macrofaune, les flux d'irrigation d'oxygène et d'ammonium ont été comparés aux différents paramètres faunistiques (abondance, biomasse, richesse spécifique) pour toutes les dates, l'ensemble des carottes et des stations.

a. Flux d'irrigation O_2, NH_4^+ et richesse spécifique

Dans notre étude, les analyses ont démontré une corrélation significative entre les flux d'irrigation (O_2, NH_4^+) et la richesse spécifique (respectivement $r = 0,555$; $p < 0,001$, Figure III.33 a et $r = 0,337$; $p = 0,033$, Figure III.33 d). Les valeurs d'ARA2 enregistrées en juin participent fortement à l'établissement de la corrélation ; toutefois ces valeurs sont représentatives de situations qui peuvent exister dans des communautés naturelles (communauté non modifiée par ajout ou suppression d'espèces) et elles ne peuvent donc pas être considérées comme des valeurs aberrantes. Cette corrélation suggère que chaque espèce joue un rôle dans l'écosystème et que la productivité de l'écosystème augmente avec la diversité [hypothèse de diversité-stabilité de Mc Arthur (1955)]. Nos résultats indiquent qu'une forte diversité d'espèces est bénéfique aux performances de l'écosystème (Tilman et al. 1996) : plus la richesse spécifique est élevée, plus les flux d'irrigation sont intenses. Néanmoins, le fonctionnement des écosystèmes ne peut être uniquement expliqué par le nombre d'espèce (Giller et al. 2004 ; Hooper et al. 2005) et les paramètres d'abondance et de biomasses peuvent largement influencer le fonctionnement de l'écosystème (Dedieu et al. 2007 ; Thouzeau et al. 2007 ; Rossi et al. 2008).

b. Flux d'irrigation O_2, NH_4^+ et abondance

Aucune corrélation n'a pu être observée entre les flux d'irrigation d'oxygène, d'ammonium et l'abondance des espèces (Figure III. 33 b, e). Ces résultats sont cohérents avec ceux de Marinelli (1994), qui n'a enregistré aucun lien significatif entre la densité des organismes étudiés et les flux d'irrigation, et ceux de Marinelli & Williams (2003) qui ont démontré l'absence de relation entre la densité des espèces et les flux d'ammonium. Cependant, Marinelli & Williams (2003) nuancent leurs résultats en précisant que des densités intermédiaires de macrofaune peuvent avoir un impact plus important sur les flux d'ammonium que les fortes densités. Notre étude est basée sur les communautés entières en place dans l'écosystème, et dans ce contexte (contrairement aux expérimentations monospécifiques), les différentes stratégies écologiques permettent aux organismes de coexister (via les processus de facilitation) les uns avec les autres dans un espace relativement restreint (Waldbusser et al. 2004). Au sein des communautés étudiées dans ce travail, la configuration spatiale des espèces peut affecter les caractéristiques de diffusion et le comportement des organismes, qui à leur tour régulent (modèrent ou favorisent) la réaction de transport des solutés et donc les flux à l'interface eau-sédiment. D'autres études ont

effectivement montré que les distances qui séparent les organismes et le volume des terriers pouvaient avoir d'importantes conséquences biogéochimiques (Marinelli, 1994 ; Aller & Aller, 1998 ; Gilbert et al. 2003b). Marinelli (1994) souligne que dans des assemblages hétérogènes, l'effet des individus sur les flux d'éléments nutritifs peut être en partie déterminé par l'identité, l'abondance des espèces voisines et la distance qui les sépare de ses voisines. La configuration spatiale, comparée à la richesse spécifique ou l'abondance, peut donc affecter de manière importante les taux de transport et de réactions dans les sédiments superficiels.

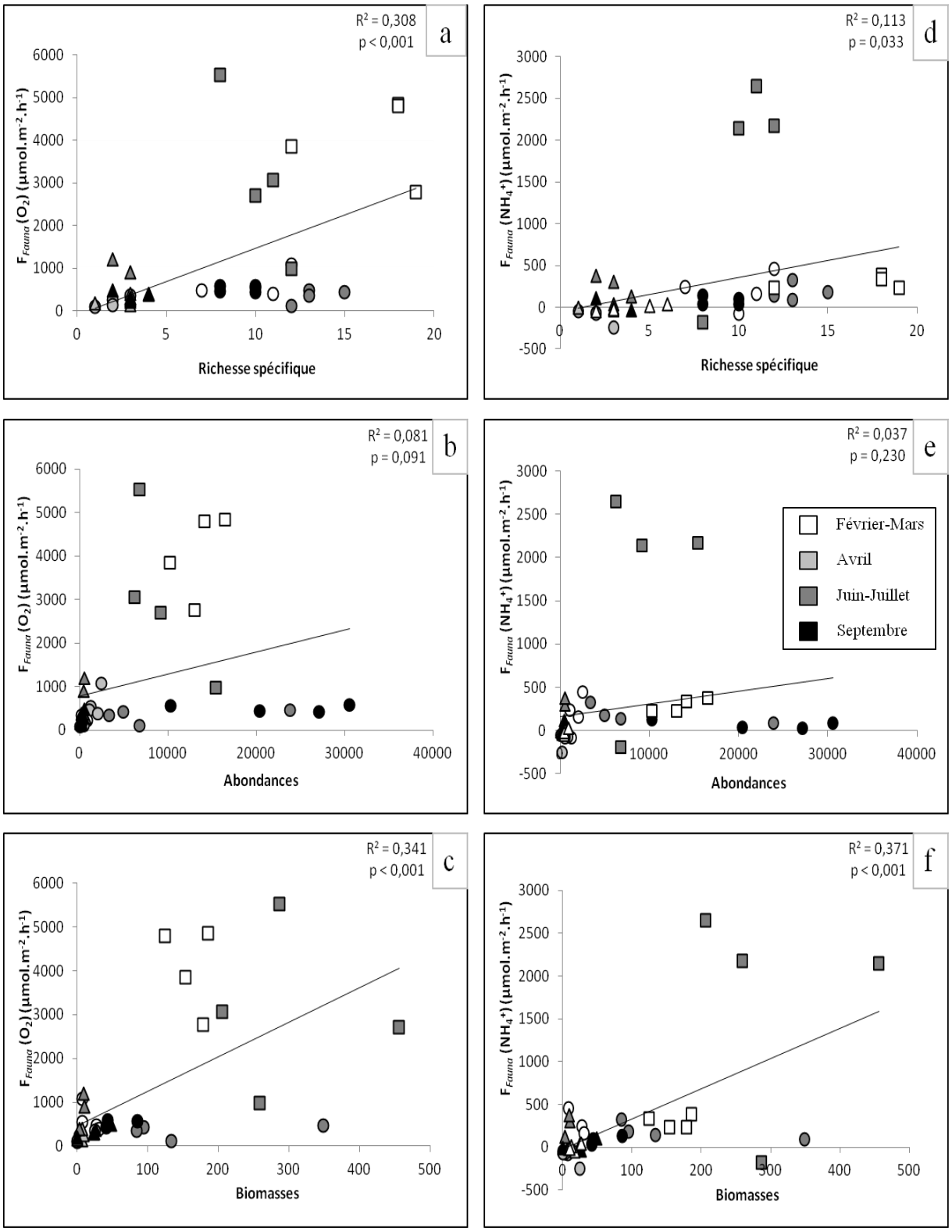


Figure III.33 : Relation entre les flux d'irrigation moyens d'oxygène et a) – la richesse spécifique, b) – les abondances moyennes (ind.m^{-2}), c) – les biomasses moyennes (g PSLC.m^{-2}) et relation entre les flux d'irrigation moyens d'ammonium et d) – la richesse spécifique, e) – les abondances moyennes (ind.m^{-2}), f) – les biomasses moyennes (g PSLC.m^{-2}). Les carrés, les ronds et les triangles représentent respectivement les stations ARA2, ARA1 et ARO1.

c. Flux d'irrigation O_2, NH_4^+ et biomasse

Une corrélation positive à été observée entre les flux d'irrigation d'oxygène, d'ammonium et la biomasse de macrofaune (respectivement $r = 0,584$; $p < 0,001$, Figure III.33 c et $r = 0,609$; $p < 0,001$, Figure III.33 f). Dans notre étude, les plus fortes biomasses enregistrées en février et juin sur ARA2, en juillet et septembre sur ARA1 et ARO1 correspondent à des demandes benthiques en oxygène très élevées et à des flux d'irrigation très intenses. Au sein du peuplement à cailloutis du site ARO2 (Cap Gris Nez), les travaux réalisés par Migné (1996) ont permis de démontrer une corrélation positive entre la respiration, l'excrétion ammoniaquée et la biomasse des organismes de l'espèce *O. fragilis*. Cependant, les fortes biomasses observées dans ces travaux étaient principalement liées à la période estivale (fin mai à début septembre) lorsque les gonades sont matures, et l'augmentation du taux de consommation d'oxygène peut aussi bien être reliée au cycle de reproduction qu'à la taille des individus. Le cycle de reproduction des espèces peut donc être un paramètre important pouvant influencer la respiration et donc les flux totaux d'oxygène à l'interface eau-sédiment.

Dans notre étude, les flux d'irrigation (F_{Fauna}), obtenus à partir des données de flux totaux (F_{Total}) et de flux diffusifs (F_{Diff}), sont corrélés avec les données de biomasse de la macrofaune. Pour compléter ces informations, une étude expérimentale (Danhiez, 2011 ; stage de Master 1) a été réalisée en complément de ce travail, afin de quantifier les flux totaux d'oxygène et d'ammonium dans des mésocosmes monospécifiques. Cette étude avait pour but de déterminer l'influence de la biomasse de certaines espèces caractéristiques des communautés benthiques étudiées (communauté des sables fins plus ou moins envasé à *Abra alba – Pectinaria koreni* et la communauté des graviers ensablés ou cailloutis) sur les flux totaux d'oxygène et d'ammonium à l'interface eau-sédiment. Cette étude a porté sur quatre espèces différentes : *Ophiothrix fragilis* (communauté des graviers ensablés ou cailloutis), *Ensis directus*, *Ophiura ophiura* et *Nassarius reticulatus* (communauté des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba*). Ces espèces sont rencontrées en forte abondance sur les sites étudiés.

Au cours de cette étude, 6 séries de 4 carottes mono-spécifiques ont été incubées pendant 24h avec des prélèvements d'eau surnageante toutes les 3 heures et le descriptif des 4 carottes est expliqué dans la Figure III.34.

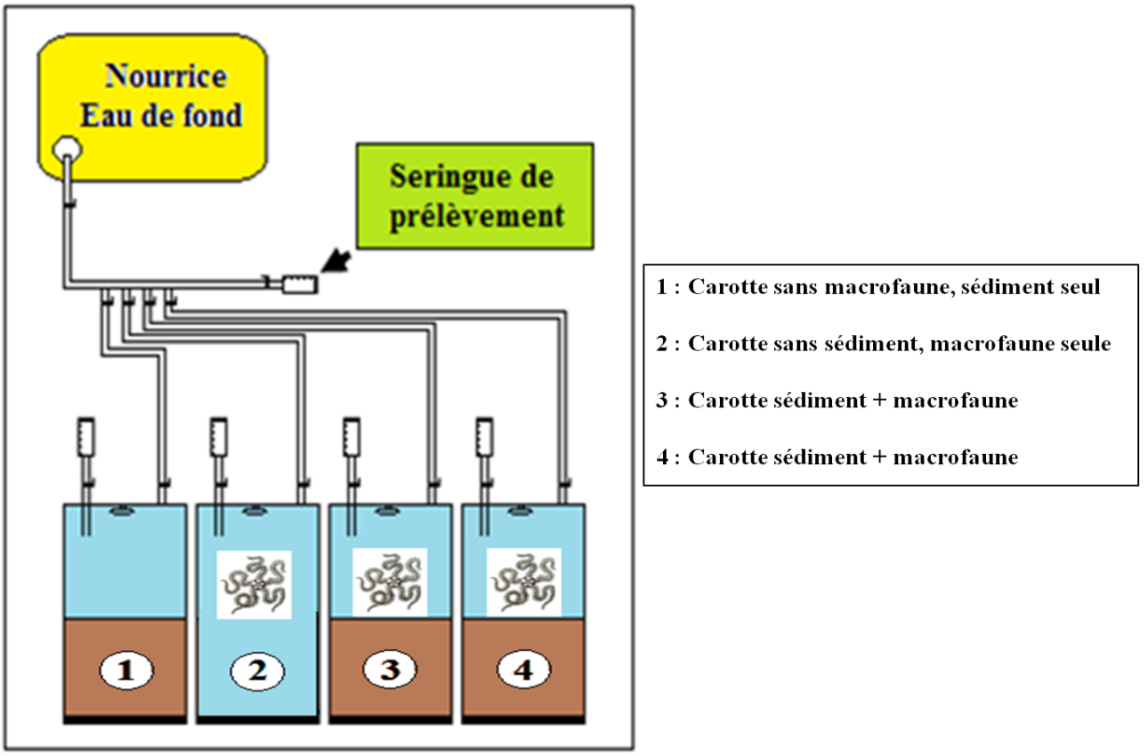


Figure III.34 : Dispositif d'incubation des carottes sédimentaires avec le descriptif du protocole réalisé pour chaque carotte.

Au cours de ces incubations, des mesures d'oxygène dissous et d'ammonium ont été réalisées (méthode décrite précédemment) afin de calculer les valeurs de flux totaux rencontrés dans les enceintes incubées. Les carottes incubées sans macrofaune ou sans sédiment permettent d'avoir des valeurs de référence de fonctionnement en termes de minéralisation benthique pour le sédiment et de respiration pour la macrofaune. La biomasse a été effectuée sur chaque carotte (présence de macrofaune) et cette biomasse ainsi que la densité des individus a été comparée aux flux totaux correspondant enregistrés. Cette étude permet de voir l'impact individuel de chaque espèce sur les flux de substances dissoutes (oxygène et ammonium) à l'interface eau-sédiment et de compléter les données obtenues lors du suivi saisonnier des quatre sites étudiés.

Ce travail a d'abord permis de démontrer que la présence de macrofaune modifie de manière significative les flux d'oxygène. En effet, les flux observés au sein des carottes incubées sans macrofaune (sédiments azoïques) étaient significativement plus faibles ($p < 0,01$) que dans les mésocosmes monospécifiques. Ce travail a montré l'existence d'une relation significative entre les biomasses d'*E. directus* et d'*O. ophiura* et les flux totaux d'oxygène dissous (Figure III.35). Pour *N. reticulatus*, les flux observés montrent une grande variabilité pour des valeurs de biomasses voisines et cela suggère une variabilité individuelle

très importante en termes de consommation d'oxygène pour cette espèce. Le cas d'*O. fragilis* est particulier : les flux d'oxygène étaient moins intenses pour une valeur de biomasse équivalente aux trois autres espèces et la faible variation des valeurs de biomasse observée chez cette espèce ne permettent pas de mettre en évidence une relation robuste entre ces deux paramètres. Pour les flux d'ammonium, aucune relation entre ces flux et la biomasse des quatre espèces n'a pu être mise en évidence.

Cette étude expérimentale a donc permis de voir l'impact individuel de ces quatre espèces, de compléter les données obtenues lors du suivi saisonnier et de confirmer les relations de corrélation obtenues entre les flux totaux d'oxygène et la biomasse de la macrofaune.

Les résultats expérimentaux et ceux obtenus par incubation des carottes sédimentaires sur les trois sites sont en accord avec les conclusions de Rossi et al. (2008), qui ont démontré qu'une augmentation de la demande benthique en oxygène était liée à celle de la biomasse. Pour expliquer cette relation, Rossi et al. (2008) ont suggéré que l'introduction de *Cerastoderma edule* a provoqué une augmentation de biomasse et a influencé les taux de respiration et donc la demande benthique en oxygène. La respiration de la macrofaune a longtemps été considérée comme le facteur contribuant majoritairement à la demande benthique en oxygène (Nizzoli & Welsh, 1999 ; Welsh, 2003). Sur des expérimentations menées en mésocosmes par Nizzoli & Welsh (1999), la consommation d'oxygène via la respiration des Néréidés représente jusqu'à 40 % des flux totaux d'oxygène, et l'introduction de ces Polychètes explique jusqu'à 50 % son augmentation. Ces derniers auteurs, ainsi que Glud et al. (2003) et Wenzhöfer & Glud (2004), rapportent néanmoins que si la respiration est une composante indéniable des flux d'irrigation, les activités de bioirrigation des organismes benthiques interviennent davantage dans les échanges à l'interface eau-sédiment (demandes benthiques en oxygène et relargages d'ammonium ; Michaud et al. 2006 ; Braeckman et al. 2010).

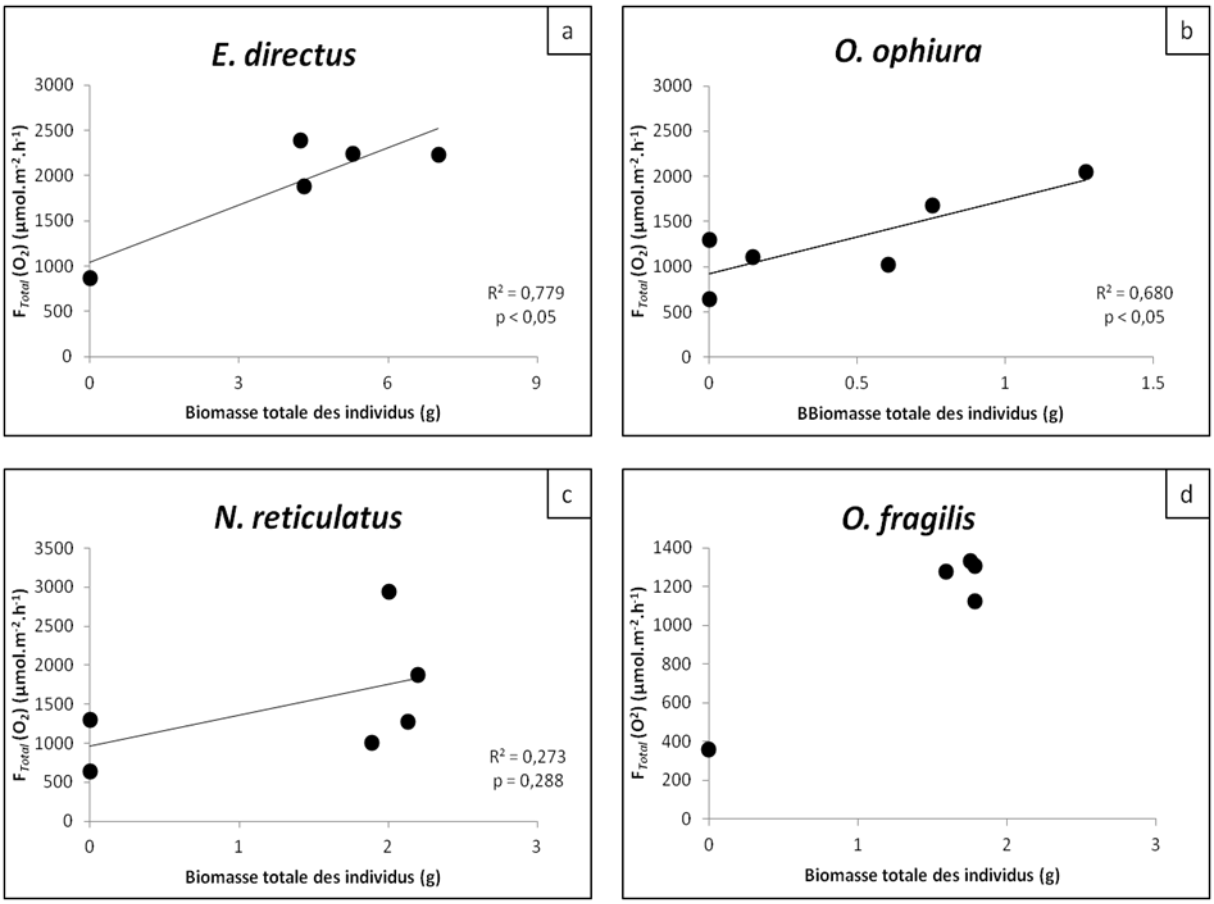


Figure III.35 : Flux totaux d'oxygène dissous (µmol.m^{-2}.h^{-1}) observés en fonction de la biomasse (g) d'*E. directus* (a), d'*O. ophiura* (b), de *N. reticulatus* (c) et *d'O. fragilis* (d). L'échelle des ordonnées est plus faible pour *O. fragilis* que pour les trois autres espèces. (Danhiez, 2011).

Ainsi, il semble que les paramètres faunistiques classiques (richesse spécifique, abondance et biomasse) ne sont pas suffisants pour expliquer le rôle de la macrofaune benthique dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment. Il est nécessaire de tenir compte des caractéristiques fonctionnelles des individus et des espèces, dont la définition s'appuie sur la guilde trophique et le mode de bioturbation (Hooper et al. 2002, 2005 ; Srivastava & Vellend, 2005 ; Thrush et al. 2006).

III.2.2 Flux d'irrigation et caractéristiques fonctionnelles (guilde trophique et mode de bioturbation)

Le tableau III.7 regroupe les coefficients de corrélation entre les flux d'irrigation d'oxygène, d'ammonium et les valeurs de richesse spécifique, d'abondance et de biomasse de chaque guilde trophique et mode de bioturbation pour les trois stations réunies. Notre étude a

révélé une corrélation significative entre les flux d'irrigation d'oxygène, et chacun des paramètres (richesse spécifique, abondance et biomasse) de deux modes de bioturbation (les biodiffuseurs et les biodiffuseurs à galeries) et une guilde trophique (les déposivores de surface). Pour les flux d'ammonium, seuls les biodiffuseurs ont une influence positive significative sur ces flux. Ces résultats ne permettent pas d'indiquer que l'hypothèse de **diversité-stabilité de Mc Arthur (1955)** s'applique à tous les groupes fonctionnels. En effet, ces corrélations sont dues au fait que les biodiffuseurs et les biodifuseurs à galeries sont les modes de bioturbation les plus représentés sur les trois sites étudiés. Si on les exclut de l'analyse, aucune relation linéaire n'apparait et ce sont les hypothèses de **rivet pop** (Ehrlich & Ehrlich, 1981) **et d'idiosyncrasie** (Lawton, 1994) qui se vérifient. Ces hypothèses suggèrent pour la première que chaque individu joue un rôle mais que le fonctionnement du système est altéré à partir d'un certains seuil de disparition de ces individus et pour la deuxième que la diversité et la fonctionnalité de l'écosystème sont liées de façon indéterminée et stochastique (le rôle de chaque espèce étant imprévisible).

Tableau III.7 : Coefficients de corrélation de Pearson entre les flux d'irrigation d'oxygène, d'ammonium, les paramètres de bases et les valeurs de richesse spécifique, d'abondance et de biomasse de chaque guilde trophique et mode de bioturbation. Les coefficients significatifs à $p < 0,05$ apparaissent en rouge, à $p < 0,01$ en vert et à $p < 0,001$ en bleu.

		O_2			NH_4^+		
Paramètres de base		**Nombre d'espèces**	**Abondance**	**Biomasse**	**Nombre d'espèces**	**Abondance**	**Biomasse**
		0,555	0,286	0,584	0,337	0,190	0,609
Caractéristiques fonctionnelles		**Nombre d'espèces**	**Abondance**	**Biomasse**	**Nombre d'espèces**	**Abondance**	**Biomasse**
Guilde Trophique	Suspensivores	0,256	0,798	0,554	0,222	0,222	0,558
	Déposivores de surface	0,369	0,669	0,616	0,033	0,018	-0,011
	Déposivores de sub-surface	0,157	0,137	-0,017	0,261	0,074	-0,055
	Mixtes	0,589	-0,063	0,301	0,420	0,074	0,546
	Carnivores	0,310	0,372	0,235	0,298	0,651	0,002
Mode de Bioturbation	Biodiffuseurs	0,466	0,782	0,592	0,413	0,329	0,550
	Biodiffuseurs à galeries	0,433	0,500	0,412	0,066	0,500	0,068
	Convoyeurs	0,219	-0,174	0,018	-0,116	-0,078	-0,047
	Convoyeurs inverses	0,686	-0,125	0,169	0,387	0,045	0,565
	Régénérateurs	-0,125	-0,125	-0,125	-0,051	-0,051	-0,051

Nos résultats suggèrent donc un « effet de seuil » pour chaque guilde trophique et mode de bioturbation. Les convoyeurs (*Pectinaria koreni* par exemple) et les convoyeurs inverses (*Lanice conchilega*) étant faiblement représentés au sein des deux communautés à *Abra alba* de baie de Seine et de Gravelines, l'impact de ces deux modes de bioturbation sur

le fonctionnement de l'écosystème est donc limité. En dessous d'un certains seuil de représentation (abondance ou biomasse), une guilde trophique ou un groupe de bioturbation n'a pas d'effet mesurable sur les processus benthiques ; dans ce cas, les hypothèses de **rivet pop** et d'**idiosyncrasie** se vérifient. A l'inverse, au dessus d'un seuil de représentation, l'effet spécifique est mesurable et en cas de disparition de cette espèce :

(i) soit elle est « remplacée » par une espèce du même groupe fonctionnel, aucun changement n'est observé et l'hypothèse de **diversité-stabilité de Mc Arthur (1955)** est observée.

(ii) soit elle est « perdue », on perd alors en fonctionnalité et on revient aux hypothèses de **rivet pop** et d'**idiosyncrasie**.

Les hypothèses de **rivet pop** et d'**idiosyncrasie** observées sont d'ailleurs confortées par le fait que pour des valeurs très faibles des paramètres faunistiques (ARO1), les flux d'irrigation sont parfois très élevés, soutenant une nouvelle fois la participation active d'autres compartiments biologiques tels que les bactéries aux processus écosystèmiques. Danovaro & Pusceddu (2007) ont en effet pu démontrer une relation positive et significative entre la diversité microbienne et le fonctionnement de l'écosystème. De plus, même en absence de macrofaune (par exemple lors de la mort des individus), les flux d'irrigation restent souvent très élevés : la quantité de bactéries associées à leurs tubes ou leur mucus participent alors activement à ces flux métaboliques (Aller, 1998 ; Wenzhöfer & Glud, 2004). Il a été reconnu que les interactions pouvant exister entre les espèces et leur environnement, ainsi que la composition spécifique des communautés peuvent influer sur le fonctionnement des écosystèmes (Waldbusser & Marinelli, 2006 ; Rossi et al. 2008). L'intérêt majeur de cette étude est donc de travailler sur des communautés benthiques déjà en place dans l'écosystème (sans ajout ou retrait d'espèces). En effet, les études réalisées en mésocosmes sur une espèce ou sur un assemblage prédéfini d'espèces, ne permettent pas de prendre en considération les interactions qui peuvent exister entre les espèces (intra-spécifique/inter-spécifique) et certaines études ont démontré que les effets d'un assemblage d'espèces n'étaient pas identiques à la somme des effets de chaque espèce présente dans cette assemblage (Waldbusser et al. 2004 ; Piot, 2009). Dans le cadre de ce travail, la présence, l'activité (guilde trophique et mode de bioturbation) des espèces et les interactions existantes entre les espèces appartenant aux communautés benthiques étudiées semble appuyer les hypothèses de rivet pop et d'idiosyncrasie observées. Comme la complexité de l'écosystème reste très élevée, même dans les communautés où les espèces ingénieurs sont présentes ou dominantes, l'intégration de la variabilité intra-spécifique (structure de population, traits de vie,...) des

espèces pourrait constituer une étape nécessaire pour la compréhension des relations entre la diversité et le fonctionnement des écosystèmes.

III.3. Interaction faune-sédiment

Au vu des résultats de cette étude, l'impact de la macrofaune sur les flux dissous à l'interface eau-sédiment est indiscutable. Cependant, par son activité de bioturbation, la macrofaune peut également agir sur les flux particulaire. Certaines espèces benthiques dites ingénieurs participent par leur présence (souvent en forte abondance) à la fois au piégeage de sédiment et à des modifications des processus de dépôt/remise en suspension. En effet, ces espèces affectent les transferts de matière entre la colonne d'eau et le fond de différentes manières. D'une part, ils peuvent modifier, par la formation de structures biogéniques (terriers, galeries), les profils de vitesse de la couche limite et affectent ainsi de manière significative le contexte hydrodynamique (Eckman, 1983; Boudreau & Jorgensen, 2001; Murray et al. 2002 ; Schwindt et al. 2004). Ces organismes vont ainsi influencer de manière passive le transfert de matière organique en suspension entre le compartiment benthique et pélagique. D'autre part, ils peuvent également avoir un rôle actif grâce à leur activité de nutrition. Les organismes de type « suspensivores » peuvent transférer une grande quantité de matière organique en suspension depuis la colonne d'eau et ils excrètent une grande quantité de nutriments sur le fond (Migné & Davoult, 1995 ; Graf & Rosenberg, 1997). Ces organismes peuvent donc modifier les caractéristiques granulométriques et la quantité de matière organique de la zone où ils vivent.

Du fait de la relation complexe entre les espèces benthiques et les processus physiques et sédimentaires en couche limite de fond, il a été fait le choix d'analyser le rôle d'une espèce benthique ingénieur dans le transfert des particules fines via des expérimantations « pilotes » dans un canal à courant. Les flux métaboliques, étudiés au préalable, représentent les interactions qui peuvent exister entre la faune et le sédiment via le matériel dissout, alors que les espèces ingénieurs sont plus considérées comme ayant une influence sur les transferts particulaires. L'étude a porté sur le couteau américain *E. directus* qui est une espèce suspensivore, caractéristique des communautés des sables fins plus ou moins envasés à *A. alba - P. koreni* et présente en forte abondance au sein de ces communautés. L'expérimentation qui a été entreprise avait pour but d'étudier l'érodabilité du sédiment en présence de deux densités différentes du couteau américain et ainsi d'évaluer le rôle de cette espèce ingénieur dans les processus de dépôt et de remise en suspension du sédiment, sur le

transfert de la matière organique et par conséquent sur le fonctionnement benthique de l'écosystème benthique qu'il compose.

III.3.1 Prélèvement des individus

Une expérimentation en canal à courant a été réalisée sur le couteau américain *E. directus* en juin 2010 au Cresco de Dinard (sous la direction de Nicolas Desroy). Dans cette optique: environ 200 individus d'environ 5 cm de long et 100 L de sédiment ont été échantillonnés à la benne Van Veen sur le site de Gravelines (ARA2). De retour au laboratoire, les couteaux ont été placés en stabulation dans des aquariums avec une circulation continue d'eau de mer (Figure III.36 a). Le sédiment a été tamisé sur une maille carrée de 1 mm afin de retirer toute la macrofaune présente dans le sédiment, puis il a été stocké au frais dans des bidons de 20 L.

III.3.2 Expérimentation en canal à courant

Les échantillons de sédiment et les couteaux américains ont été transportés au Cresco de Dinard. Le canal à courant du Cresco est un canal à courant de type « racetrack » de 10 m de long et de 1,8 m de large. (Figure.III.36. b, c) équipé d'un moteur électrique couplé a des disques rotatifs en PVC partiellement immergés dans l'eau. Ce moteur, équipé d'un variateur, est capable de créer un courant allant jusqu'à 50 $cm.s^{-1}$. La zone expérimentale, localisée au début de la ligne droite (largeur de la ligne droite : 51 cm), est constituée d'un réservoir amovible en PVC (0,8 m de long, 0,15 m de large et 0,3 m de profondeur). Un courantomètre (Vélocimètre à effet Doppler, Nortek Vectrino Velocimeter), placé au dessus de la zone expérimentale permet de mesurer différents paramètres dont la vitesse du courant à 10 cm au dessus du fond et la hauteur du sédiment (Figure.III.36.d).

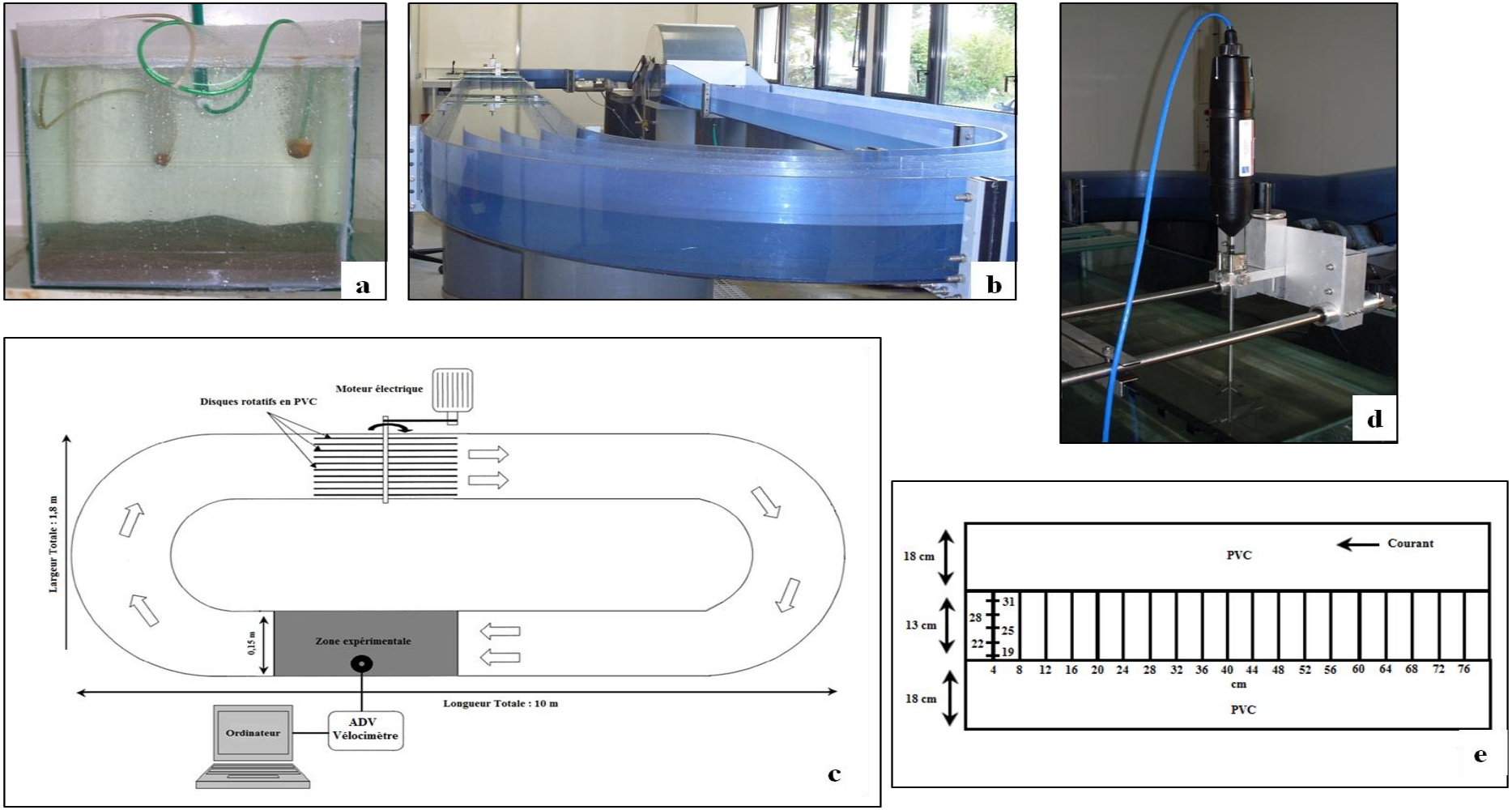


Figure III.36 : Expérimentation en canal à courant : **a.** aquarium de stabulation ; **b.** photographie du canal à courant ; **c**. dispositif du canal à courant ;**d.** sonde SBE 25 et **e**.répartition des 95 points analysés au niveau de la zone expérimentale.

Cette expérimentation avait pour but d'évaluer l'érodabilité du sédiment à une vitesse constante de 15 $cm.s^{-1}$ (vitesse cohérente avec les valeurs observées sur le terrain). De plus, on sait (données non publiées) que cette vitesse permet un écoulement peu turbulent et faiblement dévié. Pour cela, trois séries d'expérience ont été réalisées : (i) sédiment seul pour estimer l'érosion du sédiment en absence de couteaux (contrôle), (ii) avec 8 et (iii) 80 individus d'*E. directus* pour mesurer l'influence de ces deux densités de couteaux sur l'érodabilité du sédiment. La hauteur de la couche limite de fond était comprise entre 0,5 et 2 cm.

Pour chaque série d'expérience, la hauteur de sédiment a été mesurée en trois séries de 95 points dans le réservoir amovible de la zone expérimentale (Figure III.36.e) : la première série a été réalisée au début de l'expérience après la mise en place du système (état initial sans courant). Deux heures après les premières mesures, un courant est appliqué et la deuxième série de mesure est effectuée après deux heures de courant constant afin d'avoir un premier aperçu de l'effet immédiat du courant. La troisième série de mesure a été réalisée le lendemain après 22 h de courant pour pouvoir analyser l'effet d'un courant continu. Trois réplicats ont ainsi été réalisés pour chaque série d'expérience.

III.3.3 Résultats

Lors des expérimentations (sédiment seul, avec une densité de 8 ou de 80 individus), le volume de sédiment a été exprimé en m^3 à T_0 (état initial), T_1 (au bout de 2h de mise en route du courant) et T_2 (au bout de 22h de mise en route du courant ; Figure III.37 a). Une légère perte de sédiment est observée entre T_0, T_1 et T_2. Les différences de volume sédimentaire enregistrées entre T_0, T_1 et T_2 pour les trois séries d'expérimentation ont permis de calculer un pourcentage de remise en suspension du sédiment entre T_0 et T_1 et entre T_0 et T_2 (Figure III.37 b). Aucune différence significative a été observée entre T1 et T2 pour les trois différentes expérimentations (ANOVA ; $p = 0,564$). Le maintien d'un courant de 15 $cm.s^{-1}$ pendant 20h n'a aucune influence sur la remise en suspension du sédiment. De plus, le pourcentage de remise en suspension n'est pas significativement différent entre les expérimentations avec 8, 80 individus ou avec simplement du sédiment (ANOVA ; $p = 0,324$).

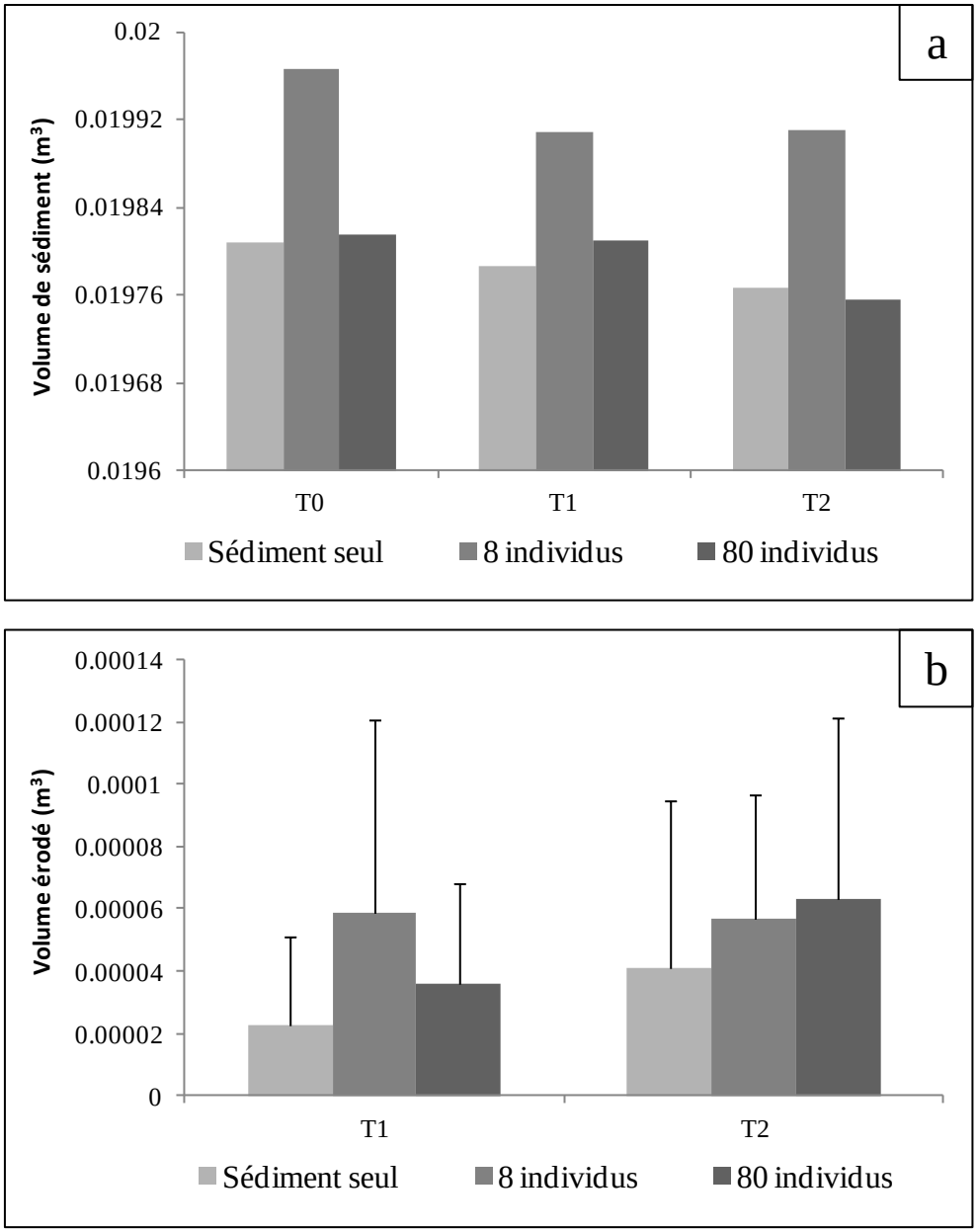


Figure III.37 : Volume moyen de sédiment (m^3) à T_0, T_1 et T_2 au cours des trois séries d'expérimentations (a). Volume moyen de sédiment érodé à T1 et T2 sur les trois séries d'expérimentations (b).

La présence des couteaux ne semblent en rien influencer l'érosion naturelle du sédiment en présence d'un courant de 15 $cm.s^{-1}$. En effet, la couche de surface caractérisée par les sédiments les plus fins (crème de vase) semble s'éroder rapidement (dès 2h de mise en route du courant) mais les pourcentages de remise en suspension restent très faibles malgré la présence des couteaux. Cette expérience s'est donc révélée infructueuse mais pas inintéressante. Il serait préférable dans le cadre d'une étude prochaine, de réitérer l'expérience en modifiant la densité des couteaux (supérieure à 80 individus) ou en introduisant des individus de plus grande taille (> 3 cm).

III.4. Reminéralisation benthique et bilan de carbone

A ce stade de l'étude, nous pouvons essayer de dresser un bilan des processus de reminéralisation de la matière organique au sein des deux communautés benthiques à *Abra alba* et à *Ophiothrix fragilis* de Manche orientale et du sud de la Mer du Nord. Dans cette optique, il convient de convertir la demande benthique en oxygène (exprimée en µmol $O_2.m^{-2}.h^{-1}$) en masse de carbone organique minéralisé (exprimé en mg $C.m^{-2}.h^{-1}$). Pour cela, on utilise généralement un quotient respiratoire RQ (rapport molaire du taux de production de CO_2 sur le taux de consommation d'O_2) de 0,85 considéré comme le plus adéquat pour convertir la consommation en oxygène en carbone minéralisé dans les sédiments superficiels (Soetaert et al. 1996 ; Etcheber et al. 1999 ; Accornero et al. 2003 ; Denis & Grenz, 2003).

En considérant les différentes campagnes, les flux totaux d'oxygène moyens sont de 769,92 µmol $O_2.m^{-2}.h^{-1}$ pour ARA1, de 4032,14 µmol $O_2.m^{-2}.h^{-1}$pour ARA2 et de 746,59 µmol $O_2.m^{-2}.h^{-1}$ pour ARO1. Les taux de minéralisation moyens sont donc de :

- 7,85 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$ sur la communauté à *Abra alba* de Baie de Seine (ARA1) ;
- 41,11 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$ sur la communauté à *Abra alba* de Gravelines (ARA2) ;
- 7,61 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$ sur la communauté des graviers plus ou moins ensablés à *O. fragilis* d'Antifer (ARO1).

En complément, pour la communauté des cailloutis du Cap Gris Nez (ARO2) Migné (1996) a estimé un taux de minéralisation égal à 16,20 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$. Le reste de la Manche orientale et du sud de la Mer du Nord étant occupé par les communautés des sables fins à moyens propres à *Ophelia borealis* et par les communautés de la gravelle à *Amphioxus lanceolatus*, il était également important d'avoir une vision du taux de minéralisation de ces deux communautés. Denis & Desroy (2008) estiment que les flux totaux d'oxygène moyens de la communauté à *O. borealis* sont de 71,3 µmol $O_2.m^{-2}.h^{-1}$, ce qui correspond un taux de reminéralisation de 0,72 mg $C.m^{-2}.h^{-1}$. Pour la communauté à *Amphioxus lanceolatus*, aucune estimation n'est disponible en termes de flux totaux d'oxygène et de taux de reminéralisation benthique.

Cependant, il est important de rapporter ces estimations aux surfaces relatives couvertes par ces différentes zones. En pondérant les taux de minéralisation estimés par ces surfaces, la reminéralisation benthique équivaut à un recyclage de $52,70.10^4$ $tC.an^{-1}$dans les sédiments des communautés à *A. alba*, de $48,28.10^4$ $tC.an^{-1}$ dans les communautés des graviers plus ou moins ensablés à *O. fragilis*, de $373,9.10^4$ $tC.an^{-1}$ dans les communautés des cailloutis et de $1,58.10^4$ $tC.an^{-1}$ dans les communautés à *O. borealis*. Malgré des taux de

réaction inférieurs aux sédiments fins et vaseux des communautés à *A. alba*, les grandes surfaces occupées par les sédiments grossiers et graveleux rendent les processus de reminéralisation benthique de ces communautés très importants en termes de bilan de carbone (Tableau III.8).

Il était important de comparer ces données avec des données de production primaire dans la colonne d'eau. Dans le cadre du projet Charm III, une évaluation de la production primaire phytoplanctonique à l'échelle de la Manche orientale a été entreprise (Thèse de Camille Napoléon), mais ces travaux n'étant pas terminés, les données ne seront pas disponibles avant septembre 2012. Cependant, les travaux de Quisthoudt (1987), Hoch (1995) dans le détroit du Pas de Calais, Hoch & Menesguen (1996) et Cugier (1999) dans la Baie de Seine, permettent d'estimer respectivement une production primaire annuelle de 300 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ dans le détroit et 200 à 400 g $C.m^{-2}.an^{-1}$ dans la Baie de Seine.

A partir de ces données (~ 300 g $C.m^{-2}.an^{-1}$) et de la superficie de la Manche orientale et du sud de la Mer du Nord (~ 39372 km^2), la production primaire annuelle a donc été considérée comme égale à 1181.10^4 $tC.an^{-1}$. Nos résultats suggèrent donc qu'en Manche orientale, les sédiments superficiels des communautés à *A. alba*, à *O. fragilis* et à *O.borealis* contribuent pour environ 40 % du turnover métabolique du carbone, les communautés à *O. fragilis* des cailloutis et des graviers assurant une part non négligeable (35%) de ce recyclage.

Tableau III.8 : Bilan des processus de production primaire et de respiration benthique pour les communautés à *Abra alba*, à *Ophiothrix fragilis* et à *Ophelia borealis* de Manche orientale et du sud de la Mer du Nord.

	$tC.an^{-1}$	Sources	Sites d'étude	Communautés
Respiration benthique	$52,70.10^4$	Cette étude	Baie de Seine et Gravelines	sables fins envasés à *Abra alba*
	$48,28.10^4$	Cette étude	Antifer	graviers plus ou moins ensablés
	$373,9.10^4$	Migné, 1996	Cap Gris Nez	cailloutis
	$1,58.10^4$	Denis & Desroy, 2008	Embouchure Estuaire de la Canche	sables fins à moyens propres à *Ophelia borealis*
Respiration benthique totale	**$476,4.10^4$**			
Production primaire (colonne d'eau)	**1181.10^4**	Quisthoudt, 1987	Détroit du Pas de Calais	
		Hoch, 1995	Détroit du Pas de Calais	
		Cugier, 1999	Baie de Seine	

IV. Conclusion

Cette étude avait pour objectif de fournir une description saisonnière à la fois qualitative et quantitative des échanges d'oxygène et d'ammonium au sein de deux grandes communautés benthiques de Manche orientale, du sud de la Mer du Nord et de Baie de Seine, notamment afin d'évaluer le rôle de la macrofaune dans les processus de minéralisation de la matière organique.

Les mesures de flux métaboliques au sein des communautés à *Abra alba* et à *Ophiothrix fragilis* présentes en Manche sont peu nombreuses. Cette étude est donc l'une des premières à traiter de l'aspect fonctionnel de ces deux communautés en Manche orientale et au sud de la Mer du Nord. Le fonctionnement de ces deux communautés benthiques n'est pas particulier à la Manche orientale et du sud de la Mer du Nord. En effet, les flux métaboliques enregistrés sont similaires à d'autres sites de la mer du Nord (Dauwe et al. 2001 ; Janssen et al. 2005). Les trois sites étudiées présentent des textures sédimentaires distinctes (sédiments perméables pour ARO1 ou semi-perméables pour ARA1 et ARA2) caractérisées par des flux métaboliques (demande benthique en oxygène et relargage d'ammonium) plus élevés au sein des communautés à *Abra alba* (ARA1 et ARA2).

La variabilité saisonnière des échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment (flux plus élevés en période estivale) observée en 2010 sur ces trois sites est liée à :

- l'évolution saisonnière de la température qui induit des changements qualitatifs au sein des communautés micro-, méio- et macro-benthiques mais agit aussi sur l'intensité de la dégradation de la matière organique.
- un apport de matière organique plus important en période estivale qui est probablement lié à l'efflorescence printanière de phytoplancton.

Au cours de cette étude, la part de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes a été analysée au moyen des flux d'irrigation d'oxygène et d'ammonium. Les flux moyens d'irrigation d'oxygène et d'ammonium, représentant respectivement 77 % et 61 % des flux totaux moyens, indiquent une forte contribution de la macrofaune benthique dans ces échanges de substances dissoutes. Nos résultats montrent une corrélation significative entre les flux d'irrigation d'oxygène, d'ammonium, la richesse spécifique et la biomasse. Cependant les faibles corrélations obtenues entre les flux d'irrigation et les certains groupes

fonctionnelles suggèrent un fonctionnement idiosyncratique ou de type rivet pop pour l'écosystème benthique.

Les habitats benthiques sont des mosaïques de diversité fonctionnelle ; il est donc difficile d'établir des règles simples et uniques de fonctionnement d'un écosystème. Cette étude menée sur des communautés benthiques déjà en place dans l'écosystème illustre la complexité du système biologique et permet de prendre en compte les interactions existantes entre les différents groupes fonctionnels et leur environnement. Toutefois, lors de ce travail, nos expérimentations (incubation de carottes) n'ont pas permis d'interpréter clairement et précisément ces différentes interactions en raison de la complexité des relations entre les flux de substances dissoutes et les paramètres faunistiques (réponse idiosyncratique de l'écosystème). De plus, ces relations peuvent être modulées par les caractéristiques individuelles de chaque individu et de chaque espèce macrobenthique (cycle de vie, reproduction… ; Gilbert et al. 2003 b) et par des changements enregistrés dans leur environnement (par exemple, le courant peut agir sur le comportement bioturbateur de *O. fragilis* ; Davoult & Gounin, 1995 ; Figure III.38).

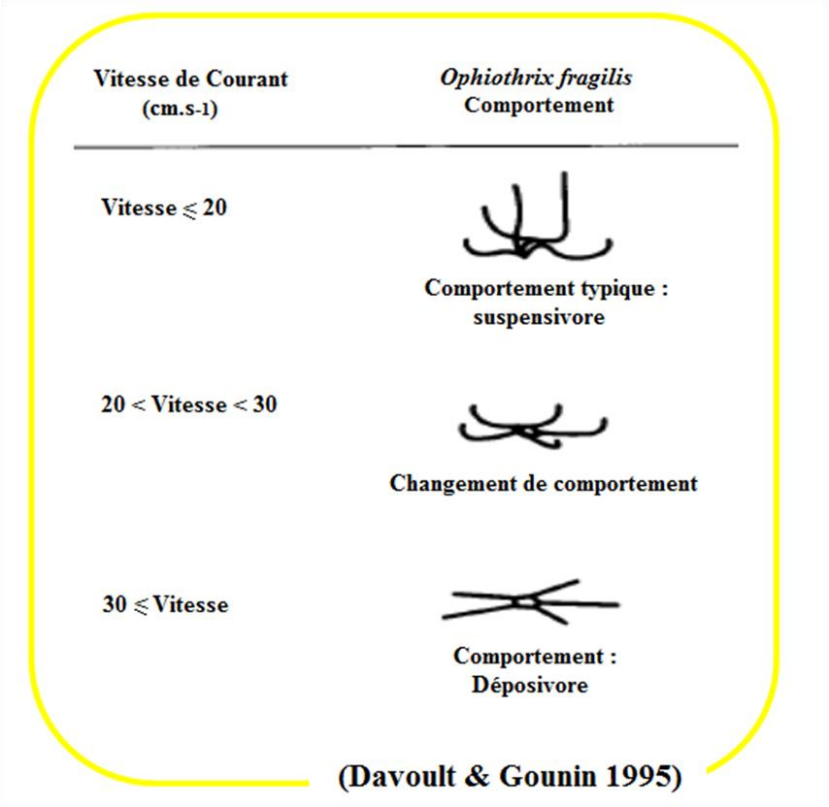


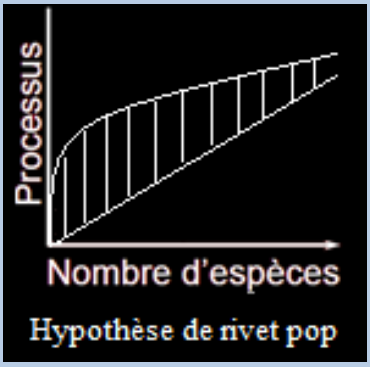
Figure III.38 : Changement de comportement de l'espèce *O. fragilis* en fonction de l'intensité du courant (Davoult & Gounin, 1995).

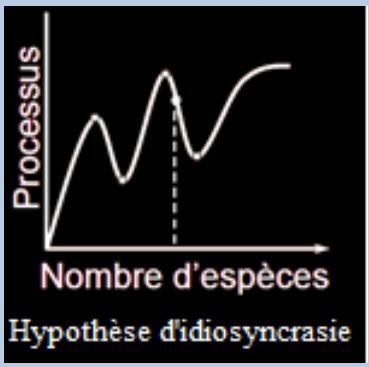
Ainsi, sur la base de ces observations, la dominance d'un groupe fonctionnel au sein d'un peuplement permet d'envisager l'impact de la perte de ce groupe. En revanche, lorsque cette dominance n'est pas marquée, ce groupe fonctionnel n'a pas d'effet mesurable et dans ce cas les hypothèses de **rivet pop** et d'**idiosyncrasie** sont vérifiées. Lorsque le système a déjà un fonctionnement en rivets pops ou idiosyncratique, il est difficile de prédire les conséquences d'un changement de biodiversité (perte ou ajout d'espèces avec des caractéristiques fonctionnelles contrastées) sur le fonctionnement de ce système.

Le bilan de carbone réalisé à la fin de cette étude montre que les communautés à *A. alba* (sédiments fins et vaseux) minéralisent plus intensément que les communautés des graviers ou des cailloutis à *O. fragilis*. Cependant, la superficie occupée par les communautés à *O. fragilis* étant plus importante à l'échelle de la Manche orientale et du sud de la Mer du Nord, la minéralisation de cette communauté devient très élevée. Ces deux communautés ont donc un rôle complémentaire et il est nécessaire de les préserver afin de maintenir le fonctionnement actuel des communautés benthiques au sein de la Manche.

Résumé

Dans les habitats peu profonds et riches en matière organique, la macrofaune benthique est connue pour jouer un rôle majeur dans le fonctionnement biogéochimique des sédiments superficiels. En effet, l'utilisation et la redistribution de la matière organique par la macrofaune (activité de bioirrigation et/ou bioturbation) peut modifier l'intensité des processus de minéralisation. Au cours de cette étude, une variabilité saisonnière a été observée pour la porosité, la quantité de matière organique présente dans les sédiments superficiels et les flux d'oxygène et d'ammonium sur les trois sites étudiés (communauté à *Abra alba* de Baie de Seine : ARA1 et de Gravelines : ARA2 et communauté à *Ophiothrix fragilis* d'Antifer : ARO1). Les flux les plus élevés ont été observés en été et sont en grande partie attribués aux fortes températures et à un fort apport de matière organique, probablement lié au bloom printanier de *Phaeocystis globosa*. Une fois que les effets de la température et de la matière organique ont été gommés (en utilisant le facteur Q_{10} et de l'équation d'Arrhenius, et une valeur correspondant aux teneurs minimales hivernales de matière organique), les flux moyens d'irrigation d'oxygène et d'ammonium (associés à la macrofaune, F_{Fauna}) représentent respectivement 76 % et 61 % des flux totaux moyens. Contrairement à l'abondance, la richesse spécifique et la biomasse ont montré une corrélation avec les flux d'irrigation d'O_2 et de NH_4^+. La diversité des espèces d'une communauté peut donc influencer le fonctionnement de l'écosystème, mais les faibles corrélations observées entre les différents groupes fonctionnels (guilde trophique et mode de bioturbation) et les flux d'irrigation suggèrent les hypothèses de **rivet pop** (Ehrich & Ehrich, 1981) et d'**idiosyncrasie** (Lawton, 1994).





Malgré la présence d'espèce ingénieurs (*Ophiothrix fragilis*, *Ensis* sp. et *Lanice conchilega*), l'établissement d'une règle simple et unique de fonctionnement reste donc utopique. Lorsque le système a déjà un fonctionnement idiosyncratique, il est difficile de prédire les conséquences d'un changement de biodiversité (perte ou ajout d'espèces avec des caractéristiques fonctionnelles contrastées) sur le fonctionnement de ce système. Quand une

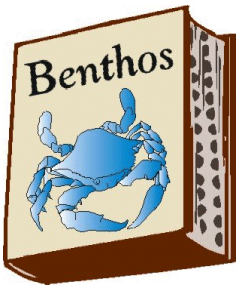
communauté est fortement dominée par un groupe fonctionnel, l'impact de la perte de diversité est envisageable au sein de cette communauté (cas des biodiffuseurs et biodiffuseurs à galeries dans notre étude), mais si cette perte est plus ou moins importante, les hypothèses d'idiosyncrasie ou de rivet pop se vérifient de nouveau. Le bilan de carbone réalisé pour cette étude, montre que la communauté à *O. fragilis* minéralise moins que les communautés des graviers et des cailloutis. Néanmoins, en raison de la forte superficie occupée par cette communauté, ses taux de minéralisation deviennent très élevés. Il est donc important de préserver et de maintenir un bon fonctionnement de ces deux communautés

La communauté des sables fins à *Abra alba*

La communauté des graviers plus ou moins ensablés

Chapitre 4

Analyse par traçage isotopique naturel du fonctionnement trophique de deux communautés benthiques présentes en Manche



Chapitre 4
Analyse par tracage isotopique naturel du fonctionnement trophique de deux communautés benthiques présentes en Manche

« La théorie, c'est quand on sait tout et que rien ne fonctionne. La pratique, c'est quand tout fonctionne et que personne ne sait pourquoi.»
A. Einstein

Interface entre les continents et les océans, les écosystèmes littoraux côtiers comptent parmi les milieux les plus productifs de la planète (Mann, 1982) tant au point de vue de la production primaire (Valiela, 1984) que de la production secondaire (Knox, 1986). Le renforcement de la production biologique dans ces zones est une conséquence du transport en mer d'éléments nutritifs terrestres par les rivières et les fleuves (Gaudy et al. 2003). Les apports terrestres correspondent à des éléments dissous (e.g nitrate, phosphate) et particulaires (e.g phytoplancton d'eau douce, débris végétaux terrestres…) qui peuvent tous deux être exploités par les organismes marins. Dans ces zones marines, l'origine de la matière organique est très diverse (Mann, 1982) : les apports continentaux s'y superposent aux éléments nutritifs déjà présents dans le milieu marin et influencent de façon considérable la productivité et le fonctionnement des écosystèmes. La multiplicité et la variabilité spatio-temporelle des sources de matières organiques [autochtones (production locale : phytoplancton marin, microphytobenthos, macroalgues…) et allochtones (débris végétaux terrestres…)] participent au maintien à un niveau élevé des flux de matière traversant cet écosystème (Pocklington & Tan, 1987 ; Mann, 1988). L'identification des voies d'utilisation des différentes sources de matière organique (autochtone/allochtone ; particulaire/vivante) dans les zones côtières est donc très complexe. Les différentes sources de matière organique contribuent au stock qui transite dans ces zones côtières et dont l'utilisation par les organismes peut varier en fonction de leur labilité et de l'hydrodynamisme qui peut modifier leur disponibilité pour les consommateurs (Schwinghamer et al. 1983; Monbet, 1992). La compréhension du cheminement des flux de matière et d'énergie au sein d'un écosystème passe donc par la connaissance des liens trophiques existant entre les consommateurs (Hobson et al. 2002 ; Alfaro et al. 2006). L'identification des relations trophiques est un élément clé

pour la compréhension des processus qui déterminent le fonctionnement des écosystèmes (Paine, 1988), et les recherches centrées sur les réseaux trophiques ouvrent la voie à la compréhension de nombreux processus écologiques et biologiques.

Au sein des zones côtières et plus précisément dans les eaux peu turbides (sauf estuaires), en plus d'une forte production liée à la richesse en sels nutritifs, la faible profondeur permet à la lumière de pénétrer dans une plus grande partie de la colonne d'eau, et favorise le couplage bentho-pélagique. Ce couplage bentho-pélagique a été examiné dans un certain nombre de travaux (Smith & Hollibaugh, 1993 ; Alongi, 1998 ; Gattuso et al. 1998 ; Wollast, 1998). Dans les écosystèmes côtiers, la richesse en matière organique favorise l'implantation de communautés benthiques abondantes et diversifiées à forte productivité (Yokoyama & Ishihi, 2007). Ces écosystèmes benthiques jouent donc un rôle important dans le stockage et le recyclage de la matière organique, mais la diversité des sources de matière organique complique clairement l'évaluation des principales sources alimentaires des communautés côtières macrobenthiques (Peterson, 1999).

Plusieurs approches peuvent être envisagées afin de déterminer la dynamique trophique des systèmes aquatiques :

- Les études traditionnelles qui utilisent l'analyse des contenus stomacaux permettent de donner une estimation des diverses sources ingérées par chaque espèce. Ces estimations peuvent être faussées par la présence de proies digérées qui deviennent alors difficilement identifiables par l'observateur ou par la présence de proies non assimilées. L'analyse des contenus stomacaux procure une mesure instantanée et taxonomique du bol alimentaire d'une espèce (Pasquaud et al. 2008). Afin d'être fiable pour des espèces dont le régime alimentaire n'est pas stable dans le temps (régime de type opportuniste), l'analyse doit être réalisée plusieurs fois dans l'année (prélèvement saisonnier) afin de considérer la variation saisonnière des diverses sources ingérées. En outre, cette analyse est très difficile à appliquer sur des organismes de petites tailles (ex : petits invertébrés, polychètes, petits bivalves, et petits crustacés) et le temps de traitement de chaque contenu stomacal doit être relativement court (les proies étant très vite digérées, c'est une méthode très chronophage).
- Le développement de l'analyse des isotopes stables, à partir des années 1970, a permis de résoudre une partie de la question de l'origine des flux de matière (Haines, 1976 ; Haines & Montague, 1979) et particulièrement du devenir des différentes sources de production primaire ainsi que les liens trophiques dans les écosystèmes. Les rapports entre les

isotopes stables du carbone ($^{13}C/^{12}C$) et de l'azote ($^{15}N/^{14}N$) sont utilisés en écologie comme traceurs de l'origine et du cheminement de la matière ingérée par les organismes dans les réseaux trophiques aquatiques et terrestres (Fry & Sherr, 1984 ; Owens, 1987 ; Peterson & Fry, 1987 ; Vander Zanden et al. 1999 ; Post et al. 2000). Cette analyse isotopique se base sur la transmission prévisible de la composition isotopique des proies vers les consommateurs (DeNiro & Epstein, 1978). Les différentes sources de production primaire d'origine marine (phytoplancton, micro et macroalgues benthiques, phanérogames marines) et terrestre (débris végétaux divers) qui existent dans les écosystèmes marins, présentent des compositions en isotopes stables distinctes (Riera et al. 1999 ; Kerhervé et al. 2001) car elles dépendent non seulement de la composition isotopique des éléments minéraux nutritifs originels, mais également des cycles biochimiques utilisés au cours de la synthèse de la matière organique. En revanche, la composition isotopique de la matière organique ne subit que de faibles variations lors des processus de dégradation et des transferts le long des chaînes alimentaires (Ostrom & Fry, 1993). Il existe cependant une légère différence de composition isotopique entre un consommateur et sa source de nourriture quel que soit l'élément considéré : le consommateur est très légèrement enrichi en isotope lourd par rapport à sa nourriture, l'enrichissement étant faible pour le carbone, généralement de l'ordre de 1 ‰ et ne dépasse jamais 2 ‰ (De Niro & Epstein, 1978 ; Peterson & Fry, 1987 ; Pinnegar & Polunin, 1999 ; Vander Zanden & Rasmussen, 2001). Le $\delta^{13}C$ (rapport entre l'isotope lourd ^{13}C et l'isotope léger ^{12}C du carbone) est ainsi utilisé comme indicateur de la source de matière organique (Rounick & Winterbourn, 1986 ; Peterson & Fry, 1987 ; France & Peters, 1997). S'il est variable selon les organismes considérés, l'enrichissement en isotope lourd est plus marqué pour l'azote, le $\delta^{15}N$ d'un consommateur montrant généralement un enrichissement de 2,5 – 4,5 ‰ (en moyenne 3,4 ‰) par rapport à sa source de nourriture (De Niro & Epstein, 1978 ; Minagawa & Wada, 1984 ; Peterson & Fry, 1987 ; Vander Zanden & Rasmussen, 2001 ; Figure IV 1). Cet élément est alors utilisé comme un indice de niveau trophique (De Niro & Epstein, 1981 ; Minagawa & Wada, 1984 ; Vander Zanden & Rasmussen, 2001 ; Sweeting et al. 2007) et va permettre de donner la place des espèces clefs des systèmes et de compléter les données sur le mode de vie des espèces (mode de bioturbation, guilde trophique…).Avec cette méthode, il est donc possible de suivre le cheminement des différentes sources de nourriture au sein des réseaux trophiques si leur signature est différente, en étudiant les rapports isotopiques des consommateurs primaires, secondaires,…(Dauby, 1995 ; Riera & Richard, 1996, 1997).

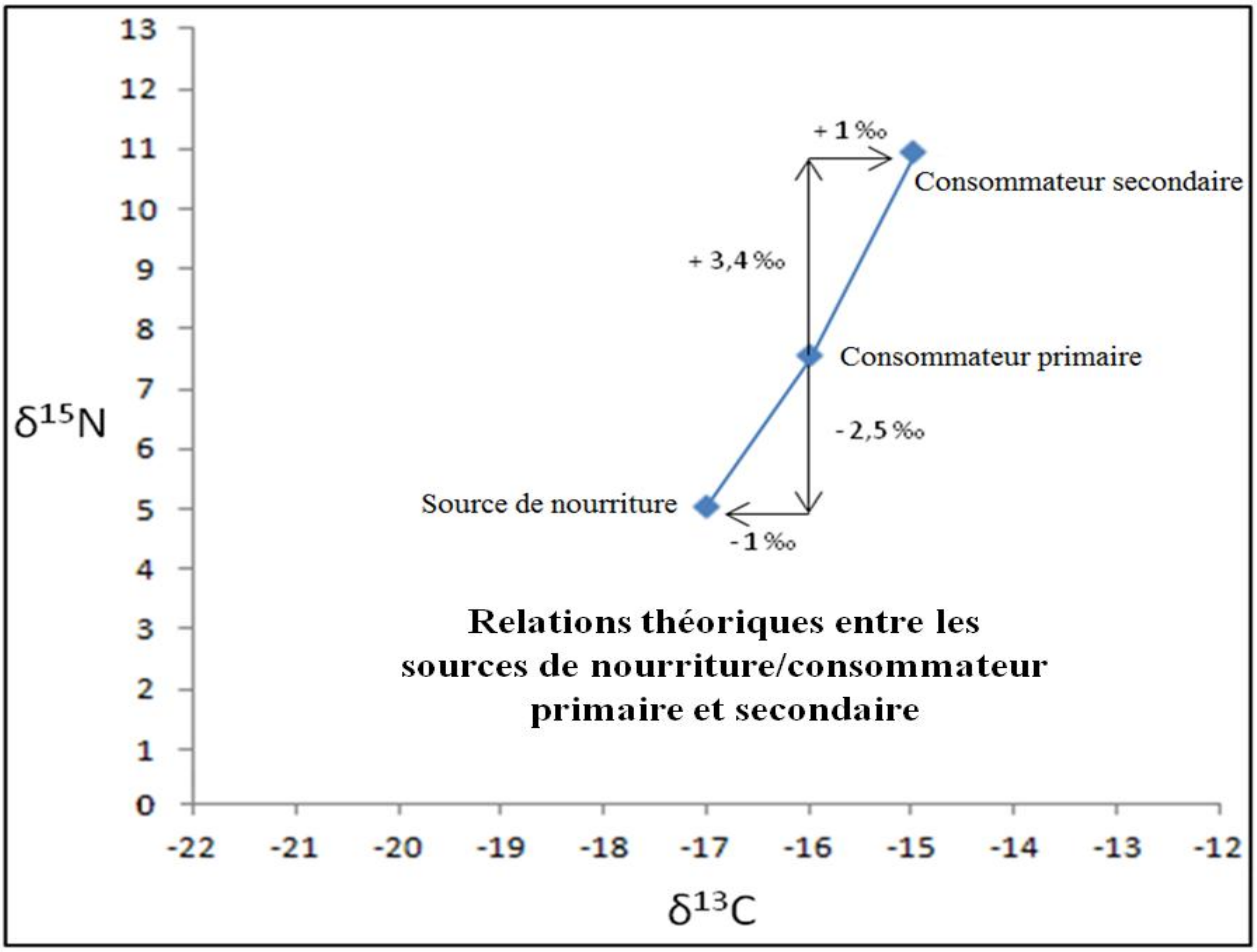


Figure IV.1 : Reconstruction classique sur un graphique $\delta^{13}C/\delta^{15}N$ des premiers maillons d'une chaîne alimentaire (Javanaud, 2009).

En utilisant l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote, l'objectif de ce chapitre est de reconstituer et de décrire le fonctionnement trophique des deux grandes communautés benthiques présentes en Manche orientale et au sud de la Mer du Nord et étudiées dans ce travail : la communauté à *Abra alba* présente à l'embouchure de la Baie de Seine (ARA1) et à Gravelines (ARA2) et la communauté à *Ophiothrix fragilis* d'Antifer (ARO1) et du Cap Gris Nez (ARO2). Il s'agit d'une des premières utilisations des isotopes stables pour ce genre d'étude en Manche orientale. Le premier objectif de ce chapitre a été d'identifier la signature des sources potentielles : matière organique particulaire en suspension (MOP) et matière organique sédimentaire (MOS) qui sont à la base des réseaux trophiques côtiers, ainsi que leurs variations spatiales (entre les quatre sites et les deux zones géographiques : Baie de Seine et Détroit du Pas de Calais - sud de la Mer du Nord) et saisonnière (hiver : janvier-février-mars et été : juin-juillet). Le deuxième objectif a été d'identifier les rapports isotopiques de six espèces macrobenthiques qui représentent des

consommateurs clefs des deux communautés benthiques étudiées. Enfin, le dernier objectif est d'évaluer de manière quantitative les proportions des différentes sources dans le régime alimentaire des six espèces par l'utilisation d'un modèle de mélange isotopique à deux sources (De Niro & Epstein, 1978 ; Dunton & Schell, 1987, Gleason & Wellington, 1988). Ces nouvelles informations vont donc aider à comprendre le mode de fonctionnement de l'interface eau-sédiment dans les deux communautés benthiques.

I. Stratégie d'étude et analyse des données

I.1. Protocole d'échantillonnage

Dans cette étude, cette méthode d'analyse isotopique a donc été appliquée sur des échantillons de sédiment (matière organique sédimentaire : MOS), de matière organique particulaire en suspension (MOP) et d'organismes macrobenthiques. Les termes de MOS et MOP étant employés dans de nombreux travaux (Salomon & Mook, 1981 ; Mariotti et al. 1984 ; Riera & Richard, 1997 ; Riera & Hubas, 2003 ; Savoye et al. 2003 ; Vizzini et al. 2006 ; Carlier et al. 2007), nous avons choisi de les utiliser dans cette étude. Les quatre sites (ARA1, ARA2, ARO1 et ARO2) présentent des caractéristiques contrastées en termes d'apport de matière organique. En plus des apports marins de la Manche et de la mer du Nord, les sites sont soumis à des apports d'eau douce et donc de matière organique provenant des fleuves côtiers de Manche orientale (Seine, Somme, Canche et Authie ; Brylinski & Lagadeuc, 1990) et du sud de la Mer du Nord (Aa,…). Les apports de matière organique peuvent donc être différents en fonction du débit de chaque fleuve, de la position de chaque site et ainsi modifier le fonctionnement trophique des différentes communautés.

I.1.1 Echantillonnage

Les échantillons de matière organique sédimentaire (MOS), de matière organique particulaire en suspension (MOP) et d'organismes macrobenthiques ont été récoltés selon un rythme saisonnier au cours de l'année 2010 (Tableau IV.1). Pour le site ARO1 (Antifer), les prélèvements n'ayant pas pu être réalisés en janvier-février 2010, ils ont été effectués au début mars de l'année 2011.

Tableau IV.1 : Calendrier des campagnes en mer. En rouge les campagnes au cours desquelles seule une des deux stations a pu être échantillonnée (ARA1 en février 2010 et ARO1 en mars 2011). - : pas de prélèvements.

Période d'échantillonnage	Mois	ARA1-ARO1 Baie de Seine - Antifer	ARA2 Gravelines	ARO2 Cap Gris-Nez
Hiver (2010)	Janvier-Mars	15-16-févr	04-févr	07-janv
Printemps (2010)	Avril-Juin	19-22-avr	-	19-mai
Eté (2010)	Juillet-Aout	5-8-juil	30-juin	15-juil
Automne (2010)	Septembre-Décembre	3-6-sept	-	18-nov
Hiver (2011)	Janvier-Mars	8-10-mars		

Lors des campagnes d'échantillonnage, 5 nouvelles bennes Van Veen ont été réalisées sur les sites ARA1, ARA2 et ARO1 afin de prélever des échantillons de sédiment et de macrofaune. Sur le site ARO2, la présence des cailloutis ne permettant pas l'utilisation de la benne Van Veen, la drague Rallier du Baty, munie d'un sac en toile de jute, a permis de prélever la macrofaune et le sédiment présents sur ce site. 20 Litres d'eau ont été collectés à l'aide de bouteille Niskin de 5 L pour caractériser la matière organique particulaire en suspension (MOP) présente dans la colonne d'eau au dessus du sédiment au sein des quatre sites.

- Pour le **sédiment**, les échantillons ont été obtenus en échantillonnant les deux centimètres superficiels du sédiment prélevé à la benne ou bien en récupérant le sédiment récolté dans le sac en toile de jute. Cinq réplicats ont été récoltés pour chaque date et chaque station, puis congelés (-20°C).
- Pour la **macrofaune**, la communauté à *Abra alba* des sites ARA1 et ARA2 a été caractérisée par cinq espèces : deux bivalves (*Abra alba*, *Ensis directus*), deux annélides polychètes (*Owenia fusiformis*, *Pectinaria koreni*) et un échinoderme (*Ophiura ophiura*), et la communauté à *Ophiothrix fragilis* des sites ARO1 et ARO2 par une seule espèce d'échinoderme (*Ophiothrix fragilis* ; description de ces espèces en Annexe II). Ces six espèces ont été choisies en fonction de leur représentativité (l'abondance et la biomasse de ces espèces est très élevée sur les sites) et de leurs différents groupes trophiques et mode de bioturbation. Cinq individus de chaque espèce ont été échantillonnés à chaque station et pour chaque date en conditions de mortes-eaux, à des heures avoisinant les étales de Pleines Mers (au plus tard une demi heure avant l'étale) afin d'éviter toute remise en suspension de la crème de vase des sédiments (Le Hir, 1997) et de pouvoir ainsi distinguer au maximum la MOP de la

MOS. Les organismes ont ensuite été mis à jeûner dans de l'eau de mer filtrée pendant 24 h afin d'évacuer le contenu de leur tractus digestif, puis congelés (-20°C) avant d'être disséqués et analysés.

- Pour la **MOP**, 20 L d'eau de mer ont été filtrés sur des filtres Whatman GF/F (préalablement calcinés pendant 4h à 520°C) dans les deux heures qui suivent le prélèvement. Les filtres ont ensuite été placés individuellement dans des boîtes de Petri, puis congelés (-20°C). Au total, cinq filtres ont été utilisés pour filtrer l'eau sur chaque station et pour chaque date.

Malgré un rythme saisonnier d'échantillonnage, seules les saisons hivernales (janvier-février-mars) et estivales (juin-juillet) ont été analysées. Ces deux saisons présentent des caractéristiques différentes en termes de pourcentage de matière organique présent dans les sédiments superficiels et de flux métaboliques. En période hivernale, le pourcentage de matière organique et les flux métaboliques associés sont relativement faibles. A l'inverse, la période estivale est caractérisée par une élévation du pourcentage de matière organique et des flux métaboliques très élevés. Ces deux périodes étant différentes, il était donc intéressant d'étudier et de comparer le fonctionnement trophique des quatre sites étudiés au cours des saisons hivernales et estivales.

I.1.2 Analyse isotopique

a. Préparation des échantillons

- *Sources*

~ Matière organique du sédiment

Les échantillons de sédiment ont d'abord été décongelés, homogénéisés puis lyophilisés. Ensuite, afin d'en extraire les grosses particules et la macrofaune, le sédiment a été tamisée sur 500 µm. Après tamisage, les échantillons ont été de nouveau lyophilisés et broyés manuellement au mortier/pilon et tamisé sur 250 µm pour enlever les plus grosses particules. Chaque échantillon a ensuite été divisé en deux fractions sédimentaires afin de subir des traitements différents (Leal et al. 2008) :

- ✓ Une partie du sédiment a été décarbonatée dans de l'acide chlorhydrique à 1 $mol.L^{-1}$, rincée plusieurs fois à l'eau distillée, lyophilisée, puis de nouveau broyée en une poudre fine et homogène conservée au sec à température ambiante. Ce processus de décarbonatation est un traitement nécessaire dès qu'il y a un risque d'avoir dans les échantillons des carbonates (minéraux). En effet, les carbonates ont un contenu en ^{13}C

toujours très élevé et ces derniers peuvent fausser les résultats. Toutefois, la décarbonatation peut avoir un effet sur la signature isotopique de l'azote (Ryba & Burgess, 2002) et il est souvent préférable de faire deux analyses, une en décarbonatant (C) et l'autre sans décarbonater (N).

- ✓ L'autre partie du sédiment a été de nouveau broyée afin d'obtenir une poudre fine et homogène conservée au sec à température ambiante. Cet échantillon a servi à l'analyse isotopique de l'azote.

~ Matière organique particulaire en suspension (MOP)

Les filtres GF/F ayant servi à recueillir la MOP ont été acidifiés (HCl 1 mol.L^{-1}) pour éliminer les carbonates. Après avoir été rincés à l'eau Milli-Q, les filtres ont été lyophilisés puis conservés au sec à température ambiante (Riera et al. 2004).

Consommateurs

~ Macrofaune

Les organismes présentant des coquilles calcaires (bivalves : *A. alba* et *E. directus*) ont été soigneusement disséqués de façon à ce qu'aucun morceau de coquille ne soit présent dans le manteau et les tractus digestifs ont été retirés. Les annélides polychètes (*P. koreni* et *O. fusiformis*), ont été éviscérées et les analyses ont été réalisées sur le corps entier de l'individu. Pour les ophiures (*O. ophiura* et *O. fragilis*), deux séries d'analyses avec (C) et sans (N) décarbonatation à l'acide ont été effectuées car les échinodermes ont un squelette interne très calcaire qui peut fausser la signature isotopique de l'azote (Riera, com pers).

L'ensemble des échantillons de consommateurs a été lyophilisé, puis réduit en fine poudre homogène et conservé au sec. Les différentes analyses ont été récapitulées dans le tableau IV.2.

Tableau IV.2 : Liste des compartiments étudiés, des engins utilisés pour les prélèvements, du matériel récolté et des analyses effectuées sur les échantillons prélevés sur les quatre sites observés.

Compartiment étudié	Engins de prélèvement	Matériel récolté	Types d'analyses
Eau de mer	Bouteille Niskin Filtration	MOP	Analyses isotopiques (C et N ensemble)
Sédiment de Surface (ARA1/ARA2/ARO1)	Benne Van Veen	MOS	Analyses isotopiques C (décalcification) N (sans traitement)
Sédiment (ARO2)	Drague Rallier du Baty (sac en toile de jute)	MOS	Analyses isotopiques C (décalcification) N (sans traitement)
Endofaune	Benne Van Veen	Polychètes Mollusques Echinodermes (squelette calcaire)	Analyses isotopiques (C et N ensemble) Analyses isotopiques C (décalcification) N (sans traitement)

b. Analyses des compositions isotopiques de l'azote ($\delta^{15}N$) et du carbone ($\delta^{13}C$) par spectrométrie de masse

Pour rappel, la composition isotopique de la matière organique dépend principalement de celle des éléments minéraux originels et de leur disponibilité (O' Leary, 1984), ainsi que des voies de synthèse utilisées (Smith & Epstein, 1971; O' Leary, 1981). La signature isotopique d'un consommateur intègre donc celle de la nourriture réellement assimilée et incorporée sur des périodes de temps relativement longues. Cette méthode se distingue aussi par son caractère intégrateur à l'échelle de l'écosystème car elle permet de prendre en compte de façon simultanée les divers compartiments de la biocénose (Peterson & Fry, 1987 ; Riera, 2005).

Pour les analyses en spectrométrie de masse, la mise en capsule et la pesée des échantillons est l'étape qui requiert le plus de soin dans sa réalisation (port de blouse, gants sans poudre et nettoyage de tous les instruments à l'alcool). Pour cette étape, une masse précise et différente selon le type d'échantillon (25 à 30 mg d'échantillons de filtres, 1 mg ± 0,2 mg pour les échantillons de macrofaune et 74 mg ± 0,1 pour les échantillons de sédiment) a été introduite dans une capsule en étain. Les échantillons décarbonatés (sédiments et ophiures) ont été placés dans des capsules en argent car les capsules en étain peuvent être attaquées par des échantillons acidifiés. Ces capsules ont été pesées (Microbalance Mettler Toledo AT21 comparator), puis rangées dans des boites 96 puits et envoyées au laboratoire

« UC Davis Stable Isotope Facility » localisé en Californie (Etats-Unis). Dans ce laboratoire, les analyses isotopiques ont été réalisées à l'aide d'un analyseur élémentaire (PDZ Europa ANCA GSL) couplé à un spectromètre de masse isotopique (PDZ Europa 20-20, Sercon Ltd, Cheschire, Royaume Uni).

Les valeurs de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$, qui expriment une différence relative entre les rapports isotopiques de l'échantillon et des gaz de référence (standard), eux-mêmes calibrés par rapport aux standards internationaux ont été déterminées à l'aide de la formule ci-dessous :

$$\boldsymbol{\delta X}(‰) = [(\frac{\mathbf{R_{éch}}}{\mathbf{R_{réf}}}) - \mathbf{1}] \times \mathbf{10^3}$$

Avec X : ^{13}C ou ^{15}N

$R_{éch}$: Rapport isotopique de l'échantillon

$R_{réf}$: Rapport isotopique de la référence

$R = {}^{13}C/{}^{12}C$ ou ${}^{15}N/{}^{14}N$

La précision analytique est de 0,2 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et 0,3 ‰ pour le $\delta^{15}N$.

La référence internationale pour l'azote est le N_2 atmosphérique (Mariotti, 1983) et pour le carbone, il s'agit du Vienna-PDB (Pee-Dee Belemnite). Le V-PDB est un carbonate marin, reste fossile d'une bélemnite (*Belemnita americana*) de la Pee Dee Formation (Crétacé de Caroline du sud, Etats-Unis). Le choix du V-PDB se justifie par le fait que les carbonates marins représentent le plus gros réservoir de carbone de la surface du globe (Girardin & Mariotti, 1991).

<u>Référence à des standards universels</u> : Carbone = Pee Dee Belemnite $^{13}C/^{12}C$ = 1,12372 %

Azote = Air $^{15}N/^{14}N$ = 0,36765 %

Ces analyses permettent également d'obtenir la quantité de carbone et d'azote organique contenue dans chacun des échantillons. La technique d'acidification à l'acide chlorhydrique 1 N utilisée permet d'éliminer le carbone inorganique (King et al. 1998). Ces données serviront donc à établir le rapport C/N de chacun des prélèvements (Redfield et al. 1963 ; Andersen & Sarmiento, 1994).

I.2. Traitement des données

En raison des faibles effectifs analysés (n = 5), de la non-indépendance des données (données temporelles), et de l'inégalité des variances, les compositions isotopiques ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) des sources (MOS et MOP) ont été comparées à l'aide de tests non paramétriques : tests de Kruskall-Wallis (KW ; $\alpha = 0,05$, Scherrer, 1984) suivi d'un test de comparaisons multiples de type S-N-K ($\alpha = 0,05$, Scherrer 1984) et de Mann-Whitney (MW ; $\alpha = 0,05$, Scherrer, 1984). Pour les $\delta^{13}C$, les valeurs extrêmes, les moyennes et les largeurs de spectre ($\delta^{13}C$ maximal - $\delta^{13}C$ minimal ; Layman et al. 2007) ont été déterminées et comparées à l'aide de tests de Mann-Whitney. Les largeurs de spectre correspondent donc à la distance entre les deux espèces où les deux sources présentant les valeurs les plus enrichies et les plus appauvries en $\delta^{13}C$. Une forte valeur de spectre peut être observée dans les réseaux trophiques dans lesquels on observe une multitude de ressources à la base du réseau trophique étudié avec des valeurs variables de $\delta^{13}C$.

Pour les invertébrés benthiques, les signatures de ces consommateurs ont été comparées aux sources potentielles de nourriture. Pour cela, des enrichissements de 1 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et de 2,5 ‰ pour le $\delta^{15}N$ (Vander Zanden & Rasmussen, 2001) ont été appliqués aux sources. Les niveaux trophiques (NT) peuvent être estimés en s'inspirant du modèle de Post (2002) qui les définit à l'aide de la formule suivante :

$$\mathbf{NT = 2 + \frac{\left(\delta^{15}N_C - \delta^{15}N_{CP}\right)}{3,4}}$$

Avec $\delta^{15}N_C$: $\delta^{15}N$ du consommateur considéré

$\delta^{15}N_{CP}$: $\delta^{15}N$ des consommateurs primaires (ligne de base)

3,4 : valeur du fractionnement isotopique entre consommateurs de niveau trophique supérieur à 2 (DeNiro & Epstein, 1981 ; Vander Zanden & Rasmussen, 2001 ; Post, 2002).

Cependant, cette approche exige que les $\delta^{15}N$ des consommateurs primaires soient homogènes (Post et al. 2000). Lorsque les $\delta^{15}N$ ne sont pas du même ordre de grandeur, les niveaux trophiques sont alors définis sous forme de fourchettes plutôt que selon les valeurs individuelles de $\delta^{15}N$ (Carlier et al. 2007).

Les variations spatio-temporelles (hiver et été) des valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des six espèces cibles ont été étudiées à l'aide de tests de Mann-Whitney. Les valeurs extrêmes, les

moyennes et les largeurs de spectre de $\delta^{13}C$ des consommateurs (Layman et al. 2007) ont été déterminées et comparées (test de Kruskall-Wallis).

Une équation de mélange (ici cas à deux sources) a été appliquée sur les six espèces cibles. Cette équation est basée sur les valeurs de $\delta^{13}C$ et suppose une assimilation proportionnelle de la nourriture (De Niro & Epstein, 1978). La proportion de carbone assimilé par les invertébrés benthiques peut être calculée en utilisant l'équation suivante :

$$\boldsymbol{\delta^{13}C_{animal} = P_{MOP}\delta^{13}C_{MOP} + P_{MOS}\delta^{13}C_{MOS}}$$

Avec $\mathbf{P_{MOP} + P_{MOS} = 1}$

où P est la proportion de matière organique particulaire en suspension (MOP) ou sédimentaire (MOS) qui contribue à l'alimentation d'une espèce d'invertébré benthique. Le consommateur étant légèrement enrichi en isotope lourd par rapport à sa nourriture (1 ‰ pour le carbone), il est important pour calculer P_{MOP} et P_{MOS}, de fractionner (diminuer) les valeurs moyennes des isotopes du carbone des MOP et MOS d'une valeur de 1 ‰.

II. Résultats

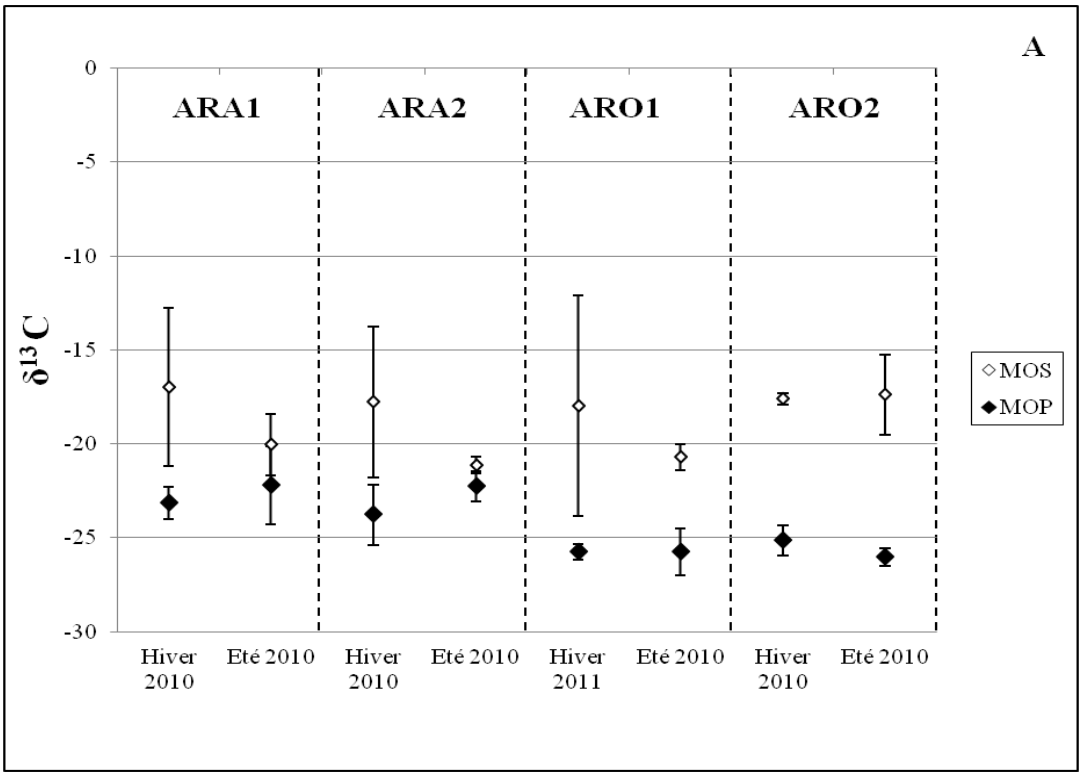
II.1. Variations spatio-temporelles des compositions isotopiques ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) des sources

Les compositions isotopiques moyennes des sources échantillonnées sont comprises entre -26,0 (MOP, été 2010, ARO2) et -17 ‰ (MOS, hiver 2010, ARO1) pour le $\delta^{13}C$ et entre 1,5 (MOP, hiver 2011, ARO1) et 9,0 ‰ (MOS, été 2010, ARO2) pour le $\delta^{15}N$ (Figure IV.2)

Sur un plan général, la matière organique particulaire en suspension (MOP) est toujours appauvrie en $\delta^{13}C$ [moyenne annuelle allant de – 25,7 ‰ (ARO1) à – 22,7 ‰ (ARA2)], ce qui la différencie significativement de la matière organique sédimentaire (MOS) pour l'ensemble des quatre sites (Mann-Whitney ; U = 1517 ; $p < 0,0001$; Figure IV.2.A). Pour les $\delta^{15}N$ des sources échantillonnées (Figure IV.2 B), les valeurs observées présentent des écarts-types parfois très élevés comparativement à ceux de $\delta^{13}C$ (particulièrement pour la MOP). De plus, la MOP est plus appauvrie en ^{15}N que la MOS sur l'ensemble des sites (MW ; U =1471 ; $p < 0,0001$).

MOP : matière organique particulaire en suspension

La matière organique particulaire en suspension (MOP) présente des $\delta^{13}C$ significativement différents entre les sites ARO1-ARO2 et les sites ARA1-ARA2 (KW ; K = 3,72 ; p = 0,292 ; Tableau IV.2). La signature en isotopes stables de l'eau de mer est plus élevée au sein de la communauté à *Abra alba* ($\delta^{13}C$ = -22,85 ‰ ± 1,61 ‰ ; $\delta^{15}N$ = 4,69 ‰ ± 2,00 ‰) que la communauté à *Ophiothrix fragilis* ($\delta^{13}C$ = -25,73 ‰ ± 0,76 ‰ ; $\delta^{15}N$ = 4,02 ‰ ± 2,61 ‰). La saison ne semble pas influencer les valeurs en $\delta^{13}C$ (MW ; U = 192 ; p =0, 829) et en $\delta^{15}N$ (MW ; U = 218 ; p = 0,626) de la MOP de l'eau de mer. Le $\delta^{13}C$ seul a été corrélé positivement à la température (r = - 0,761 ; $p < 0,0001$). Il n'y a pas de corrélation entre les valeurs de $\delta^{15}N$ de l'eau de mer, la salinité et la température ($p > 0,05$). Bien qu'aujourd'hui de nombreuses études aient remis en question le rapport établi par Redfield (Redfield et al. 1963 ; Andersen & Sarmiento, 1994), toutes les réactions sont basés sur la formule simplifiée de la matière organique avec un rapport C/N/P de 106/16/1. L'ensemble de la MOP est donc communément caractérisée par le rapport C/N et ce rapport peut varier selon le type de MOP. Ce rapport C/N ($mol.mol^{-1}$) est un bon indicateur qui permet de juger du degré de labilité de la matière organique, c'est-à-dire de son aptitude à se décomposer plus ou moins rapidement.



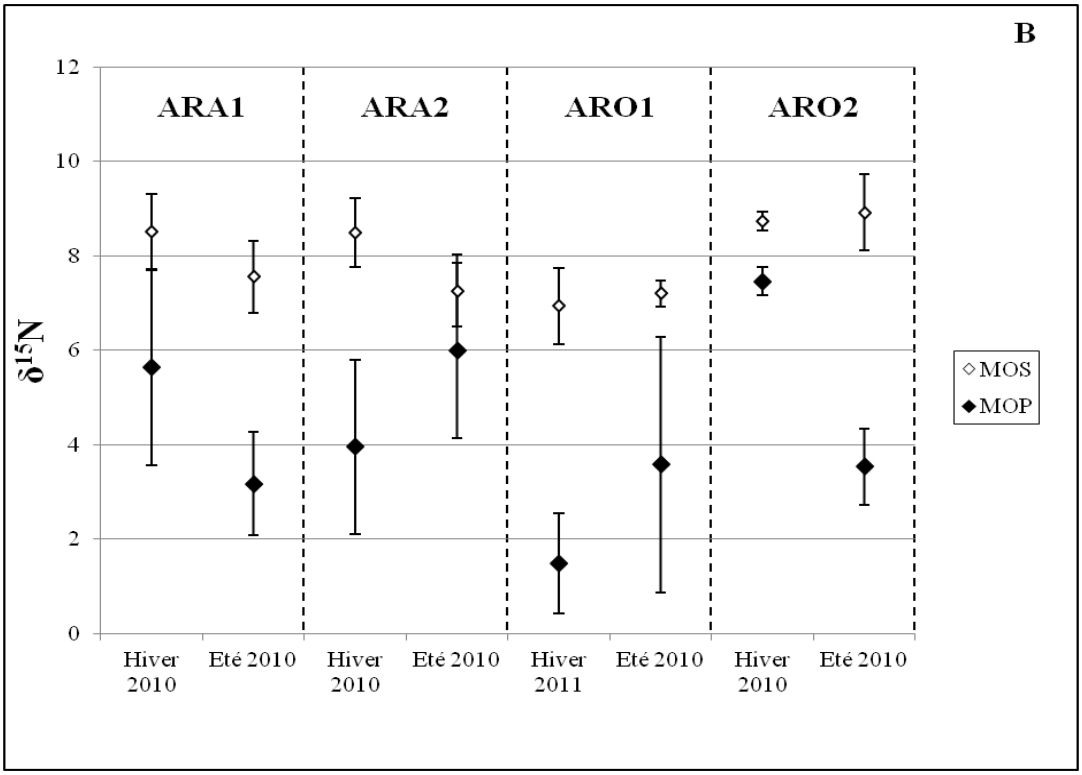


Figure IV.2 : Signatures isotopiques moyennes ($\delta^{13}C$ (‰), A) et ($\delta^{15}N$ (‰), B) de deux sources potentielles de nourriture aux stations ARA1, ARA2, ARO1 et ARO2 de l'hiver 2010 et 2011 (ARO1) à l'été 2010 : matière organique sédimentaire (MOS) et matière organique particulaire en suspension (MOP). Les lignes pointillées symbolisent les regroupements par sites et les barres d'erreur symbolisent les écarts types.

Dans notre étude, le rapport C/N de la MOP varie entre 5,8 (ARA1) et 7,7 (ARA2) avec une moyenne de 6,4 en hiver et entre 5,4 (ARA1) et 6,5 (ARO2) avec une moyenne de 6,2 en été. Aucune différence significative n'a été observée entre les deux saisons (MW ; U = 215 ; p = 0,685) ni entre les sites (KW ; H = 2,754 ; p = 0,431).

Il est également important d'observer si la situation géographique des quatre sites avait une influence sur les valeurs isotopique du carbone et de l'azote de la MOP. Les deux grandes zones ; Baie de Seine (ARA1/ARO1) et Détroit du Pas de Calais-sud de la Mer du Nord (ARA2/ARO2) ont donc été comparées. Aucune différence significative n'a été observée pour les valeurs de $\delta^{13}C$ et le rapport C/N pour les deux différentes périodes d'études. En revanche, les valeurs de $\delta^{15}N$ sont significativement plus élevées au niveau du Détroit Pas de Calais-sud de la Mer du Nord (MW ; U = 110 ; p = 0,014).

MOS : matière organique sédimentaire

Sur le plan spatial, les valeurs moyennes de $\delta^{13}C$ de la MOS ne présentent aucune différence significative entre les sites (KW; K = 3,727 ; p = 0,292 ; Tableau IV.3). La saison influence les valeurs en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des sédiments superficiels avec des valeurs plus élevées en hiver qu'en été (MW ; U = 338 ; p < 0,0001 ; Tableau IV.3). Aucune corrélation significative n'a été observée avec les valeurs de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$ pour la salinité et la température. Le rapport C/N de la MOS varie entre 7,3 (ARO2) et 21,4 (ARA1) avec une moyenne de 12,8 en hiver sur les quatre sites et entre 1,2 (ARA2) et 6,3 (ARA1) avec une moyenne de 3,0 en été. Une différence significative a été observée entre les sites (KW ; H = 8,785 ; p = 0,032) avec les valeurs les plus élevées sur le site ARA1 et entre les deux saisons (MW ; U = 327 ; p = 0,001) avec les valeurs les plus élevées en hiver pour l'ensemble des sites.

Pour les deux grandes zones géographiques (Baie de Seine et Détroit du Pas de Calais-sud de la Mer du Nord), les valeurs de $\delta^{15}N$ de la MOS sont significativement différentes (MW ; U = 100 ; p = 0,006) avec des valeurs plus élevées dans le détroit du Pas de Calais. De plus, au niveau temporel et plus précisément pendant la période estivale, les valeurs de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$ sont plus faibles en Baie de Seine (respectivement MW ; U = 59 ; p = 0,023 et U = 23 ; p = 0,043). Le rapport C/N est lui plus élevé (4,89 contre 2,15) dans cette zone géographique au mois de juillet (MW ; U = 79 ; p = 0,029).

Tableau IV.3 : Valeurs moyennes saisonnières (± écarts-types) de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (‰) de la MOS et MOP aux stations ARA1, ARA2, ARO1 et ARO2. Les valeurs de profondeur, de salinité (S) et de température (T) ont également été indiquées.

Stations	Saisons	Profondeur	MOP		MOS		T	S
		(m)	δ13C (‰)	δ15N (‰)	δ13C (‰)	δ15N (‰)	(°C)	
ARA1	Hiver	13	- 23,15 ± 0,88	5,63 ± 2,06	- 16,99 ± 4,20	8,52 ± 0,79	5,0	32,3
Baie de Seine	Eté	12	- 22,22 ± 2,09	3,17 ± 1,09	- 20,05 ± 1,63	7,56 ± 0,76	18,0	32,5
ARA2	Hiver	11	- 23,79 ± 1,59	3,95 ± 1,85	- 17,77 ± 4,02	8,49 ± 0,72	5,7	34,7
Gravelines	Eté	9	- 22,25 ± 0,81	5,99 ± 1,85	- 21,14 ± 0,46	7,26 ± 0,77	18,0	34,6
ARO1	Hiver	26	- 25,75 ± 0,40	1,49 ± 1,05	- 17,97 ± 5,85	6,94 ± 0,81	8,7	33,2
Antifer	Eté	25	- 25,77 ± 1,25	3,58 ± 2,70	- 20,70 ± 0,68	7,20 ± 0,27	18,0	33,3
ARO2	Hiver	30	- 25,15 ± 0,81	7,46 ± 0,30	- 17,63 ± 0,31	8,73 ± 0,20	5,6	33,4
Cap Gris Nez	Eté	29	- 26,03 ± 0,45	3,54 ± 0,80	- 17,39 ± 2,11	8,92 ± 0,80	18,0	33,6

Les spectres des sources

Ainsi, les sources présentent un spectre large de $\delta^{13}C$, égal en moyenne à 9,29 ± 4,45‰ pour les quatre sites (Figure IV.3). Ce spectre est légèrement plus large sur la communauté à *Ophiothrix fragilis* (ARO1 : 9,24 ‰ ; ARO2 : 10,85 ‰) que pour les sites de la communauté à *Abra alba* (ARA1 : 8,86 ‰ ; ARA2 : 8,24 ‰), sans toutefois que la différence soit significative (KW ; K = 0,333 ; p = 0,954).

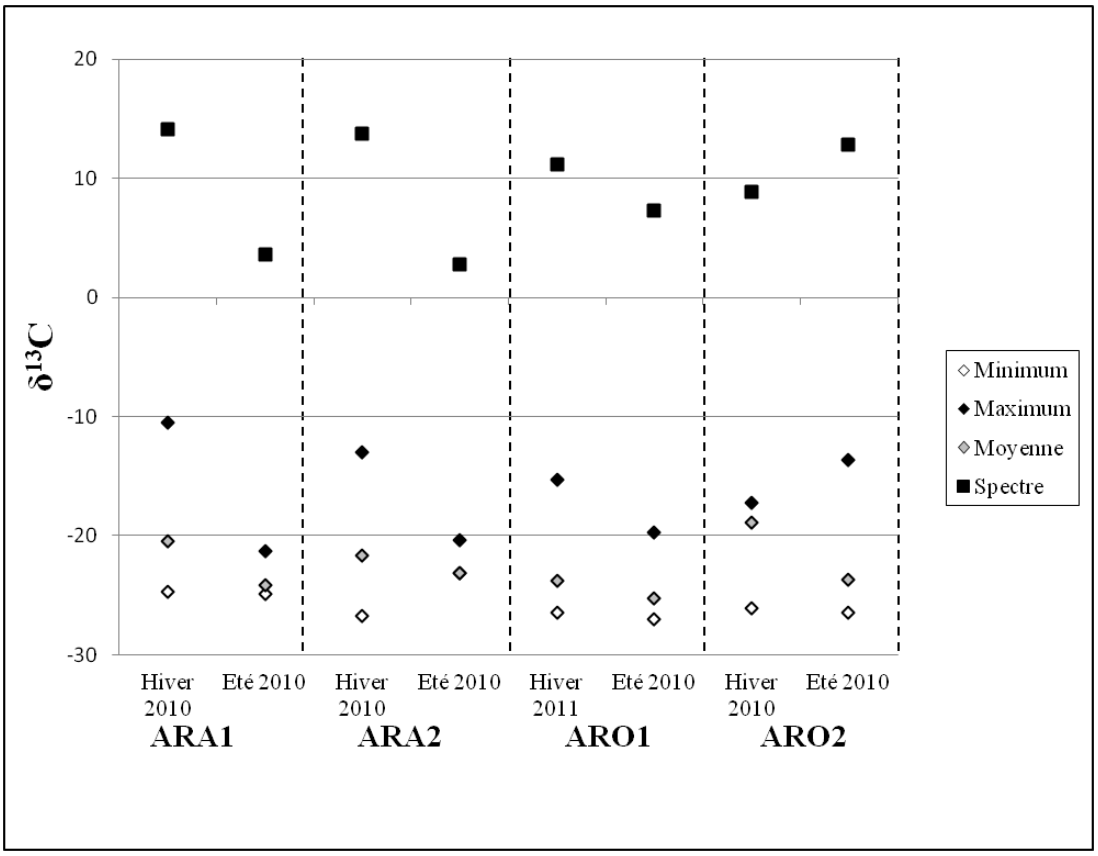


Figure IV.3 : Variations saisonnières des valeurs maximales, minimales, moyennes et des valeurs de spectre de $\delta^{13}C$ (‰) des sources (MOS et MOP) sur les quatre sites.

II.2. Compositions isotopiques ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) des consommateurs : invertébrés benthiques

II.2.1 Variabilité spatio-temporelle des compositions isotopiques des consommateurs

Les groupes trophiques des six espèces étudiées ont été déterminés à partir des travaux de Hunt (1925), Pearson (1971), Fauchald & Jumars (1979), Dauvin (1984) et Garcia (2011) et les modes de bioturbation à partir des travaux de François (1999) et de François et al. (1997, 2001, 2002). Les données d'abondance présentées pour chaque espèce sont issues des données de macrofaune observées dans les carottes sédimentaires réalisées sur les sites ARA1, ARA2 et ARO1 et correspondent à une moyenne annuelle. Le site du Cap Gris Nez (ARO2) est caractérisé par des sédiments très grossiers, imposant l'utilisation de la drague Rallier du Baty comme engin de prélèvement. Le prélèvement a consisté en une prise de 30 L de sédiment et les données sont donc exprimées en ind.30L^{-1}.

- ***Abra alba*** (Wood, 1802 ; AA): Biodiffuseur et Mixte (moyenne annuelle de 625 ind.m^{-2} sur ARA1 et de 500 ind.m^{-2} sur ARA2). Cette espèce se nourrit de matière

organique particulaire déposée sur le fond (déposivore de surface) mais ses siphons lui permettent aussi d'avoir une activité de suspensivore.

- ***Ensis directus*** (Conrad, 1843 ; ED): Biodiffuseur et Suspensivore (437 ind.m^{-2} sur ARA1 et 4906 ind.m^{-2} sur ARA2). Le régime alimentaire de cette espèce est essentiellement composé de phytoplancton et de matière organique particulaire en suspension transitant dans la colonne d'eau au dessus du sédiment.
- ***Ophiothrix fragilis*** (Abildgaard, 1789 ; OF): Biodiffuseur et Mixte (250 ind.m^{-2} sur AR01 et 201 ind.L^{-1} sur ARO2). Cette espèce a la particularité de dresser les bras verticalement pour capter les particules en suspension lors des périodes de faibles courants (suspensivore). En cas de forts courants, cette espèce reste plaquée au sol pour se nourrir (déposivore de surface).
- ***Ophiura ophiura*** (Lineaus, 1758 ; OO): Biodiffuseur et Mixte (31 ind.m^{-2} sur ARA1 et 46 ind.m^{-2} sur ARA2). Cette espèce est capable de consommer des particules en suspension, des cadavres d'animaux ou d'exercer une activité de prédation sur de petits animaux vivants. *Ophiura ophiura* est le plus souvent carnivore.
- ***Owenia fusiformis*** (Delle Chiaje, 1842 ; OW): Convoyeur inverse et Mixte (6789 ind.m^{-2} sur ARA1 et 2140 ind.m^{-2} sur ARA2). Cette espèce possède deux grandes stratégies alimentaires (Desroy et al. 1997) : elle peut être suspensivore (sa couronne de tentacules se place au dessus du sédiment et filtre la colonne d'eau, cette espèce se nourrit donc de matière organique particulaire en suspension ; Fauchald & Jumars, 1979 ; Figure IV.4 actes 1, 2 et 3) ou bien déposivore de surface (sa couronne de tentacules est posée à la surface du sédiment et il se nourrit de matière organique déposée sur le sédiment et de débris de cadavres d'animaux ; Figure IV.4 ; acte 4). Les travaux de Desroy et al. (1997) ont pu montrer qu'à l'âge adulte, les individus sont essentiellement suspensivores, tandis que les juvéniles alternent entre le mode déposivore et suspensivore (Figure IV, actes 5 et 6). Les actes 5 et 6 constituent une « séquence alimentaire » avec une phase de resuspension des particules (acte 5) et une initiation à l'activité de suspensivore (acte 6) pour ces juvéniles.
- ***Pectinaria koreni*** (Malmgren, 1866 ; PK): Convoyeur et Déposivore de sub-surface (1968 ind.m^{-2} sur ARA1 et 359 ind.m^{-2} sur ARA2): Cette espèce vit dans un tube arénacé (formé de grains de sable) conique ; la tête est dirigée vers le bas et son extrémité postérieure dépasse plus ou moins le substrat. La pectinaire s'alimente à partir de matière organique enfouie dans le sédiment et participe activement à la

bioturbation du sédiment.

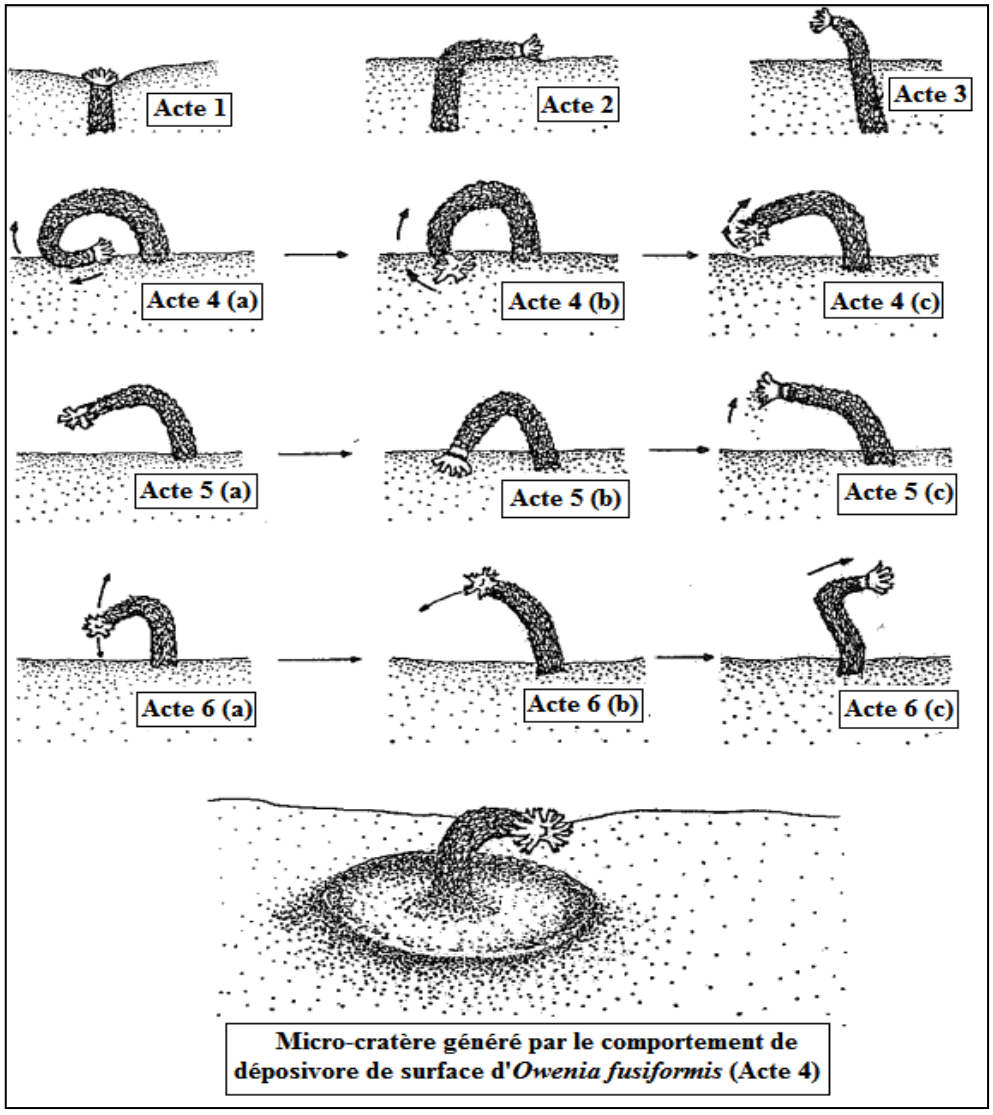


Figure IV.4 : Comportement alimentaire d'*Owenia fusiformis* modifié de Gambi, 1989 (tiré de Desroy et al. 1997).

Les spectres des consommateurs

Sur un plan général, le $\delta^{13}C$ minimum est égal à -18,3 ‰ et la moyenne des différences entre les valeurs maximales et minimales de $\delta^{13}C$ est égale à 4,6 ± 2,3 ‰. La valeur moyenne des $\delta^{13}C$ pour toutes stations et saisons confondues est de -16,4 ± 2,0 ‰ (Figure IV.5). Les spectres de $\delta^{13}C$, les valeurs minimales, maximales et les moyennes ne présentent aucune différence entre les quatre stations (Tableau IV.4) et aucune tendance saisonnière ne se dégage.

La valeur moyenne des $\delta^{15}N$ toutes stations et saisons confondues est de 10,5 ± 1,7 ‰, l'ensemble des valeurs de $\delta^{15}N$ étant comprises entre 7,9 ‰ (*Abra alba*, ARA1, juillet 2010)

et 14,6 ‰ (*Ophiura ophiura*, ARA2, juillet 2010). La différence entre les valeurs maximales et minimales de $\delta^{15}N$ est de 6,13 ± 2,87 ‰. Les valeurs minimales, maximales, les moyennes et les valeurs de spectre $\delta^{15}N$ ne montrent pas de tendance saisonnière ni de différence entre les stations (Tableau IV.4).

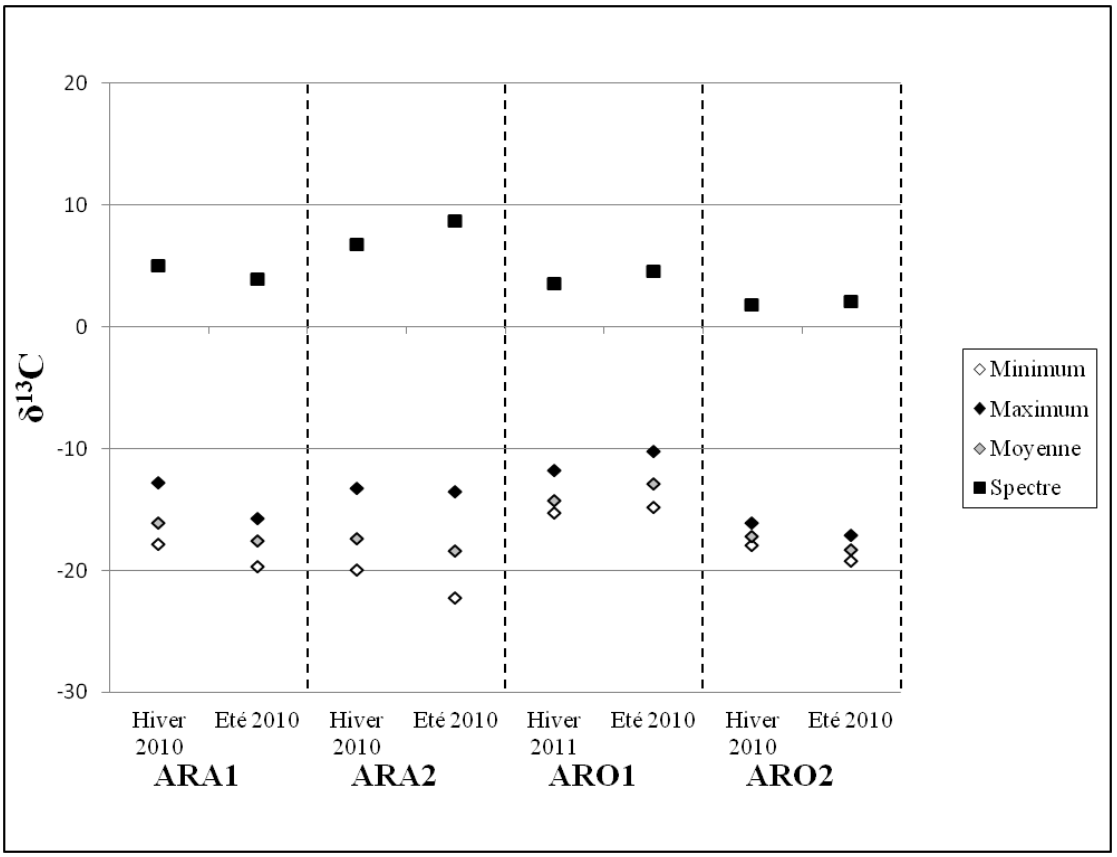


Figure IV.5 : Variations saisonnières des valeurs maximales, minimales, moyennes et des valeurs de spectre de $\delta^{13}C$ (‰) des consommateurs sur les quatre sites.

Tableau IV.4 : Valeurs et significativité des tests de Kruskall-Wallis entre les stations pour les données de valeurs minimales, maximales, moyennes et spectres de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$.

		Test de Kruskall-Wallis	
	Consommateurs	K	p
$\delta^{13}C$	Valeurs minimales	6,00	0,112
	Valeurs maximales	6,00	0,112
	Moyennes	4,67	0,198
	Spectres	6,17	0,104
$\delta^{15}N$	Valeurs minimales	2,00	0,572
	Valeurs maximales	5,50	0,139
	Moyennes	3,17	0,367
	Spectres	5,50	0,139

Les compositions isotopiques des sources échantillonnées et des consommateurs sont représentées sur les figures IV.6 et figure IV.7. Les plus faibles valeurs de $\delta^{15}N$ sont enregistrées pour les deux espèces de bivalves *Abra alba* et *Ensis directus* et de ce fait ces deux consommateurs primaires servent de référence pour le calcul et la représentation des niveaux trophiques. Les gammes de niveaux trophiques mettent en évidence que les six espèces benthiques étudiées se distribuent sur 2 à 3 niveaux trophiques.

L'annélide : *Pectinaria koreni* (en rouge sur la figure IV.4) présente les valeurs les plus basses (excepté en hiver sur ARA1) pour le $\delta^{13}C$. Les $\delta^{13}C$ de cette espèce sont compris entre – 20,2 ‰ (ARA1, hiver 2010) et – 18,4 ‰ (ARA2, hiver 2010) et les $\delta^{15}N$ entre 8,1 ‰ (ARA1, été 2010) et 12,6 ‰ (ARA1, hiver 2010). L'enrichissement en ^{15}N observé en hiver 2010 sur ARA1 place parfois cette espèce à un niveau trophique plus élevé (Niveau trophique 3). Sur le plan spatial, les $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ de cette espèce sont stables (Tableau IV. 5), tandis que sur le plan temporel, les tissus de cette espèce sont enrichis en ^{15}N en hiver sur les deux sites.

L'ophiure : *Ophiura ophiura* (en vert foncé sur la figure IV.4) est l'espèce dont la composition isotopique montre le plus fort enrichissement en ^{13}C et ^{15}N au sein de l'ensemble des consommateurs. Sur le plan des $\delta^{13}C$, cette espèce présente un enrichissement en ^{13}C en hiver pour les deux sites (ARA1 et ARA2), alors qu'aucune différence spatiale ou temporelle n'est observée pour les $\delta^{15}N$ (Tableau IV.5). Cette espèce occupe systématiquement un niveau trophique supérieur aux autres espèces (Niveau trophique 3).

Les bivalves *Abra alba* (en orange sur la figure IV.4) et *Ensis directus* (en violet sur la figure IV.4) présentent des valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ relativement proches : une moyenne de -17,6 ‰ (*Abra alba*) et -18,1 ‰ (*Ensis directus*) pour $\delta^{13}C$ et une moyenne de 9,16 ‰ (*Abra alba*) et 9,75 ‰ (*Ensis directus*) pour $\delta^{15}N$. Ces deux espèces occupent le même niveau trophique (Niveau trophique 2).

L'annélide *Owenia fusiformis* (en bleu sur la figure IV.4) présente des valeurs de $\delta^{13}C$ similaires à celles du bivalve *Abra alba*. Cependant les valeurs de $\delta^{15}N$, plus élevées en hiver sur les deux sites, font que cette espèce occupe un niveau trophique intermédiaire (Niveau trophique 2,5) entre les bivalves (Niveau trophique 2) et l'ophiure *Ophiura ophiura* (Niveau trophique 3). En été, cette espèce occupe le même niveau trophique que les deux bivalves et l'annélide *Pectinaria koreni*.

Pour l'ophiure *Ophiothrix fragilis* (en vert clair sur la figure IV.5), aucune différence n'a été observée pour les valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ entre les mois d'hiver et d'été. Cependant le site ARO1 présente un léger enrichissement en ^{13}C comparé au site ARO2 (Tableau IV.5).

Tableau IV.5 : Résultats des tests statistiques sur les différences entre les sites ARA1/ARA2 et ARO1/ARO2 et les variations saisonnières (tests de Mann-Whitney) pour les six espèces cibles. Seuil de risque alpha : 5%.

	Différences entre les sites Test de Mann-Whitney		Variations saisonnières Test de Mann-Whitney	
$\delta^{13}C$	p	ARA1/ARA2	p	Hiver/Eté
Abra alba	0,086	ARA1 = ARA2	**0,002**	**Hiver > Eté**
Ensis directus	**< 0,0001**	**ARA1 > ARA2**	0,112	Hiver = Eté
Ophiura ophiura	0,151	ARA1 = ARA2	**< 0,0001**	**Hiver > Eté**
Owenia fusiformis	0,997	ARA1 = ARA2	**0,007**	**Hiver > Eté**
Pectinaria koreni	0,326	ARA1 = ARA2	0,257	Hiver = Eté
	p	ARO1/ARO2	p	Hiver/Eté
Ophiothrix fragilis	**< 0,0001**	**ARO1 > ARO2**	0,940	Hiver = Eté
$\delta^{15}N$	p	ARA1/ARA2	p	Hiver/Eté
Abra alba	**0,005**	**ARA1 < ARA2**	0,540	Hiver = Eté
Ensis directus	0,326	ARA1 = ARA2	**0,049**	**Hiver < Eté**
Ophiura ophiura	0,112	ARA1 = ARA2	0,597	Hiver = Eté
Owenia fusiformis	0,364	ARA1 = ARA2	**0,028**	**Hiver > Eté**
Pectinaria koreni	1,000	ARA1 = ARA2	**< 0,0001**	**Hiver > Eté**
	p	ARO1/ARO2	p	Hiver/Eté
Ophiothrix fragilis	0,705	ARO1 = ARO2	0,450	Hiver = Eté

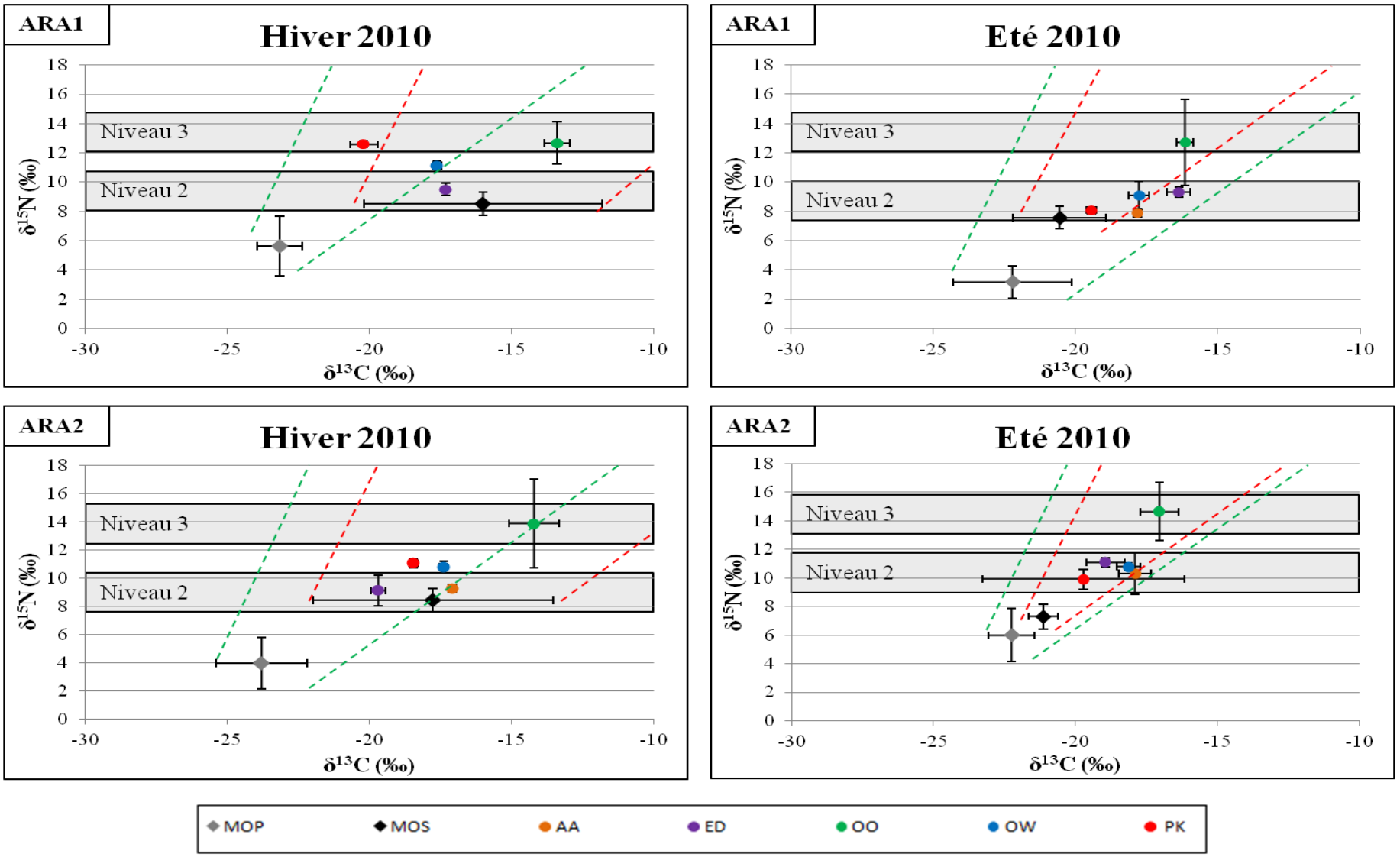


Figure IV.6 : Signatures isotopiques moyennes ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) des sources et des consommateurs de la communauté benthique à *Abra alba*. MOP : matière organique particulaire, MOS : matière organique sédimentaire, AA : *Abra alba*, ED : *Ensis directus*, OO : *Ophiura ophiura*, OW : *Owenia fusiformis*, PK : *Pectinaria koreni*. Les barres d'erreur symbolisent les écarts types et les bandes grisés correspondent aux niveaux trophiques. Les traits verts = limites de l'influence de la MOP de l'eau de surface et les traits bleus = limites de l'influence de la MOS des sédiments superficiels ; ces limites ont été calculées en tenant compte du fractionnement de 1 – 2 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et de 2,5 – 4,5 ‰ pour le $\delta^{15}N$.

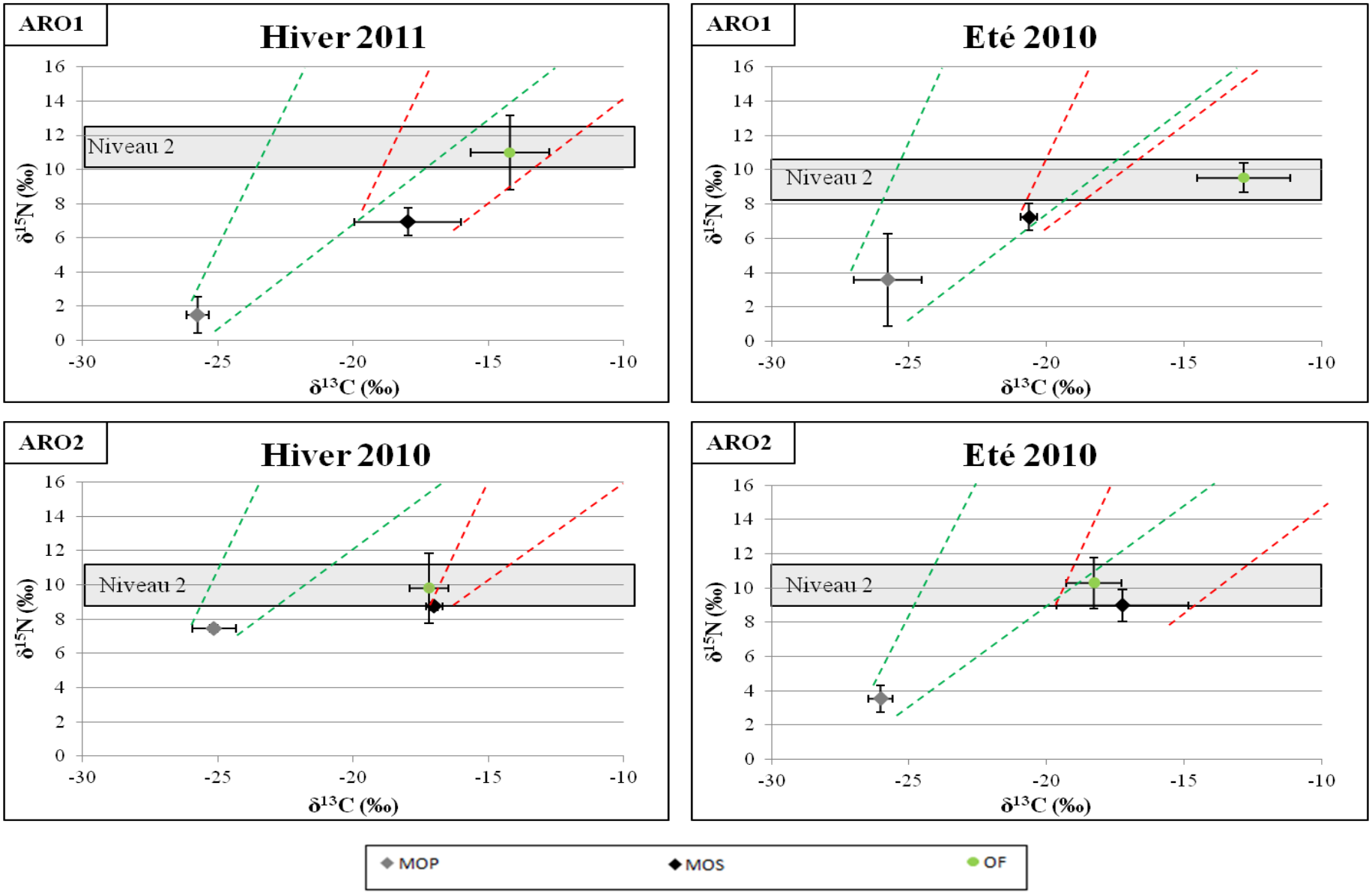


Figure IV.7 : Signatures isotopiques moyennes ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) des sources et des consommateurs de la communauté benthique à *Ophiothrix fragilis*. MOP : matière organique particulaire, MOS : matière organique sédimentaire, OF : *Ophiothrix fragilis*. Les barres d'erreur symbolisent les écarts types et les bandes grisés correspondent aux niveaux trophiques. Les traits verts = limites de l'influence de la MOP de l'eau de surface et les traits bleus = limites de l'influence de la MOS des sédiments superficiels ; ces limites ont été calculées en tenant compte du fractionnement de 1 – 2 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et de 2,5 – 4,5 ‰ pour le $\delta^{15}N$.

II.2.2 Contribution des deux sources de nourriture (MOS et MOP) dans le régime alimentaire des six espèces cibles.

Dans cette étude, deux sources potentielles (MOS et MOP) ont été considérées. L'équation expliquée dans le paragraphe I.2 de ce chapitre permet d'obtenir des estimations des contributions de chacune de ces sources pour les six espèces étudiées (Figure IV.8).

Les résultats permettent d'observer une différence de régime alimentaire très marquée pour quatre des cinq espèces étudiées au sein des communautés à *Abra alba* de Baie de Seine et de Gravelines entre l'hiver et l'été 2010. En effet, *Abra alba, Pectinaria koreni, Ensis directus* et *Owenia fusiformis* ont un régime alimentaire mixte en hiver sur les deux sites tandis qu'en été, la MOS est le régime alimentaire exclusif de ces espèces (100 %). Cependant, même en hiver, la contribution de la matière organique particulaire en suspension (MOP) dans le régime alimentaire des espèces reste relativement faible [entre 6 % (*Abra alba*, ARA2 hiver) et 49% (*Ensis directus*, ARA2 hiver)], exceptée pour *Pectinaria koreni* qui montre un régime alimentaire mixte avec une dominance des MOP dans son régime alimentaire (73 %).

Pour *Ophiura ophiura*, son régime alimentaire est exclusivement constitué de MOS en hiver et été 2010 sur les sites de Baie de Seine et de Gravelines.

Deux comportements alimentaires sont observés pour *Ophiothrix fragilis* sur le site d'Antifer, le régime alimentaire de cette ophiure est exclusivement basé sur la matière organique sédimentaire quelle que soit la saison considérée ; sur le site du Cap Gris-Nez, le régime alimentaire de cette espèce est mixte avec cependant une dominance systématique de la MOS dans son alimentation (respectivement, 85 % et 76 % en hiver et en été).

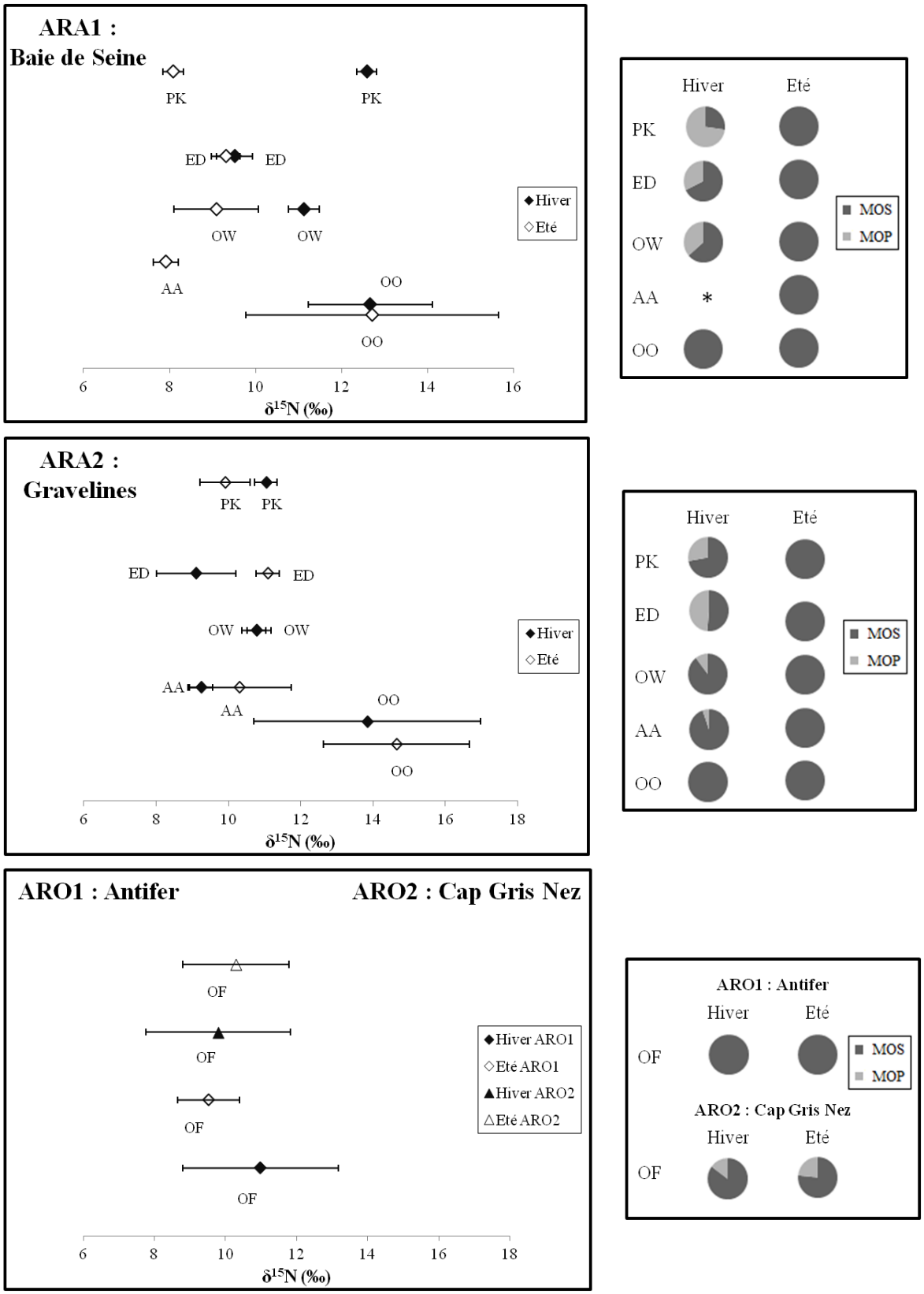


Figure IV.8 : $\delta^{15}N$ (moyennes ± écarts types) des six espèces aux périodes hivernales et estivales. Les camemberts représentent la contribution de la MOS et de la MOP dans le régime alimentaire de ces espèces.* : données manquantes car absence d'*Abra alba* en hiver sur le site de Baie de Seine.

III. Discussion

III.1. Caractérisation de la matière organique particulaire en suspension (MOP)

Pour les deux sources étudiées ici (MOS et MOP), la matière organique en suspension dans la colonne d'eau (MOP) présente les valeurs de $\delta^{13}C$ les plus faibles. La MOP issue de ce travail présente des $\delta^{13}C$ proches de ceux extraits de Savoye et al. (2003) en Baie de Seine (-26,9 à -18 ‰ ; Figure IV.9), de Riera et al. (1999) en Baie d'Aiguillon (-22,4 ‰) et de Carlier et al. (2007) en Baie de Banyuls sur Mer (-24.4 ‰). Les valeurs de $\delta^{15}N$ de la MOP [1,5‰ (ARO1, hiver 2011) à 7,5‰ (ARO2, hiver 2010)] sont caractéristiques des zones côtières (Owens, 1987 ; Wada & Hattori, 1991).

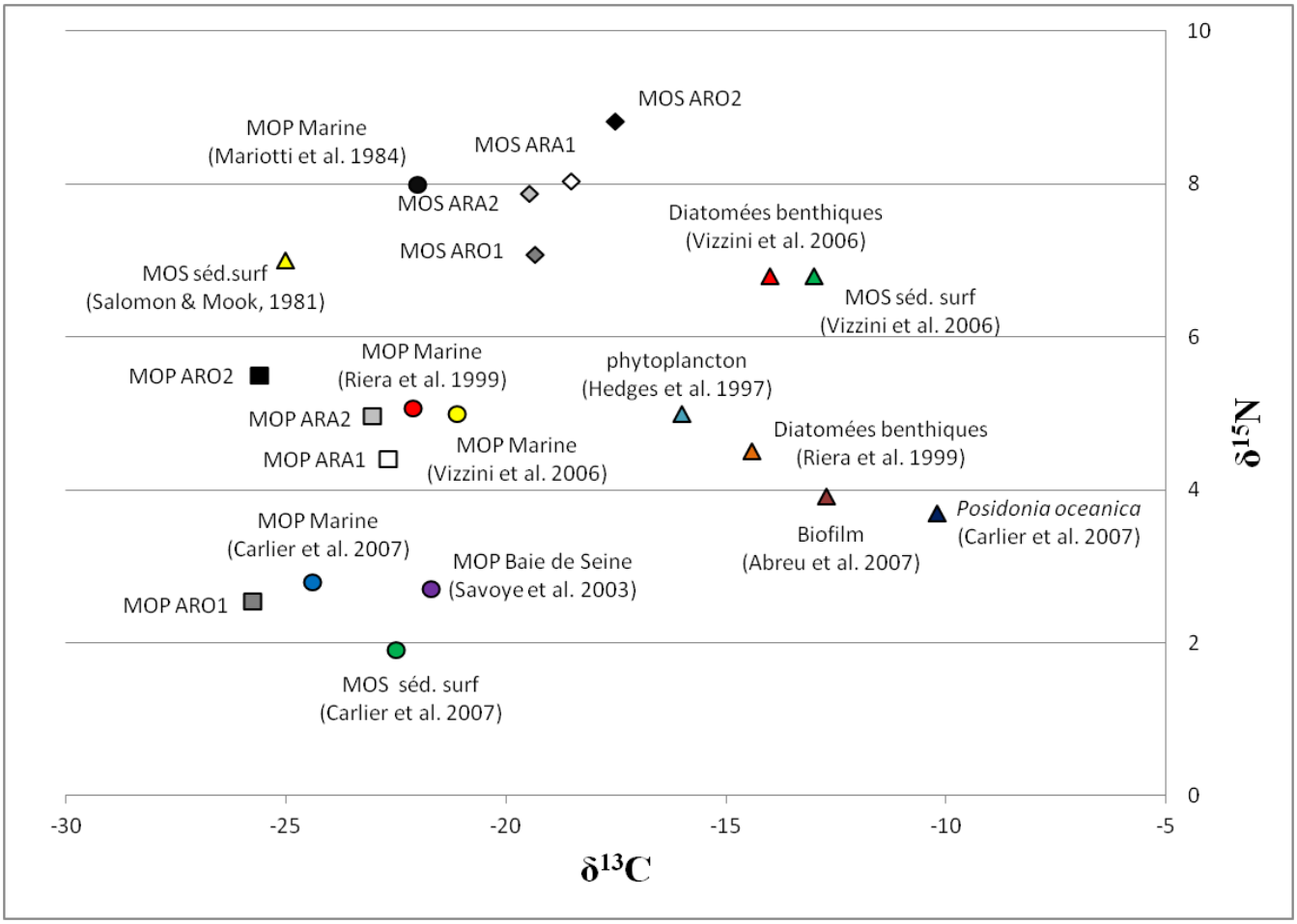


Figure IV.9 : Comparaison des moyennes annuelles des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ de la MOP et de la MOS de cette étude avec les données de la bibliographie [Salomon & Mook, 1981 (sud de la Mer du Nord) ; Mariotti et al. 1984 (Estuaire de Scheldt, Pays Bas); Hedges et al. 1997 ; Riera et al. 1999 (Baie de l'Aiguillon, France); Savoye et al. 2003 (Baie de Seine, France); Vizzini et al. 2006 (Bassin Stagnone di Marsala, Italie); Abreu et al. 2007 (Lagune de Patos, Brésil); Carlier et al. 2007 (Baie de Banyuls-sur-Mer, France)].

Lorsque l'on s'intéresse à la matière organique particulaire en suspension, les valeurs de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ sont à prendre avec précaution car la MOP correspond à un mélange de particules vivantes (phytoplancton, bactéries, zooplancton…) et détritiques (pelotes fécales, détritus continentaux, etc.) d'origine marine, estuarienne, d'eau douce ou terrestre (Mann, 1982). Le rapport C/N est généralement compris entre 6 et 8 pour le phytoplancton (Brzezinski, 1985 ; Montagnes et al. 1994 ; Créach, 1995), entre 3 et 6 pour le zooplancton et les bactéries (Faganeli et al. 1988 ; Créach, 1995 ; Fagerbakke et al. 1996) et supérieur à 12 pour la matière organique d'origine terrestre (Bordovskiy, 1965 ; Kukal, 1971 ; cité par Faganeli et al. 1988 ; Thornton & McManus, 1994). Dans notre étude, le rapport C/N de la MOP varie entre 5,8 (ARA1) et 7,7 (ARA2) avec une moyenne de 6,4 en hiver et entre 5,4 (ARA1) et 6,5 (ARO2) avec une moyenne de 6,2 en été. Nos valeurs semblent donc indiquer que le phytoplancton est le principal constituant de la matière organique particulaire en suspension récoltée au cours des périodes hivernale et estivale sur les quatre sites d'étude présents en Manche.

Avec un bassin versant de 79000 km^2, la Seine représente la majorité des apports fluviatiles du bassin oriental de la Manche. Son débit moyen, mesuré au barrage de Poses est de 480 $m^3.s^{-1}$ depuis les trente dernières années (Amiard-Triquet & Dauvin, 2009). En période d'étiage (fin de l'été), son débit est inférieur à 100 $m^3.s^{-1}$ tandis que lors des crues automnales ou hivernales, il peut dépasser 2200 $m^3.s^{-1}$. En outre, le littoral constitue l'exutoire de nombreux fleuves côtiers dont la Somme (débit moyens de 25 $m^3.s^{-1}$; Spilmont, 2004), la Canche (débit moyens de 13 $m^3.s^{-1}$; Selleslagh et al. 2009) et l'Authie (débit moyens de 10,3 $m^3.s^{-1}$; Amiard-Triquet & Dauvin, 2009). Ces apports continentaux entraînent le développement le long du littoral de la Manche orientale d'une masse d'eau côtière, large de 3 à 5 milles, nommée « Fleuve côtier » (Brylinski et al. 1991 ; Figure IV.10). Ce fleuve s'étend de la Baie de Seine au détroit du Pas de Calais et est caractérisé par des eaux plus turbides, riches en sels nutritifs et légèrement dessalées. La matière organique particulaire en suspension (MOP) est expulsée de l'estuaire de Seine, se déplace le long de la côte et sont observables pour une grande majorité au niveau d'Antifer (Méar et al. 2006). Le front entre ces eaux côtières et les eaux situées plus au large est très instable, fluctue dans le temps et l'espace en fonction de la marée (Brylinski & Lagadeuc, 1990) et se caractérise par une alternance de périodes de stratification et de déstratification verticales liés à l'alternance des vives-eaux et des mortes-eaux.

Du fait de l'existence plus ou moins pérenne du fleuve côtier, la Manche orientale est fortement productive (Brylinski et al. 1984 ; Brylinski et al. 1996 ; Gentilhomme & Lizon,

1998 ; Lamy et al. 2006) avec des productivités photosynthétiques pouvant atteindre 5 mg $C.m^{-3}.h^{-1}$ au large et 40 mg $C.m^{-3}.h^{-1}$ à la côte (Brunet, 1994). Les stocks phytoplanctoniques maximaux se situent entre 20 et 50 µg Chl-a.L^{-1} (Brunet et al. 1996 ; Gentilhomme & Lizon, 1998 ; Vantrepotte, 2003 ; Seuront et al. 2006), valeurs proches de celles des milieux estuariens. Les abondances en dinoflagellés varient annuellement de 11 jusqu'à 98 % des abondances totales du phytoplancton (57 % en moyenne annuelle). En milieu côtier, les cellules microphytobenthiques peuvent représenter jusqu'à 50 % de l'abondance totale du phytoplancton dans la colonne d'eau (Denis et al. 1996 ; Méléder et al. 2005). La Manche apparaît donc comme une zone de transition pour les matières en suspension entre la Manche occidentale et la partie sud de la Mer du Nord (Velegrakis et al. 1999), et comme une zone de transfert entre les eaux atlantiques et celles de la Mer du Nord (Salomon & Breton, 1993).

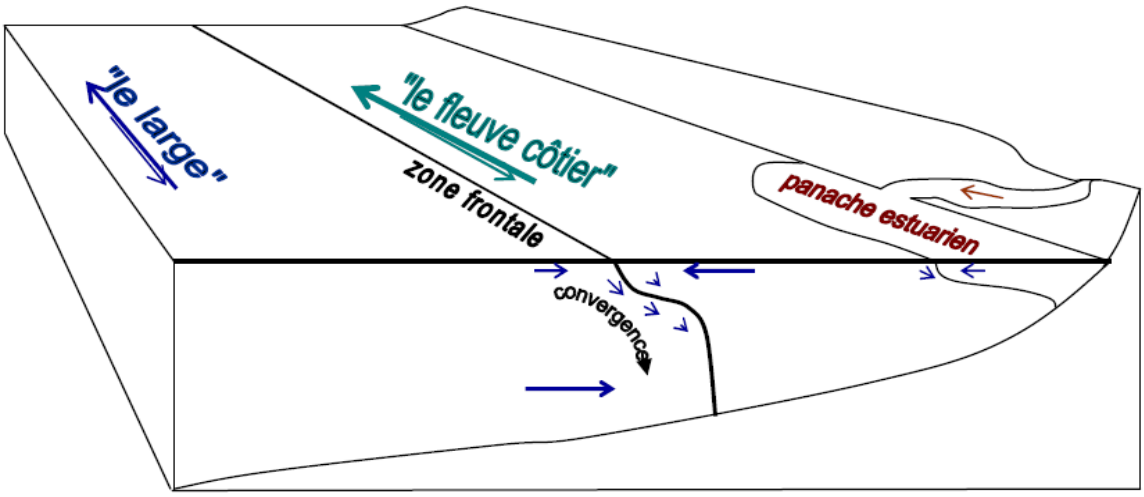


Figure IV.10 : Représentation schématique du fleuve côtier (tiré de Rauch, 2007 ; d'après Brylinski et al. 1991).

Néanmoins, depuis une dizaine d'années, le fleuve côtier est sans doute moins fonctionnel car les apports en eau douce de la Seine sont relativement faibles (absence de crues depuis 2001 ; Figure IV.11). Les périodes d'échantillonnage de cette étude correspondent donc à de très faibles débits [de 152 $m^3.s^{-1}$ (juillet 2010) à 668 $m^3.s^{-1}$ (janvier 2010)].

Dans les systèmes estuariens, le $\delta^{13}C$ de la MOP attribué aux apports terrestres est généralement compris entre – 31 ‰ et -26‰ (Simenstad & Wissmar, 1985 ; Riera & Richard, 1996 ; Camusso et al. 1999 ; Hsieh et al. 2000), tandis que le phytoplancton marin montre des $\delta^{13}C$ variant de -23‰ à -19‰ (Fontugne & Duplessy, 1981 ; Ostrom & Fry, 1993). Lors de mon étude, les valeurs de $\delta^{13}C$ de la MOP des stations ARO1 (Antifer) et ARO2 (Cap Gris

Nez) sont légèrement plus faibles que sur les sites ARA1 (Baie de Seine) et ARA2 (Gravelines). Les deux sites à *Ophiothrix fragilis* (ARO1 et ARO2) présentent des valeurs de $\delta^{13}C$ de -25 ‰ à -26 ‰ semblant indiquer un apport d'eau douce légèrement plus élevé que sur les deux sites côtiers à *Abra alba* (~ -23 ‰). Ces résultats suggèrent donc supposer que le fleuve côtier est présent mais peu marqué en raison des faibles débits de la Seine et il ne semble pas influencer le site de Baie de Seine (ARA1). De plus, pour le site de Gravelines (ARA2), situé au sud de la Mer du Nord, les dessalures ont lieu par temps sec, quand le vent de nord-est, établi sur de longues périodes, modifie les courants et amène sur le site des eaux de la côte belge (Belgrano et al. 1990). Autrement dit, les apports continentaux sur ce site sont faibles (salinité de 34,65 en moyenne annuelle) et les valeurs de $\delta^{13}C$ (– 23,79 ‰ et – 22,25 ‰) sont caractéristiques des valeurs de MOP des eaux marines.

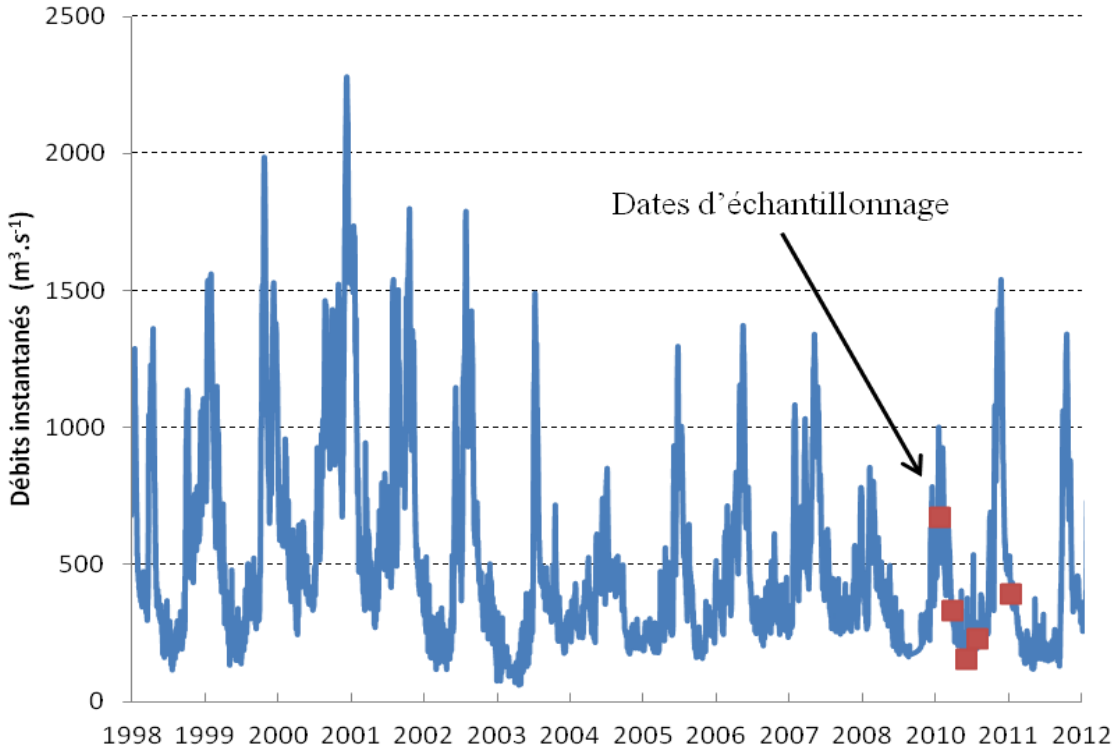


Figure IV.11 : Débits instantanés de la Seine enregistrés au barrage de Poses entre 1998 et 2012 (sources : SNS).

La situation géographique des quatre sites étudiés, Baie de Seine (ARA1/ARO1) et Détroit du Pas de Calais (ARA2/ARO2) semble influencer les teneurs en $\delta^{15}N$ de la MOP avec des valeurs plus élevées dans le Détroit du Pas de Calais. Cette différence est principalement due au prélèvement hivernal d'Antifer (mars 2011) qui est caractérisé par une

valeur de $\delta^{15}N$ très faible (1,49 ‰). Cette valeur est cependant similaire à celle enregistrée en avril 1997 par Savoye et al. (2003). Comme le $\delta^{15}N$ du phytoplancton dépend de la composition isotopique de l'azote inorganique assimilé au cours de la croissance, ainsi que du taux de fractionnement isotopique survenant au cours de ce processus (Mariotti et al. 1984 ; Owens, 1987 ; Wada & Hattori, 1991), la faible valeur observée sur ce site et pour cette période semble être due à l'assimilation de nutriments azotés isotopiquement légers pendant la production primaire.

III.2. Sédiments marins superficiels

Le stock de matière organique du sédiment peut être constitué d'un mélange de phytoplancton plus ou moins dégradé, de bactéries, de macro- et microphytobenthos, de détritus de plantes terrestres et sa composition de ce pool peut varier à court ou à long terme. Il est ainsi difficile de séparer leurs influences et les effets liés aux processus de décomposition sur la signature en isotopes stables du sédiment (Currin et al. 1995).

Les ratios isotopiques en $\delta^{13}C$ de la MOS observés dans cette étude ne présentent aucune différence significative entre les quatre stations. Toutefois, des variations saisonnières ont été mises en évidence sur trois des quatre sites avec des rapports isotopiques en $\delta^{13}C$ plus faibles et proches de la MOP en été, après une forte production phytoplanctonique (Figure IV.6 et IV.7). Ces résultats indiquent que la signature isotopique du sédiment est dominée par celle du phytoplancton qui est abondant dans toute la Manche/sud Mer du Nord et qui a fortement sédimenté avant l'été (Lamy, 2006 ; Guiselin, 2010 ; Antajan et al. 2011). Les valeurs élevées en $\delta^{15}N$ des MOS peuvent être dues au développement bactérien (dont les processus de dénitrification) et méiofaunistique qui suit le fort développement phytoplanctonique printanier (Mc Caunnaughey & Mc Roy, 1979 ; Cifuentes et al. 1988 ; Riera, 1998 ; Wada & Hattori, 1991 ; Franco et al. 2010).

Le rapport C/N de la MOS varie entre 7,3 (ARO2) et 21,4 (ARA1) avec une moyenne de 12,8 en hiver sur les quatre sites et entre 1,2 (ARA2) et 6,3 (ARA1) avec une moyenne de 3,0 en été. Les fortes valeurs de ce rapport observées en hiver indiquent un pourcentage élevé de matière organique réfractaire dans la MOS. La période hivernale (janvier-février jusqu'à la mi-mars avant le développement phytoplanctonique printanier : bloom de *P. globosa* plus ou moins marqué selon la zone géographique étudiée) est une période de très faible production. Le recyclage de la matière organique est donc très élevé et seule la matière organique non consommée reste dans le sédiment (matière organique réfractaire). En été, les faibles valeurs

du rapport C/N indiquent la présence d'une matière organique plus fraîche, liée à la sénescence du bloom phytoplanctonique printanier. En effet, la production de phytoplancton durant la période printanière et le début de l'été entraîne souvent un dépôt massif de matière organique labile (Anschutz et al. 2007) facilement assimilable par les organismes (macrofaune, meiofaune, bactéries…) des réseaux trophiques (Kerhervé et al. 2001).

Au sein du Détroit du Pas de Calais et le sud de la Mer du Nord, le rapport C/N dans les centimètres superficiels de sédiment est plus faible ce qui traduit un apport de matière labile plus intense sur les sites de Gravelines (ARA2) et du Cap Gris Nez (ARO2) qu'en Baie de Seine. Ces résultats corroborent le fait que le bloom printanier de *Phaeocystis* est de plus forte intensité au sein du Détroit du Pas de Calais et du sud de la Mer du Nord.

Les résultats de cette étude ont montré que les deux sources étudiées (MOP et MOS) présentent des signatures « significativement différentes » de $\delta^{13}C$, excepté en été sur les sites à *Abra alba* de Baie de Seine (ARA1) et de Gravelines (ARA2). Les proches valeurs de $\delta^{13}C$ des MOS et MOP observées en période estivale sur les sites de Baie de Seine et de Gravelines sont probablement dues à la forte proportion de phytoplancton marin dans le stock de matière organique de ces deux sources. La MOP est, comme en hiver, riche en phytoplancton tandis que la MOS qui était composée de matière organique réfractaire en hiver, voit sa composition s'enrichir en été de phytoplancton marin (sédimentation de la production phytoplanctonique printanière). Il se peut également que lors du cycle de marée, la MOP se soit déposée à l'interface eau-sédiment sur ces deux sites [malgré les dispositions prises lors de l'échantillonnage (étale de haute mer et mortes eaux)]. En effet, en Manche, le couplage bentho-pélagique côtier est très marqué : la masse d'eau est extrêmement turbide en raison du fort hydrodynamisme (régime mégatidal) présent dans cette zone. Il existe probablement un mélange de ces deux sources au cours de cette saison et il est donc très difficile de différencier avec certitude MOP et MOS au sein d'ARA1 et ARA2 pendant la période estivale. Le fonctionnement trophique étudié présente deux sources dont les signatures peuvent légèrement évoluer sur le plan spatial (pour la MOP) et temporel (pour la MOS). Il est très probable que ces deux sources subissent des variations sur le plan qualitatif, ce qui, au-delà de la modification de leurs signatures isotopiques, limite peut être parfois leurs rentabilités pour les consommateurs. D'autre part, la disponibilité de ces sources est sans doute également très dépendante du compartiment dans lequel elles sont contenues (sédiment et colonne d'eau).

III.3. Macroinvertébrés.

Les rapports isotopiques des six principales espèces présentes en Manche ont été étudiés afin de décrire les voies possibles de transfert à partir de la MOP de la colonne d'eau et de la MOS des sédiments superficiels. Dans la mesure où elles étaient présentes, les signatures isotopiques des six espèces ont été analysées à deux saisons [hiver (janvier à mars) et été (juin-juillet)]. Cinq espèces dont une ophiure, deux bivalves et deux polychètes ont été échantillonnées sur la communauté à *Abra alba* de Baie de Seine et de Gravelines et une ophiure, *Ophiothrix fragilis* sur la communauté des graviers plus ou moins ensablés d'Antifer et des cailloutis du Cap Gris Nez.

Les signatures isotopiques des invertébrés benthiques semblent indiquer une consommation quasi exclusive de matière organique sédimentaire sur les quatre sites et pour l'ensemble des espèces étudiées (Figure IV.8).

Toutefois, comme expliqué dans le paragraphe précédent, les valeurs isotopiques de la MOP et de la MOS étant très proches au cours de la période estivale, il est très difficile de définir la contribution précise de chacune de ces sources dans le régime alimentaire des cinq espèces étudiées au sein de la communauté à *Abra alba* de Baie de Seine et de Gravelines. L'équation utilisée pour déterminer la proportion de chaque source (Figure IV.8) dans le régime alimentaire de ces espèces indique une consommation exclusive de MOS en été alors qu'en fonction des guildes trophiques et des modes de bioturbation de chaque espèce (comme les suspensivores par exemple), la proportion de MOP dans leur alimentation ne devrait pas être inexistante.

Dans la bibliographie, plusieurs espèces appartenant à un même groupe fonctionnel ou régime trophique sont souvent analysées ensemble afin de faciliter l'interprétation des résultats (Darnaude et al. 2004 ; Bautista, 2007). Dans notre étude, les invertébrés benthiques présentent des rapports isotopiques relativement stables entre les différentes stations et les deux saisons. Les signatures en azote des macro-invertébrés marins sont cohérentes avec leurs régimes alimentaires et leurs niveaux trophiques connus dans la littérature (Carlier et al. 2007).

Les bivalves, les polychètes et l'ophiure *O. fragilis* sur le site ARO2 occupent le niveau trophique le plus faible de cette étude (Niveau trophique 2). Les rapports isotopiques faibles en $\delta^{13}C$ et en $\delta^{15}N$ de ces espèces indiquent une possible consommation de la matière en suspension de la colonne d'eau. L'échinoderme *Ophiura ophiura* ($\delta^{13}C$ (‰) : - 15,1 ± 1,7 ; $\delta^{15}N$ (‰) : 13, 4 ± 0,9) est un omnivore (mixte), souvent carnivore voir nécrophage, et parfois

brouteur de macrophytes ou de microphytobenthos. Dans les écosystèmes marins, les macrophytes [comme par exemple *Ulva* sp. ($\delta^{13}C$ (‰) : de -11,0 à -19,3) ou *Fucus vesiculosus* ($\delta^{13}C$ (‰) : -19,3), Riera et al. 2002] et le microphytobenthos [($\delta^{13}C$ (‰) : -14,5 ; Lebreton, 2009) ou ($\delta^{13}C$ (‰) : -18,0 ; Riera et al. 2004) présentent des signatures isotopiques en $\delta^{13}C$ plus élevées que le phytoplancton ($\delta^{13}C$ (‰) : -22,0 ; Riera, 2005). Cet omnivore présente donc des valeurs en $\delta^{15}N$ et $\delta^{13}C$ très élevées et proches de celles observées pour des espèces carnivores comme les araignées de mer *Maja brachydactyla* (deux individus ; $\delta^{13}C$ (‰) : - 16,1 et -15,9 ; $\delta^{15}N$ (‰) : 14, 0 et 13,2) en Baie de Seine et les crabes nageurs *Liocarcinus holsatus* (deux individus ; $\delta^{13}C$ (‰) : -16,3 et -18,6 ; $\delta^{15}N$ (‰) : 15,0 et 15,0) sur le site de Gravelines (Kopp, communication personnelle).

Les bivalves *Abra alba* ($\delta^{13}C$ (‰) : - 17,6 ± 0,5 ; $\delta^{15}N$ (‰) : 9,2 ± 0,3) et *Ensis directus* ($\delta^{13}C$ (‰) : - 18,1 ± 1,5 ; $\delta^{15}N$ (‰) : 9,8 ± 0,9) ont montré des signatures isotopiques proches entre les deux sites à *A. alba* et les deux saisons. D'autres études montrent des valeurs de rapports isotopiques similaires pour les bivalves (Riera et al. 1999 ; Darnaude et al. 2004 ; Carlier et al. 2007). Avec une dominance de matière organique sédimentaire dans leur alimentation, ces deux bivalves apparaissent avoir le même régime alimentaire sur les sites de la Baie de Seine et de Gravelines.

Pour les polychètes et comme dans d'autres études récentes (Carlier et al. 2007), des différences bien marquées ont été observées entre les deux espèces *Pectinaria koreni* et *Owenia fusiformis*. Il est donc important pour ces deux espèces d'étudier séparément leurs signatures isotopiques. Ces deux espèces (endofaune) consomment essentiellement de la matière organique sédimentaire. Cependant, en hiver, les signatures isotopiques en $\delta^{15}N$ de *P. koreni* en Baie de Seine placent cette espèce au niveau trophique 3 et son régime alimentaire semble être essentiellement constitué de matière organique particulaire en suspension. Cette situation est difficile à expliquer car cette espèce est déposivore de sub-surface et son régime alimentaire devrait être essentiellement constitué de MOS. Il se peut qu'en hiver cette espèce se nourrissent sur ce site d'une source intermédiaire (avec une signature isotopique en $\delta^{13}C$ comprise entre -23,0 ‰ et -17,0 ‰) entre la MOP de la colonne d'eau et la MOS. La deuxième espèce, *O. fusiformis*, possède un régime alimentaire mixte qui lui permet de consommer à la fois de la matière organique sédimentaire (MOS) et de la matière organique particulaire en suspension (MOP).

L'ophiure *O. fragilis* se nourrit essentiellement de MOS sur le site d'Antifer (ARO1), d'où des valeurs en $\delta^{13}C$ plus élevées, et alterne son alimentation avec une faible proportion de MOP (entre 15 % et 24 %) sur le site du Cap Gris Nez (ARO2). Cette espèce est

microphage (mixte), suspensivore passive, se nourrissant essentiellement de phytoplancton (diatomées et dinoflagellés, Brun, 1969) et de matière organique détritique (Warner & Woodley, 1975 ; Gounin, 1993). Ces ophiures captent les particules dans l'eau en levant leurs bras, les interceptant dans le courant ou sur le fond (Davoult & Gounin, 1995). Elle semble donc être essentiellement déposivore de surface sur le site d'Antifer et alterne entre un régime suspensivore et déposivore de surface sur le site du Cap Gris Nez.

Cette étude a permis d'avoir un premier aperçu du régime alimentaire de chaque espèce. En effet, l'analyse isotopique est insuffisante pour déterminer précisément le régime alimentaire individuel des différentes espèces. D'ailleurs, lors de l'élaboration de cette étude, il avait été prévu d'utiliser des traceurs moléculaires tels que les acides gras en complément de l'analyse des isotopes stables, ce qui aurait permis avoir des informations qualitatives plus précises sur les sources de matière organique (Sargent & Whittle, 1981 ; Fichez et al. 1993). Les acides gras polyinsaturés ω3 et ω6 [acides gras dits « marqueurs » (Hall et al. 2006)] sont essentiels au maintien des activités physiologiques des animaux et seuls les organismes autotrophes, quelques invertébrés et protozoaires sont capables de les bio-synthétiser (Gurr & Harwood, 1991 ; Cook, 1996). La plupart des organismes ne disposent pas du matériel enzymatique nécessaire pour synthétiser ces acides gras polyinsaturés ω3 et ω6 (Sargent & Whittle, 1981 ; Arts et al. 2001) et ces molécules ne sont que très peu modifiées au cours des processus de digestion, d'absorption et de transport. De ce fait, les acides gras des producteurs primaires peuvent être utilisés comme marqueurs et renseigner sur l'origine et le transfert de la matière organique le long des réseaux trophiques (Dalsgaard et al. 2003). Ces composés lipidiques permettent, par leur structure chimique, de distinguer les producteurs primaires marins tels que les bactéries (Sargent et al. 1987; Rajendran et al. 1993), les diatomées, les dinoflagellés (Viso & Marty, 1993 ; Dunstan et al. 1994 ; Berge et al .1995 ; Volkman et al. 1998), mais également les macroalgues (Sargent et al. 1987 ; Fleurence et al. 1994 ; Meziane & Tsuchiya, 2000 ; Graeve et al. 2002). L'utilisation couplée des profils en acides gras et des signatures isotopiques des sources et des consommateurs permet ainsi de combler certaines lacunes liée à l'un ou l'autre de ces deux marqueurs (Pasquaud et al. 2007). Cette approche combinée est de plus en plus commune dans l'étude du fonctionnement des écosystèmes littoraux. Malheureusement, faute de temps pour réaliser les analyses d'acides gras dans le cadre de ce travail de thèse, les échantillons ont été congelés pour des analyses ultérieures.

III.4. Analyse fonctionnelle

A ce stade de l'étude, il peut être tenté de relier le fonctionnement métabolique (flux de substances dissoutes) et le fonctionnement trophique des deux communautés benthiques à *Abra alba* et à *Ophiothrix fragilis* du secteur étudié. L'intensité des processus de minéralisations (aérobie et anaérobie) dépend de l'abondance et de l'activité des organismes minéralisateurs mais également de la quantité et de la labilité de la matière organique (Epping et al. 2002 ; Arnosti & Holmer, 2003).

En hiver, les rapports isotopiques ont permis de préciser que pour les quatre sites étudiés, la MOS hivernale est caractérisée par de la matière organique réfractaire (C/N élevée). La production primaire étant très faible à cette saison ; le recyclage de la matière organique est donc très élevé (Forster, 1996 ; Holmer, 1999 ; Huettel & Rush, 2000 ; Dauwe et al. 2001) et seule la matière organique réfractaire reste dans le sédiment. Les flux diffusifs moyens d'oxygène et d'ammonium enregistrés et corrigés (sans effet de la température) au cours de cette étude (chapitre III) sur les trois sites étudiés (ARA1, ARA2 et ARO1) confirment une meilleure pénétration de l'oxygène dans la colonne sédimentaire et une faible production d'ammonium (Tableau IV.6). En été, la matière organique étant fraîche, labile (C/N faible) et présente en forte quantité, la consommation d'oxygène est donc rapide et la production d'ammonium élevée (flux diffusifs élevées et plus faible pénétration de l'oxygène).

Tableau IV.6 : Pourcentage de la matière organique particulaire en suspension (MOP) et de la matière organique sédimentaire (MOS), profondeur de pénétration de l'oxygène (OPD) et valeurs des flux diffusifs et d'irrigation ($\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$) observées sur les stations ARA1, ARA2, ARO1 et ARO2.

Stations	Saisons	MOP (%)	MOS (%)	Flux diffusifs O_2	Flux diffusifs NH_4^+	OPD (cm)	Flux d'irrigation O_2	Flux d'irrigation NH_4^+
ARA1	Hiver	37	63	116,1	12,9	6,4	610,6	190,5
Baie de Seine	Eté	0	100	264,2	24,9	2,2	329,1	180,7
ARA2	Hiver	46	54	247,0	9,1	2,7	4060,3	292,2
Gravelines	Eté	0	100	283,3	84,6	1,3	3061,6	1692,3
ARO1	Hiver	0	100	-	7,4	-	-	-9,7
Antifer	Eté	0	100	92,3	28,0	1,9	692,2	204,5
ARO2	Hiver	15	85	-	-	-	-	-
Cap Gris Nez	Eté	23	77	-	-	-	-	-

A l'échelle de la communauté, l'étude de la signature isotopique des six espèces a permis de fournir un bilan de la consommation de la matière organique particulaire en suspension (MOP) et de la matière organique sédimentaire (MOS). Pour les périodes hivernales, le pourcentage de MOP varie de 0 % (ARO1) à 46 % (ARA2), tandis que le pourcentage de MOS varie lui de 54 % (ARA2) à 100 % (ARO1). En période estivale, seul le site du Cap Gris Nez indique une consommation de matière organique particulaire en suspension par l'ophiure *O. fragilis* (24 % ; Tableau IV.6). Cette étude a donc permis de souligner que les organismes benthiques assimilent le même type de matière organique d'un site à l'autre et que le fonctionnement trophique est similaire entre la communauté à *Abra alba* de Baie de Seine et de Gravelines(ARA1/ARA2) et entre la communauté à *Ophiothrix fragilis* d'Antifer et du Cap Gris Nez (ARO1/ARO2).

Néanmoins, il est important d'évaluer s'il existe un lien entre les flux d'irrigation moyens (liés à l'activité de bioturbation et de bioirrigation des organismes benthiques) d'oxygène et d'ammonium et les valeurs isotopiques liées au comportement nutritionnel des organismes benthiques. Les communautés benthiques à *Abra alba* et à *Ophiothrix fragilis* présentent un cycle saisonnier très marqué. Les populations hivernales sont stables et principalement composées d'individus adultes, tandis que les populations estivales sont renouvelées et particulièrement riches en juvéniles (période de recrutement). Les flux d'irrigation moyens (liés à l'activité de bioturbation et de bioirrigation des organismes benthiques) d'oxygène et d'ammonium au sein de ces communautés sont plus élevés durant la période hivernale sur les trois sites et plusieurs hypothèses peuvent être à l'origine de ce constat.

- Au sein de la communauté à *Abra alba* de la Baie de Seine (ARA1), la densité hivernale de l'espèce *Owenia fusiformis* fait que cette espèce contribue pour 84 % à la consommation totale (quantité de matière organique ingérée par les cinq espèces étudiées en fonction de leurs densités respectives observées sur ce site) de MOP, pour 89 % à la consommation totale de MOS et participe activement aux flux biogéochimiques. De plus, cette population est caractérisée par des individus adultes (structures biogènes plus complexifiées) qui augmentent la surface de sédiment oxydé en profondeur et donc intensifient les échanges de solutés à l'interface eau-sédiment (Whenzhofer & Glud, 2004). En période estivale, les plus fortes densités (supérieures à la période hivernale en raison du processus de recrutement) peuvent avoir des effets négatifs sur les flux biogéochimiques. Mermillod-Blondin et al. (2005) indiquent que les interactions spatiales

négatives entre les espèces à fortes densités sont responsables de faibles flux biogéochimiques. Ils précisent que les traits fonctionnels de certaines espèces comme les galeries de *Hediste diversicolor* et ses activités d'irrigation limitent les activités de *Cerastoderma edule* et *Corophium volutator*. Karlson (2005) a également démontré qu'en présence d'espèce à forte densité, un sédiment expérimental même enrichi en matière organique labile est rapidement appauvri, les flux en oxygène étant alors diminués par rapport a un microcosme de faible densité (à l'image de ce qui est observé en hiver sur ce site ARA1).

- La communauté à *Abra alba* de Gravelines (ARA2) est essentiellement caractérisée par la présence du couteau américain *Ensis directus*. Cette espèce contribue pour 94 % à la consommation totale (quantité de matière organique ingérée par les cinq espèces étudiées en fonction de leurs densités respectives observées sur ce site) de MOP et pour 89 % à la consommation de MOS. Les fortes densités observées en période hivernale peuvent expliquer les flux d'irrigation très élevés enregistrés sur le site. Ce suspensivore très actif ingère des particules en suspension dans la colonne d'eau et rejette ces particule sous forme de biodépôts à la surface du sédiment en modifiant fortement l'intensité des flux biogéochimiques (comme c'est le cas de *Mytilus edulis* ; Callier et al. 2009). De plus, les individus adultes peuvent par leur taille modifier la profondeur de mobilisation des particules dans le sédiment (Woodin, 1976 ; Miron & Desrosiers, 1990).
- La communauté à *Ophiothrix fragilis* d'Antifer (ARO1) et du Cap Gris Nez (ARO2) est caractérisée par l'espèce *O. fragilis* qui peut changer de comportement bioturbateur (suspensivore ⟷ déposivore) en fonction des conditions hydrodynamiques du site (Davoult & Gounin, 1995 au niveau du Cap Gris Nez). La mobilité de ces organismes peut également intensifier ou modifier le transport des particules et des solutés.

Il est finalement extrêmement difficile de faire le lien entre les analyses isotopiques des organismes benthiques et les flux d'irrigation engendrés par le comportement bioturbateur et nutritionnel de ces organismes. En effet, l'abondance, la taille des galeries et terriers, l'espacement entre les galeries et terriers, la profondeur d'enfouissement des organismes irrigateurs, la périodicité et la stratégie des processus d'irrigation et de nutrition peuvent apparaître comme des facteurs supplémentaires qui peuvent influencer les processus biogéochimiques de l'interface eau-sédiment (Miron et al. 1992 ; Gilbert et al. 1995 ; Banta et al. 1999 ; Aller, 2001 ; Christensen et al. 2000 ; Welsh, 2003 ; Deschênes et al. 2005).

IV. Conclusion

Cette étude a pour but de fournir, à partir des signatures isotopiques en ^{13}C et ^{15}N, une description spatiale et temporelle de l'utilisation de la matière organique particulaire en suspension (MOP), de la matière organique sédimentaire (MOS) des sédiments superficiels au sein de deux grandes communautés benthiques de Manche orientale, du sud de la Mer du Nord et de Baie de Seine à travers l'évaluation les sources alimentaires de six espèces constituant les principaux invertébrés benthiques de ces communautés.

Au sein de la Manche orientale et du sud de la Mer du Nord, les signatures isotopiques de la matière organique particulaire en suspension (MOP) ne sont pas significativement différentes entre l'hiver et l'été. Les rapports isotopiques sont légèrement plus faibles en $\delta^{13}C$ sur les sites d'Antifer et du Cap Gris Nez en raison d'une faible influence des apports d'eau douce provenant de la Seine. Cette MOP est principalement constitué de phytoplancton (rapport C/N ~ 6) dont la matière organique est facilement assimilable par les organismes et les bactéries.

Pour la matière organique sédimentaire (MOS), les variations saisonnières des rapports isotopiques et C/N observées sur trois des quatre sites (sauf le Cap Gris Nez : ARO2) sont dues à une composition différente de la MOS. En hiver, les faibles valeurs de $\delta^{13}C$ et les fortes valeurs du rapport C/N montrent une matière organique sédimentaire riche en matière réfractaire principalement détritique. En été, les fortes valeurs de $\delta^{13}C$ et les faibles valeurs du rapport C/N indiquent la présence de matière organique fraîche conséquente à une sédimentation plus importante du phytoplancton marin et une accélération de sa dégradation bactérienne. Cette sédimentation phytoplanctonique peut être consécutive à la forte production phytoplanctonique printanière et à son dépôt temporel ou perenne. Sur le site ARO2, il est possible que la nature du sédiment (cailloutis) ne permette pas l'accumulation de matière organique et que même si un bloom de *Phaeocystis* a eu lieu sur ce site, celui-ci semble, pour une raison inconnue, avoir été « nettoyé » (tempête, très fort hydrodynamisme…).

Pour les macroinvertébrés, les signatures isotopiques sont relativement stables entre les différentes saisons et stations, et sont, logiquement, majoritairement influencées par celle de la MOS. En hiver, le régime alimentaire est mixte avec des pourcentages de MOP plus ou moins importants dans le régime alimentaire de chaque espèce (excepté pour *O. ophiura*). En été, les valeurs isotopiques de la MOP et de la MOS au sein des deux communautés à *Abra alba* étant très proches, il est difficile de différencier le régime alimentaire précis de ces cinq

espèces étudiées. Les bivalves, les polychètes sont de niveau trophique peu élevés (niveau trophique 2) et présentent de faibles valeurs en $\delta^{15}N$ et en $\delta^{13}C$, indiquant une certaine consommation de la MOP de l'eau. En revanche, l'échinoderme *O. ophiura* est un omnivore souvent carnivore et nécrophage de niveau trophique 3 (fortes valeurs en $\delta^{15}N$ et en $\delta^{13}C$). Cette espèce semble avoir un régime alimentaire proche de celui des décapodes (crabes, araignée de mer…). Enfin, l'ophiure *O. fragilis* présente deux stratégies alimentaires bien distinctes entre les deux sites ARO1 et ARO2. Elle est exclusivement déposivore de surface sur le site d'Antifer (MOS) et alterne entre un régime suspensivore (MOP) et déposivore de surface (MOS) sur le site du Cap Gris Nez.

La dynamique du réseau trophique côtier de Manche est donc basée (comme beaucoup d'écosystèmes côtiers) sur le cycle de vie du phytoplancton. Les signatures en azote des macro-invertébrés marins étudiées sont cohérentes avec les données de la bibliographie (Carlier et al. 2007). Les régimes alimentaires et les modes de bioturbation des six espèces sont très différents mais seule la particularité du régime alimentaire (omnivore mais parfois carnivore ou nécrophage) de l'ophiure *Ophiura ophiura* la distingue finalement des autres espèces. Notre étude menée sur ces six espèces a permis d'observer l'intégration de la MOP et de la MOS au sein des différentes espèces et donc son incorporation au sein du sédiment.

Lorsque l'on s'intéresse à l'aspect fonctionnel des deux communautés, la variation des flux diffusifs moyens d'oxygène et d'ammonium observées entre l'hiver et l'été coïncident avec la qualité de la matière organique (plutôt réfractaire en hiver et fraîche en été). L'étude des signatures isotopiques des six espèces a permis de souligner que malgré des apports de matière organique (provenant de la Seine et des autres fleuves côtiers) et un régime hydrodynamique différent, la communauté à *Abra alba* et la communauté à *Ophiothrix fragilis* présentent un fonctionnement trophique similaire pour les deux saisons étudiées. La variabilité des flux d'irrigation enregistrés sur les sites ARA1, ARA2 et ARO1, peut être due à la présence d'espèces dominantes différentes sur les trois sites : *Ensis directus* dans la communauté des sables fins à *Abra alba* de Gravelines (ARA2), *Owenia fusiformis* au sein de la communauté des sables fins à *Abra alba* de Baie de Seine (ARA1) et *Ophiothrix fragilis* au sein de la communautés des graviers plus ou moins ensablés d'Antifer (ARO1). Une étude plus précise sur les signatures isotopiques du phytoplancton et des diatomées benthiques aurait pu permettre d'avoir des informations plus approfondies sur le régime alimentaire des différentes espèces et donc de différencier plus précisément le rôle de chaque espèce dans le transfert de la matière organique en suspension ou sédimentaire.

Résumé

Au cours de cette étude, les interactions trophiques entre les consommateurs primaires (deux bivalves, deux polychètes et deux échinodermes) et les sources de matières organiques (MOS et MOP) ont été étudiées au sein de deux communautés benthiques de Manche orientale et sud de la Mer du Nord.

La matière organique en suspension (MOP), principalement constituée de phytoplancton, influence faiblement le régime alimentaire des six espèces (0 à 46 % de consommation). La matière organique sédimentaire (MOS) dont la composition dépend du cycle de vie du phytoplancton et des bactéries qui la dégradent, représente l'essentiel de la matière organique ingérée par les six espèces (54 à 100 %). Les rapports C/N indiquent une MOS plutôt réfractaire en hiver (flux diffusifs d'oxygène et d'ammonium faibles) et plutôt labile en été (flux diffusifs élevés).

Malgré des caractéristiques contrastées en termes d'hydrodynamisme, d'apport de matière organique et d'espèces prédominantes (*Owenia fusiformis* sur ARA1 et *Ensis directus* sur ARA2), les deux communautés à *Ophiothrix fragilis* (ARO1/ARO2) et à *Abra alba* (ARA1/ARA2) présentent le même fonctionnement trophique. Une analyse conjointe des signatures isotopiques du phytoplancton pour la MOP, des diatomées benthiques pour la MOS et des biomarqueurs lipidiques des sources de matière organique et des espèces benthiques aurait permis d'aller plus loin dans la caractérisation du régime alimentaire des différentes espèces.

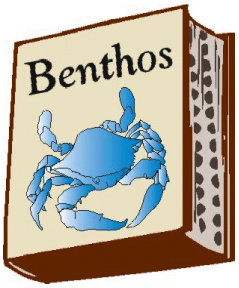
Owenia fusiformis

Ensis directus

Ophiothrix fragilis

Chapitre 5

Synthèse et Perspectives de recherche



Chapitre 5
Synthèse et Perspectives de recherche

Synthèse de l'étude

Aujourd'hui, le rôle des zones côtières dans les grands cycles biogéochimiques et plus précisément dans le cycle du carbone n'est plus à démontrer (Gattuso et al. 1998 ; Gazeau et al. 2004). Les études portant sur la compréhension du fonctionnement des écosystèmes par les échanges à l'interface eau-sédiment sont nombreuses, mais les connaissances issues de ces travaux demeurent encore incomplètes. Le fonctionnement des écosystèmes est sous le contrôle de nombreux facteurs abiotiques (température, pH, apport de matière organique…), biotiques (biodiversité : composition, richesse, interactions inter et intra spécifiques…) et une éventuelle modification de ces paramètres peut affecter de manière plus ou moins significative les fonctionnalités de ces écosystèmes.

Ce travail de thèse avait pour objectif de mieux comprendre les relations « Flux/Sédiments/Biodiversité et Fonctionnement trophique du compartiment benthique ». Cette étude s'inscrit dans une dynamique de réflexions scientifiques sur le rôle des espèces benthiques dans le fonctionnement de ces écosystèmes.

Fonctionnement de l'écosystème et biodiversité : Un lien indéfectible

Au début des années 1990, le terme « biodiversité » a été défini comme le nombre, la diversité, la variabilité des organismes vivants et les complexes écologiques dont ils font partie : cela recouvre la diversité au sein d'une même espèce (diversité génétique), entre les espèces (diversité des espèces) et entre les écosystèmes (diversité écologique). La biodiversité est à la base de nombreux biens et services que les écosystèmes procurent aux êtres humains.

Dans le contexte de l'accroissement du taux d'extinction des espèces en milieu continental (Pimm et al. 1995), une prise de conscience scientifique s'opère et de nombreuses études sont maintenant menées et centrées autour du thème « **Biodiversité - Fonctionnement de l'Ecosystème** » (Naeem et al. 1994 ; Grime, 1997 ; Tilman, 1999 ; Loreau et al. 2001). Les

premières études sur la biodiversité fonctionnelle ont d'abord été réalisées dans les écosystèmes terrestres avant de s'étendre au milieu marin. Les études sur la biodiversité marine constituent actuellement un axe fort de recherche et une préoccupation centrale des gestionnaires de l'environnement. La biodiversité des organismes benthiques a de nombreux effets sur le fonctionnement des écosystèmes (Snelgrove et al. 1997 ; Heip et al. 1999 ; Tableau V.1). Les biens et les services assurés par la biodiversité des écosystèmes benthiques sont très nombreux (cycle des nutriments, reminéralisation de la matière organique, ressource de nourriture…). Malheureusement, les nombreuses atteintes que subissent les écosystèmes marins, en particulier côtiers, se traduisent par une érosion sans précédent de la biodiversité au niveau des populations et des habitats. Ce constat soulève de nombreuses interrogations quant à la pérennité des biens et services que fournissent ces écosystèmes aux sociétés humaines.

Tableau V.I : Rôle de la biodiversité marine dans le maintien des fonctions, biens et services écosystémiques (Heip et al. 1999).

Fonctions écosystémiques	**Rôle de la biodiversité marine**
Production primaire	Important
Stockage du Carbone	Faible
Flux de Carbone au niveau trophique supérieurs	Important
Cycles des nutriments	Important
Biens écosystémiques	
Habitat et refuge	Important
Ressources alimentaire	Important
Matière première	Important
Ressources génétique	Important
Patrimoine naturel	Important
Services écosystémiques	
Régulation du climat	Faible/Moyen
Régulation des perturbations	Important
Contrôle de l'érosion/sédimentation	Moyen/Important
Reminéralisation	Important
Traitement des déchets	Important
Contrôle biologique des espèces nuisibles	Important
Gestion des changements globaux et	
Bio-indication de la santé des écosystèmes	Important
Plaisance, éducation et tourisme	Important

La Manche est un carrefour biogéographique avec une grande diversité d'habitats et une biodiversité importante (zones de nourricerie, voies de migration,…). Malgré cette richesse, c'est un espace maritime où les conflits d'intérêts sont exacerbés et où les pressions anthropiques sont très fortes, du fait d'une activité industrielle littorale développée (pêche, aquaculture, tourisme, extraction de granulats… ; Dauvin & Lozachmeur, 2006). Dans ce contexte, des programmes de recherche tels que le projet CHARM (détails dans le chapitre 1, paragraphe II) ont vu le jour afin de disposer d'une vision écosystémique sur l'ensemble de la zone maritime [Manche - sud de la Mer du Nord] pour permettre l'établissement d'un plan de gestion durable des ressources marines. C'est dans cette optique que ce travail de thèse a été entrepris. L'objectif principal de ce travail était de comprendre et d'évaluer dans quelle mesure la diversité (spécifique : richesse spécifique, abondance et biomasse et fonctionnelle : mode de bioturbation, guilde trophique, fonctionnement trophique) d'une communauté pouvait influencer le fonctionnement du système auquel il appartient.

- Les sédiments : acteurs des cycles biogéochimiques globaux

Dans l'étude des cycles biogéochimiques, à l'échelle globale, les zones côtières jouent un rôle primordial et les sédiments sont le siège du recyclage de la matière organique (Gattuso et al. 1998 ; Gazeau et al. 2004). Les processus de minéralisation benthique (oxydation du carbone sédimentaire) ont lieu sous l'action de micro-, méio- et macro-organismes benthiques et se caractérisent par des échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment. L'intensité de ces réactions est fortement dépendante des bactéries aérobies/anaérobies, de la disponibilité de l'oxygène (Timmermann et al. 2006) et de la distribution de la matière organique liée à l'hydrodynamisme et aux activités de la macrofaune (bioturbation, bioirrigation et activités de nutrition). Les organismes benthiques sont donc des acteurs incontestables dans les cycles biogéochimiques globaux (Gilbert et al. 2003 b) et dans le fonctionnement du système qu'ils composent. Mon travail a donc eu pour but d'identifier le rôle de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes (flux d'oxygène et d'ammonium) et de matière organique (isotopes stables) à l'interface eau-sédiment.

- Les communautés macrobenthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la Mer du Nord.

La description des assemblages macrobenthiques à l'échelle de la Manche a débuté à la fin des années 1950 (Holme, 1961, 1966) et les données disponibles sur ce domaine

benthique ne cessent de croitre depuis les années 1970. Les travaux de Holme et de Cabioch (1968) ont fondé les bases de la connaissance des communautés benthiques subtidales présentes en Manche. La situation hydrodynamique régnant en Manche entraîne une structure sédimentaire complexe mais organisée en « **unités distinctes** » selon un gradient biosédimentaire généralement du large vers la côte. Etant fortement dépendante de la nature et de la texture des sédiments, il existe donc un gradient de la communauté des cailloutis (localisée au centre de la Manche orientale) vers celle des graviers et des sables plus ou moins envasés (prés des côtes).

Deux études récentes (Foveau, 2009 ; Garcia, 2010) ont permis de dresser un nouvel état des lieux de la distribution des communautés macrobenthiques à méso-échelle (analyse sédimentaire, bionomique avec une comparaison aux données historiques) et de leur fonctionnement (modèles de réseaux trophiques avec une analyse des traits biologiques benthiques). La première étude (Foveau, 2009) a mis en évidence une certaine pérennité (spatiale et qualitative) entre les données historiques et les données actuelles pour plusieurs assemblages benthiques et la seconde (Garcia, 2010) a souligné que l'organisation trophique des communautés benthiques les plus étendues était également pérenne dans le temps.

Pour cette étude, nous nous sommes intéressés à un autre type d'approche fonctionnelle : la biogéochimie des sédiments superficiels [échanges de substances dissoutes (oxygène et ammonium)] au sein de deux communautés benthiques majeures rencontrées en Manche : la communauté des sables fins à *Abra alba* et la communauté des graviers plus ou moins ensablés ou des cailloutis à *Ophiothrix fragilis*. Cette approche a également été complétée par une étude précise du fonctionnement trophique de ces deux communautés.

A l'échelle de la Manche Orientale et du sud de la Mer du Nord, les communautés des cailloutis ou des graviers plus ou moins ensablés à *O. fragilis* sont caractérisées par de faibles valeurs de biomasse (14,96 ± 0,20 g PSLC m^{-2} en moyenne au cours de cette étude sauf lorsque l'on observe la présence de patchs d'*O. fragilis*) mais elles s'étendent respectivement sur 26 348 km^2 (66,9 % de la surface totale de la Manche orientale et du sud de la Mer du Nord) et 7242 km^2 (18,4 %). La communauté des sables fins à *A. alba* présente de fortes biomasses (entre 61,14 ± 86,12 g PSLC m^{-2} et 83,41 ± 84,52 g PSLC m^{-2}) mais couvre une faible superficie (2458 km^2 ; 6,2 %). Le reste de la Manche orientale et du sud de la mer du Nord est occupé par la communauté des sables fins à moyens propres à *Ophelia borealis* (2513 km^2 ; 6,4 %) et par la communauté de la gravelle à *Amphioxus lanceolatus* (813 km^2 ; 2,1 % ; Carpentier et al. 2009).

Au regard de la superficie occupée par les deux communautés cibles, nous avons défini quatre sites d'études (deux sites à *A. alba* : Baie de Seine et sud de la Mer du Nord et deux sites à *O. fragilis* : Baie de Seine et Détroit du Pas de Calais) qui présentaient des caractéristiques contrastées en terme d'hydrodynamisme (Détroit du Pas de Calais, Baie de Seine), de types sédimentaires (cailloutis ; graviers, sables fins) et d'apports de matière organiques [mélange de matière organique d'origine terrestre et marine près des fleuves comme la Seine); matière organique plutôt d'origine marine au sud de la Mer du Nord…] afin d'avoir une vue d'ensemble du fonctionnement biogéochimique et trophique des sédiments superficiels de ces deux communautés présentes en Manche orientale et au sud de la Mer du Nord.

L'objectif principal de cette étude a donc été d'évaluer le fonctionnement métabolique (via la mesure des flux à l'interface eau-sédiment) et trophique (via l'utilisation des isotopes stables) de deux communautés benthiques : communauté à *A. alba* et à *O. fragilis* présentes en Manche.

Les méthodes employées au cours de ce travail permettent de prendre en considération les différents descripteurs :

- Sédimentaires : texture et nature du sédiment
- Chimiques : flux d'oxygène, d'ammonium
- Biologiques : macrofaune (Mode de bioturbation, fonctionnement trophique)
- Abiotiques : température
- Biotiques : quantité et qualité de la matière organique

Ces descripteurs, faisant appel à des disciplines différentes mais complémentaires (études de flux et des isotopes stables), permettent d'étudier plus précisément le rôle des communautés macrobenthiques dans les échanges de substances dissoutes et donnent des indices sur la réponse de ces mêmes communautés aux perturbations de leur habitat.

Les réponses majeures apportées par ce travail et présentées par la suite concernent le rôle des facteurs abiotiques et de la macrofaune sur les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment. Enfin, sur la base des données acquises dans ce travail et de celles issues de la littérature, une estimation annuelle des échanges de carbone à l'interface eau-sédiment a pu être proposée à l'échelle de la Manche orientale et au sud de la Mer du Nord.

Variabilités spatiale et temporelle liées aux paramètres abiotiques

De nombreuses études ont permis de mettre en évidence une variabilité spatiale des flux dans des sites contrastés, au sein du domaine côtier. Plusieurs auteurs ont ainsi mis en évidence des relations entre la variabilité des échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment et différents facteurs abiotiques dont**: la qualité/quantité de la matière organique liée à la texture/nature du sédiment et la température**.

- Sédiment grossiers perméables/sédiment fins semi-perméables

L'intensité des processus de minéralisation est liée à la granulométrie et à la porosité des sédiments (Forja et al. 1994 ; Rysgaard et al. 1995 ; Sundbäck et al. 2000). Les processus de minéralisation sont liés au caractère cohésif (sables très riche en vase), semi perméable (sables avec un faible pourcentage de vase) ou perméable (graviers et cailloutis) des sédiments.

Au cours de cette étude, nous avons fait le choix d'étudier deux communautés présentant des caractéristiques sédimentaires contrastées (granulométrie/porosité) afin d'avoir une idée des différences d'intensité des processus de minéralisation. La granulométrie grossière des communautés à *O. fragilis* de cette étude favorise la circulation de l'eau interstitielle, limite l'accumulation de matière organique, permet une plus grande pénétration de l'oxygène (2,5 à 4 cm de profondeur ; dominance des processus aérobies ; Holmer, 1999 ; Huettel & Rush, 2000 ; Dauwe et al. 2001) et induit de faibles échanges d'oxygène et d'ammonium à l'interface eau-sédiment (flux diffusifs : 38 à 160 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ pour O_2 et 1 à 42 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ pour NH_4^+). Néanmoins, la technique d'incubation employée au cours de cette étude ne permet pas de tenir compte du renouvellement de l'eau interstitielle et peut donc sous estimer les échanges à l'interface eau-sédiment (Franco et al. 2011). Les sables plus ou moins envasés de la communauté à *A. alba* favorisent l'accumulation de matière organique ; Il est probable que les flux d'oxygène et d'ammonium légèrement plus élevés (flux diffusifs : 61 à 490 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ pour O_2 et 4 à 146 $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$ pour NH_4^+) que pour des sédiments grossiers soient le reflet d'une réoxydation des produits réduits lors de la minéralisation anaérobie (Soetaert et al. 1996 ; Rabouille et al. 2003).

- Caractérisation de la matière organique par analyse isotopique et influence sur les flux diffusifs

Les zones côtières sont le siège d'apports intenses de matière organique particulaire et de composés dissous. Ces apports permettent une forte production dans la colonne d'eau qui se traduit par une sédimentation intense et particulièrement riche en matière organique. Or, la quantité de matière organique dans les sédiments superficiels est un paramètre important de régulation de l'intensité de la minéralisation benthique (Froelich et al. 1979 ; Archer & Devol, 1992 ; Denis, 1999) et les flux diffusifs réagissent à ces changements de qualité et de quantité de matière organique.

L'approche employée dans cette étude a été de coupler les flux de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment et les analyses isotopiques de la matière organique particulaire en suspension (MOP) et de la matière organique sédimentaire (MOS). Les analyses isotopiques ont ainsi permis de définir l'origine, la qualité de la MOP, de la MOS et ainsi d' observer les répercutions des caractéristiques de cette matière organique sur les flux diffusifs observés au sein des communautés étudiées. La MOP est essentiellement marine, principalement constituée de phytoplancton et aucune évolution temporelle n'a été observée au sein des sites. Pour la MOS, l'analyse isotopique a permis de souligner la présence de matière organique réfractaire en hiver. La faible production liée à cette période a entrainé un recyclage très important de la matière organique caractérisé par de faibles flux diffusifs (Forster, 1996 ; Holmer, 1999 ; Huettel & Rush, 2000 ; Dauwe et al. 2001) sur les quatre sites. En été, l'apport de matière organique fraîche et labile qui semble être liée a un fort développement phytoplanctonique printanier (bloom de *Phaeocystis globosa* plus intense et plus marqué le long de la Côte d'Opale qu'en Baie de Seine) entraîne une intensification du métabolisme bactérien (flux diffusifs élevés, Van Duyl et al. 1993). Cette relation entre les flux à l'interface eau-sédiment et les apports de matière organique liés à la sénescence du développement phytoplanctonique printanier a également été observée par de nombreux auteurs (Joint & Pomroy, 1993 ; Boon et al. 1998 ; Trimmer et al. 1999 ; Grenz et al. 2000 ; Thouzeau et al. 2007) dans les sédiments superficiels subtidaux (Boon et al. 1998), intertidaux vaseux (Desroy & Denis, 2004 ; Spilmont et al. 2009) et sableux (Spilmont et al. 2005, 2009).

- Suppression des effets liés aux variations de température

Dans les écosystèmes côtiers peu profonds, la température de l'eau peut varier avec des amplitudes proches de celles de l'air. Plusieurs études ont ainsi démontré une corrélation significative entre les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment et la température : les valeurs plus élevées de température en période estivale sont à l'origine de flux importants enregistrés sur différentes compositions sédimentaires (Blackburn & Henriksen, 1983 ; Kristensen, 1993 ; Cowan et al. 1996 ; Denis, 1999 ; Forja et al. 2004).

Une élévation de température (de 5°C à 18°C) entre la période hivernale et estivale sur les communautés à *A. alba* et à *O. fragilis* étudiées a donc partiellement intensifié les échanges d'oxygène et d'ammonium à l'interface eau-sédiment comme cela a pu être observé par Dedieu et al. (2007) dans la lagune de Thau.

Il est reconnu dans la bibliographie qu'un certain nombre de paramètres biogéochimiques, chimiques et biologiques sont dépendants de la température. La température agit sur les processus de dissolution de certaines substances chimiques, sur l'efficacité des bactéries (température optimale de fonctionnement ; Hartwig, 1978 ; Grant, 1986 ; MacIntyre & Cullen, 1995) et sur l'activité physiologique des organismes. Afin de gommer les effets précédemment cités, les flux métaboliques sont généralement recalculés à une température moyenne annuelle grâce au facteur $\mathbf{Q_{10}}$. Ce coefficient correspond au rapport d'une activité mesurée pour une température (T°C) sur la même activité mesurée à une température inférieure de 10°C (T-10°C). Selon Thamdrup et al. (1998), le Q_{10} pour la respiration aérobie dans les sédiments côtiers tempérés (Baie d'Aarhus, Danemark) est fixé à 2,5. Au cours de ce travail, les flux totaux et diffusifs d'oxygène et d'ammonium ont pu être réajustés et les flux d'irrigation liés aux activités alimentaires ou de bioturbation de la macrofaune ont pu être estimés au plus prés de la réalité.

- Les interactions entre le milieu et sa biocénose : lien entre diversité (spécifique/fonctionnelle) et fonctionnement de l'écosystème

Les facteurs abiotiques sont en partie responsables des variations temporelles et spatiales du fonctionnement des communautés benthiques à *A. alba* et à *O. fragilis* de Manche orientale et du sud de la Mer du Nord. En effet, malgré l'importance de ces paramètres, l'utilisation (guilde trophique) et la redistribution (bioturbation, bioirrigation) de la matière organique par la macrofaune peut modifier les voies métaboliques et l'intensité des processus

de minéralisation des sédiments superficiels (Aller, 1978; Kristensen, 1985; Rasmussen & Jørgensen, 1992). Les premières études portant sur la biodiversité fonctionnelle ont principalement été réalisées au sein de **mésocosmes contrôlés** dans lesquels le faible nombre d'espèces et de groupes fonctionnels introduits ne permet pas d'appliquer les résultats obtenus à un écosystème naturel (Mermillod-Blondin et al. 2005).

Dans ce contexte, il a été fait le choix d'étudier des communautés benthiques **dans leur totalité,** prélevées ***in situ*** (sans modification de sa richesse spécifique), **sans effet perturbateur** (suppression lors des calculs de flux des variabilités temporelles liées à la température et à l'apport de matière organique) afin d'avoir une estimation réaliste de l'influence des groupes fonctionnels et des paramètres spécifiques (abondance, biomasse, …) sur les échanges d'oxygène et d'ammonium à l'interface eau-sédiment.

Les flux d'irrigation d'oxygène et d'ammonium sont corrélés de façon positive et linéaire à certains paramètres faunistiques naturels (la richesse spécifique et la biomasse) et un mode de bioturbation (Biodiffuseur). Les biodiffuseurs à galeries et les déposivores de surface présentent également une corrélation avec les flux d'irrigation d'oxygène. L'augmentation des flux d'irrigation est donc liée au degré élevé de représentativité des paramètres précédemment cités. Cette relation conforte l'hypothèse de **diversité-stabilité de Mc Arthur** (1955) qui précise que chaque espèce joue un rôle unique dans le fonctionnement de l'écosystème et que plus l'écosystème compte d'espèces, plus il est stable (**chapitre 1**).

Néanmoins, lorsqu'on se focalise sur les valeurs faunistiques les plus faibles (les espèces les moins bien représentées en termes d'abondance ou de biomasse), aucune relation linéaire n'apparait et ce sont les hypothèses de **rivet pop** (Ehrlich & Ehrlich, 1981) **et d'idiosyncrasie** (Lawton, 1994) qui se vérifient. Ces hypothèses suggèrent un « **effet seuil** » pour chaque guilde trophique, chaque mode de bioturbation. Dans ce cas, les paramètres faunistiques et la diversité et la fonctionnalité de l'écosystème peuvent être liés de façon indéterminée et stochastique. La variabilité des flux d'irrigation observée sur les sites étudiés peut être due à la présence de différentes espèces numériquement dominantes ou suffisamment bien représentées: ***Owenia fusiformis*** en Baie de Seine, ***Ensis directus*** au sud de la Mer du Nord et ***Ophiothrix fragilis*** en Baie de Seine et dans le détroit du Pas de Calais. Cette observation renforce l'idée d'un « **effet seuil »** de chaque guilde trophique sur les flux d'irrigation.

De plus, l'analyse isotopique du régime alimentaire de six espèces dominantes des communautés à *A. alba* et à *O. fragilis* présentes en Manche a permis de démontrer que les organismes benthiques de ces deux communautés assimilent le même type de matière

organique et que le fonctionnement trophique est donc similaire au sein de ces deux communautés [régime alimentaire mixte (MOS et MOP) en hiver et exclusif (MOS) en été].

La confrontation de ces trois hypothèses ne permet pas d'établir des règles simples de fonctionnement pour les communautés à *A. alba* et à *O. fragilis* présentes en Manche. Les hypothèses de **rivet pop** et d'**idiosyncrasie** observées sont d'ailleurs confortées par le fait que pour des valeurs très faibles des paramètres faunistiques (sédiments grossiers à *O. fragilis*), les flux d'irrigation soient très élevés. Cela suggère une participation active d'autres compartiments biologiques tels que les bactéries et la méiofaune (Aller, 1998 ; Wenzhöfer & Glud, 2004 ; Danovaro & Pusceddu, 2007 ; Franco et al. 2010). La mesure de leur participation devient indispensable à l'interprétation du fonctionnement total de l'écosystème. Les premières estimations du taux de participation de ces deux compartiments dans les échanges de substances dissoutes sont relativement récentes [bactéries (Aller, 1998 ; Wenzhöfer & Glud, 2004) ; meiofaune (Van Oevelen et al. 2006 ; Sommer et al. 2007 ; Franco et al. 2010)] et peu de données sont encore disponibles. L'absence de ces informations pour notre étude peut donc expliquer la difficulté rencontrée à établir des règles uniques de fonctionnement.

Cycle du carbone : Bilan à grande échelle

Grâce aux données de cette étude, complétées par celles de Denis & Desroy (2008), nous avons calculé une estimation des échanges annuels de carbone à l'interface eau-sédiment au sein des sites étudiés et transposer ces résultats à l'échelle de la Manche orientale et du sud de la Mer du Nord. Néanmoins, il convient de souligner que les bilans effectués à grande échelle masquent souvent de fortes disparités à petite échelle. Les données issues de ce travail sont basées sur quatre sites et quatre réplicats par saison qui présentent parfois une forte variabilité inter-réplicats. Il est donc très difficile de pouvoir extrapoler avec certitude ces données à grande échelle, mais cela permet toutefois d'avoir une première vision du bilan globale du cycle du carbone au sein du système de la Manche orientale et le sud de la Mer du Nord.

Le bilan global montre que la respiration benthique traduite en terme de carbone consommé (Soetaert et al. 1996 ; Etcheber et al. 1999 ; Accornero et al. 2003 ; Denis & Grenz, 2003) représente environ 40 % de la production primaire pélagique de Manche orientale et sud de la Mer du Nord (Quisthoudt, 1987 ; Hoch, 1995 ; Cugier, 1999). Les

communautés des cailloutis et des graviers plus ou moins ensablés à *O. fragilis* assurent une part non négligeable (35%) de ce recyclage.

Malgré des taux de minéralisation plus faibles au sein de la communauté à *O. fragilis* (en comparaison à ceux de la communauté à *A. alba*), la superficie occupée par cette communauté ainsi que le fort taux de renouvellement de l'eau interstitielle qui alimente sans cesse les transformations biogéochimiques au sein de ces sédiments (Huettel & Rush, 2000 ; Janssen et al. 2005) suggèrent une participation importante de cette dernière au recyclage du carbone.

Ces estimations de bilan de carbone soulignent le rôle fondamental joué par les sédiments, aux travers des flux à l'interface eau-sédiment, dans les cycles biogéochimiques de Manche orientale et du sud de la Mer du Nord. La part active de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment n'est plus à démontrer, mais les mécanismes selon lesquels la biodiversité de la macrofaune benthique affecte le fonctionnement des écosystèmes subtidaux restent à approfondir. Il serait intéressant d'étudier plus précisément l'éthologie de certaines espèces numériquement dominantes des deux communautés à *A. alba* et *O. fragilis* (*Owenia fusiformis, Ensis directus, Pectinaria koreni* et *Ophiothrix fragilis* par exemple) afin d'avoir plus d'informations sur leurs rôles dans les processus de minéralisation de la matière organique.

Perspectives de Recherche

Ce travail a permis de mettre en évidence l'importance de la macrofaune dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment. Cette étude valide l'approche fonctionnelle pour l'étude de la bioturbation, de la bioirrigation, du mode de nutrition et ses effets sur les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment et les résultats obtenus peuvent servir à l'élaboration et à la validation de modèles théoriques sur le rôle de la diversité fonctionnelle (groupes fonctionnels : guilde trophique et mode de bioturbation) dans le fonctionnement biogéochimique d'un écosystème.

Toutefois, il reste plusieurs questionnements scientifiques en ce qui concerne l'influence de la macrofaune sur les processus biogéochimiques des sédiments superficiels.

Fiabilité des données

La question première que l'on peut se poser concerne la fiabilité des données obtenues au cours de cette étude. La méthode d'étude utilisée, le type de sédiment analysé et l'absence de données sur certains compartiments benthiques peuvent sous-estimer les valeurs de flux mesurées au cours de ce travail.

- *Echantillonnage de la macrofaune*

L'utilisation d'un carotier Reinech au niveau de la station d'Antifer (ARO1) peut être responsable sur certain échantillonnage d'une sous-estimation de la macrofaune (endofaune et épifaune) présente sur ce site. En effet, l'utilisation de certains engins de prélèvement peut influencer la quantité d'ophiures relevées sur un site : par exemple, l'utilisation de la benne Hamon a tendance à sous-estimer les densités d'ophiures en comparaison à la benne Smith McIntyre et au carottier Reinech (Lozach et al. 2011).

- *Sous-estimation des flux totaux*

La technique d'incubation de carottes sédimentaires est une des méthodes les plus employées pour l'estimation des échanges de composés dissous à l'interface eau-sédiment. (Boon et al. 1999 ; Denis, 1999 ; Denis et al. 2001 ; Grenz et al. 2003 ; Rabouille et al. 2003). Cette méthode isole un volume de sédiment du forçage hydrodynamique ambiant (courants et vagues) et donc ignore complètement les flux advectifs qui sont reconnus pour avoir un effet significatif sur les flux de solutés à l'interface eau-sédiment (Jørgensen & DesMarais, 1990 ; Huettel & Webster, 2001). L'ensemble des échanges de substances dissoutes (flux totaux) qui correspond à la somme des flux diffusifs, advectifs et d'irrigation peuvent donc être sous-estimés par rapport au milieu naturel. Cette constatation est d'autant plus vraie pour les sédiments perméables. Dans ces sédiments, le transport advectif peut agir sur le renouvellement de l'eau interstitielle et augmenter (d'un facteur 1,38 à 3 ; Ehrenhauss & Huettel, 2004; Janssen et al. 2005) l'absorption de l'oxygène par les sédiments : c'est **l'effet de pompage** (Rusch et al. 2000). Les données de flux issues de cette étude sont donc probablement sous-estimées, en particulier au sein de la communauté à *O. fragilis*.

Une mesure de ces flux advectifs permettrait donc d'avoir une estimation nettement plus précise des flux d'irrigation. Cependant, aujourd'hui, aucune méthode fiable ne permet de mesurer ces flux : la « eddy-correlation method » (Berg et al. 2003, décrite dans le chapitre 2) dont les mesures en milieu aquatique sont récentes, n'est pas encore très fiable en milieu marin.

- *Rôle des autres compartiments benthiques*

Lors de cette étude, il a été souligné le rôle important que pouvaient avoir les communautés bactériennes et la méiofaune sur les processus écosystèmiques. En effet, les flux d'irrigation calculés étaient parfois très élevés malgré une abondance et une biomasse faibles des organismes macrobenthiques. Cependant, les connaissances sur la contribution de la méiofaune et des bactéries aux processus benthiques sont faiblement documentées par rapport au compartiment macrobenthique. Pour les bactéries, quelques études ont montré qu'il existe une relation positive et significative entre les paramètres microbiens (abondance, diversité, présence dans les tubes d'annélides…) et les flux métaboliques (Aller, 1998 ; Wenzhöfer & Glud, 2004 ; Danovaro & Pusceddu, 2007 ; Rauch & Denis, 2008). Pour la méiofaune, les quelques données dont nous disposons indiquent un taux de participation au recyclage du carbone allant de 1 % à 36,6 % (Van Oevelen et al. 2006 ; Sommer et al. 2007). Franco et al. (2010), ont estimé la biomasse et les taux de respiration des bactéries, des nématodes et du macrobenthos afin de séparer la contribution de ces trois compartiments benthiques aux flux d'oxygène. Ils ont montré un rôle non négligeable des nématodes dans les sédiments riches en particules fines et une dominance de la respiration bactérienne dans les sédiments perméables. Cela confirme qu'une détermination précise de la biomasse et des taux de respiration bactériens et méiofaunistiques favoriserait la compréhension des flux d'irrigation et permettrait d'avoir une idée plus précise des effets exclusivement liés à la macrofaune benthique.

De plus, les mesures de flux sont effectuées à l'obscurité afin d'éviter toute production photosynthétique. En phase obscure, le microphytobenthos consomme de l'oxygène et relargue ainsi des sels nutritifs dans la colonne d'eau (hétérotrophie). A l'inverse, en phase d'éclairement, la photosynthèse réalisée par ces organismes entraîne une production d'oxygène et une consommation de nutriments (autotrophie). Au cours de mes expériences, l'oxygène préalablement produite par le microphytobenthos en phase claire peut modifier certaines réactions d'oxydo-réduction qui ont lieu dans le sédiment (ammonification, nitrification…) et donc influencer les flux de sels nutritifs pendant la phase obscure (Sundback et al. 1991). Il serait donc intéressant, lors d'une prochaine étude, de réaliser au sein des carottes sédimentaires incubées des mesures de flux et de chlorophylle a, à la fois en phase d'éclairement et en phase obscure. Cela permettrait d'avoir une idée du rôle du microphytobenthos dans les échanges de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment.

Interaction entre les espèces et leurs biotopes

D'importantes interrogations demeurent en ce qui concerne les interactions entre les espèces (interspécifique et intraspécifique) ainsi qu'entre les espèces et leurs biotopes. Une étude précise du fonctionnement trophique, du transfert des particules sédimentaires en complément au transfert des particules dissoutes et des interactions entre les espèces apporterait des informations supplémentaires à l'étude du rôle de la macrofaune sur les flux métaboliques à l'interface eau-sédiment.

- *Etude du fonctionnement trophique*

Les analyses isotopiques ont permis d'avoir une première idée des processus de transfert de la matière organique de la colonne d'eau vers le sédiment à travers le régime alimentaire des espèces. En effet, le faible nombre d'espèces analysées, l'absence des analyses d'acides gras et des compositions isotopiques du phytoplancton et du microphytobenthos n'a pas permis d'avoir une vision précise du régime alimentaire de chaque espèce. L'évaluation précise de la contribution de chaque espèce au transfert de matière organique au sein des sédiments superficiels a donc été impossible. Les techniques d'isotopes stables et d'acides gras sont complémentaires (Pasquaud et al. 2007) et cette approche trophique est primordiale pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes.

- *Transfert de particules sédimentaires*

Au vu des résultats de cette étude, l'impact de la macrofaune sur les flux dissous à l'interface eau-sédiment est indiscutable. Néanmoins, par sa seule présence comme par son activité de bioturbation, la macrofaune peut également agir sur les flux particulaires. Les espèces benthiques dites ingénieurs peuvent influencer le transfert de matière organique en suspension entre le compartiment benthique et pélagique (Eckman, 1983 ; Boudreau & Jorgensen, 2001 ; Murray et al. 2002 ; Schwindt et al. 2004). La série d'expériences réalisées en canal à courant sur le couteau américain *Ensis directus* n'a pas permis de mettre en évidence un rôle significatif de cette espèce dans la dynamique sédimentaire de l'interface eau-sédiment à petite échelle de temps et d'espace. Une certaine stabilité du sédiment a été observée à une vitesse constante de 15 $cm.s^{-1}$ avec des individus de petite taille et des densités plus faibles que dans le milieu naturel. Il sera nécessaire de réitérer ces expériences avec des individus de plus grande taille et de plus fortes densités afin de voir s'il existe un lien entre la taille, la densité et le phénomène d'érodabilité du sédiment. Par la suite, ce même type

d'expérimentation pourra être réalisé sur d'autres espèces clefs des deux communautés benthiques étudiées tels que *O. fusiformis, P. koreni, A. alba* et *O. fragilis*

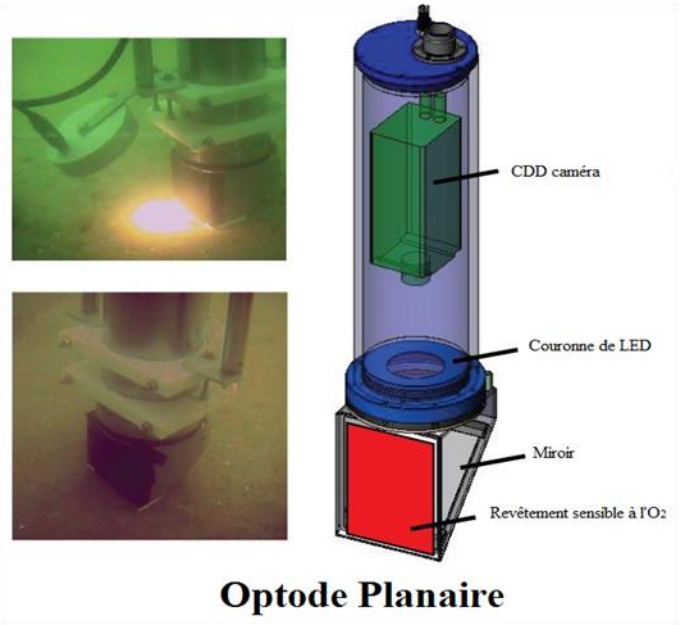
- *Interaction intraspécifique et interspécifique*

Le fait de travailler sur les groupes fonctionnels (mode de bioturbation et guilde trophique) des communautés étudiées dans leur état naturel permet de prendre en compte les interactions qui peuvent exister entre les espèces. Néanmoins, ces interactions ne sont pas facilement explicables car la variabilité intra-spécifique (structure de population, traits de vie) des espèces peut venir modifier ces interactions (Gilbert et al. 2003 b). Les groupes fonctionnels utilisés dans ce travail sont basés sur le remaniement sédimentaire réalisé par la macrofaune benthique [biodiffuseur, biodiffuseur à galeries, convoyeurs, convoyeurs inverses, régénérateurs (Gardner et al. 1987 ; Gérino, 1992 ; François et al. 1997 ; François et al. 1999 ; Gérino et al. 2003 ; Michaud et al. 2005)]. Michaud (2006) a montré que l'utilisation de groupe fonctionnel basé uniquement sur le remaniement sédimentaire n'était pas suffisante pour analyser les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment. Elle précise que les différentes profondeurs d'enfouissement des organismes d'un même groupe fonctionnel peuvent avoir des conséquences non négligeables sur l'intensité des flux biogéochimiques et qu'il est donc préférable de prendre en considération les profondeurs d'enfouissement, les structures biogènes et les modes d'irrigation de chaque espèce pour ce genre d'études. Pour cela, de nouvelles technologies d'imagerie benthique ont été développées:

- les « **Optodes Planaires** » (Glud et al. 1996 ; Dauwe et al. 2001 ; Zhu et al. 2006 ; Billerbeck et al. 2007) : modules qui permettent l'exploration *in situ* de la dynamique de l'oxygène à la surface des sédiments. La distribution de l'oxygène dans les sédiments est enregistrée en 2D avec une résolution temporelle élevée donnant un aperçu de l'hétérogénéité spatiale et son évolution au fil du temps (Figure V.I).
- le « **Sediment Profile Imagery (SPI)** » (Nilsson & Rosenberg, 2000) : technique sous-marine qui photographie l'interface eau-sédiment et permet de mesurer ou d'estimer les processus physiques (taille des grains, rugosité, perméabilité…), chimiques (profondeur d'oxydo-réduction…), biologiques (types de tubes, densité, matière fécales …) qui se produisent au niveau de l'interface eau-sédiment (Figure V.II).
- la « **Tomodensitométrie Axiale** « (CAT-SCANNER ; Crémer et al. 2000 ; de Montety et al. 2003 ; Mermillod-Blondin et al. 2003 ; Michaud et al. 2003 ; Dufour et al.

2005) : Les carottes prélevées sont radiographiées à l'aide d'un Scanner afin de mettre en évidence les structures biogènes présentes dans la colonne sédimentaire (Figure V.III).

Ces technologies peuvent être utilisées afin de caractériser précisément l'effet des interactions sur la géométrie, le volume, la surface, la distance entre les structures biogènes des organismes benthiques et leurs conséquences sur la dynamique des solutés à l'interface eau-sédiment. Ces méthodes sont particulièrement efficaces dans les sédiments fins notamment pour les SPI. Pour les sédiments grossiers, types cailloutis, ces techniques sont peu utilisables et seules les chambres benthiques permettent actuellement d'avoir des données de flux sur ce type de sédiment.



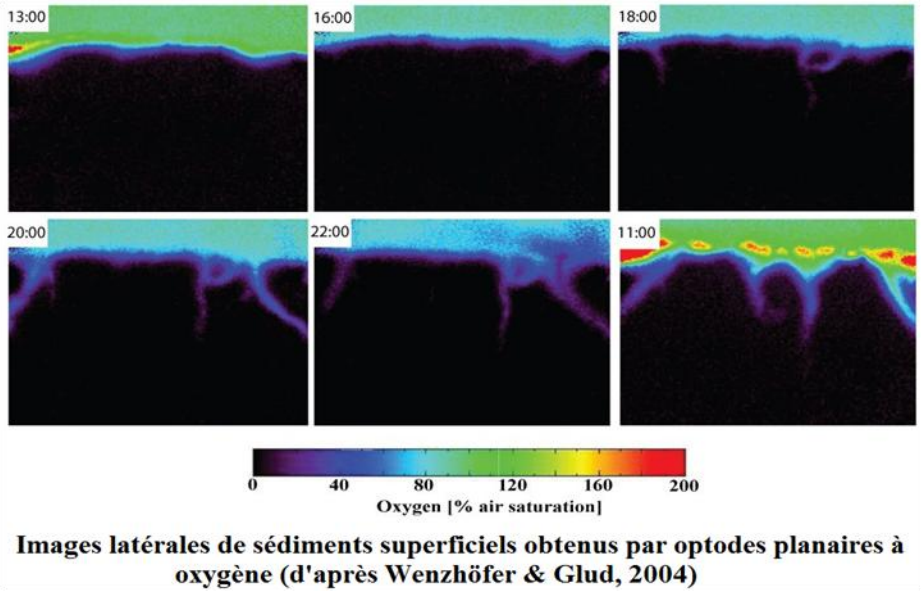
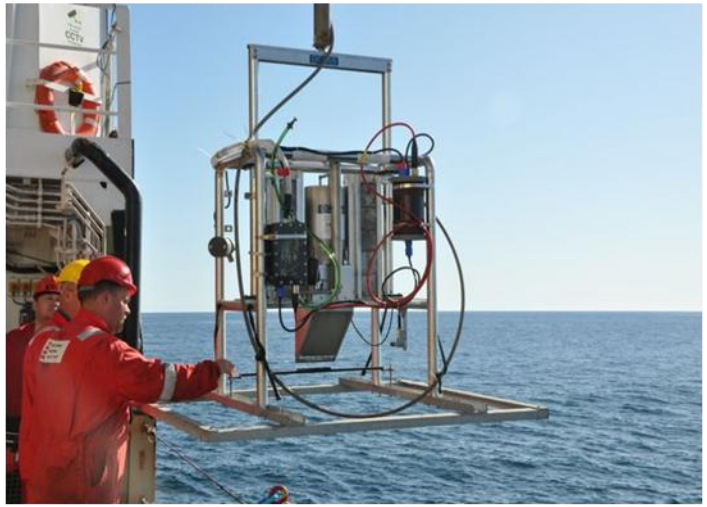


Figure V.I : Technique des Optodes Planaires



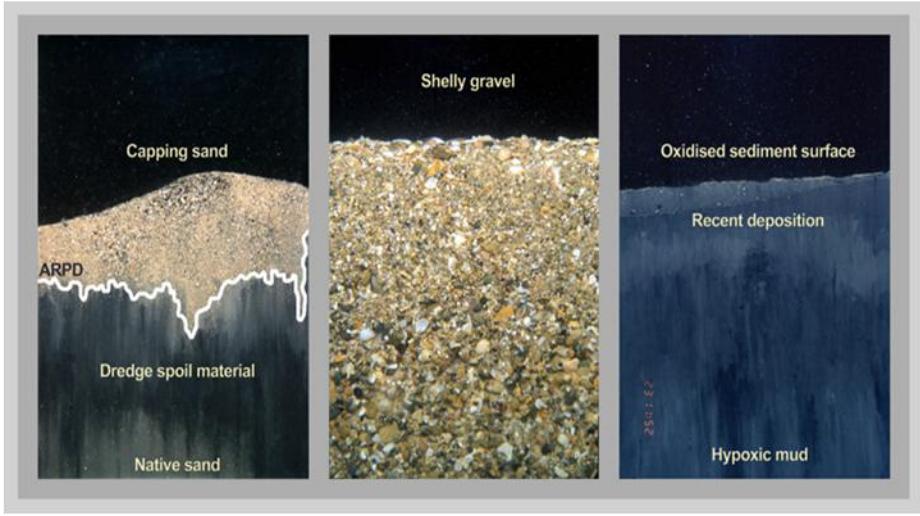


Figure V.II : Technique des SPI (Sediment Profile Imagery)

<u>Figure V.III :</u> Technique de la Tomodensitométrie Axiale

Bibliographie

Bibliographie

a

- **Abreu PC, Ballester ELC, Odebrecht C, Wasielesky WJ, Cavalli RO, Graneli W, Anesion AM (2007)** Importance of biofilm as food source for shrimp (*Farfantepenaeus paulensis*) evaluated by stable isotopes ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **347**: 88 – 96.
- **Accornero A, Picon P, de Bovée F, Charrière B, Buscail R (2003)** Organic carbon budget at.the sediment-water interface on the Gulf of Lions continental margin. *Continental Shelf Research* **23**: 79 – 92.
- **Agoumi A, Enderlé MJ, Gras RA (1983)** Modélisation du régime thermique de la Manche. *Oceanologica Acta* **6**: 396 – 406.
- **Alfaro AC, Thomas F, Sergent L, Duxbury M (2006)** Identification of trophic interactions within an estuarine food web (northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **70**: 271 – 286.
- **Alizier S (2005)** Evolution spatio-temporelle de l'épifaune vagile et de l'endofaune du peuplement des cailloutis à épibiose sessile dans le Détroit du Pas de Calais. *Diplôme supérieur de Recherche, Université de Lille 1, Villeneuve d'Ascq.* **99** p.
- **Alizier S (2011)** Echelles spatio-temporelles d'observation des relations macrobenthos - sediments: organisation et changements à long terme (1988-2009) des communuatés benthiques subtidales de la partie orientale de la baie de Seine.*Thèse de Doctorat, Université de Lille 1, Villeneuve d'Ascq.* **191** p + annexes.
- **Allen JR (1998)** Suspension feeding in the brittle-star *Ophiothrix fragilis* efficiency of particle retention and implications for the use of encounter-rate models. *Marine Biology* **132**: 383 – 390.
- **Aller RC (1977)** The influence of macrobenthos on chemical diagenesis of marine sediments. *Thèse de Doctorat, Université de Yale, New haven*. **600** p.
- **Aller RC (1978)** The effects of animal-sediment interactions on geochemical processes near the sediment-water interface. In: Wiley ML (eds) *Estuarine interaction*. Academic, **157 – 172** pp.
- **Aller RC (1980)** Quantifying solute distributions in the bioturbated zone of marine sediments by defining an average microenvironment. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **44**: 1955 – 1965.
- **Aller RC (1983)** The importance of diffusive permeability of animal burrow lining in determining marine sediments chemistry. *Journal of Marine Research* **41**: 299 – 322.
- **Aller RC, Aller JY (1992)** Meiofauna and solute transport in marine muds. *Limnology and Oceanography* **37**: 1018 – 1033.

Aller RC (1994) Bioturbation and remineralization of sedimentary organic matter: effects of redox oscillation. *Chemical Geology* **114**: 331 – 345.

Aller RC (1998) Mobile deltaic and continental shelf muds as suboxic, fluidized bed reactors. *Marine Chemistry* **61**: 143 – 155.

Aller RC, Aller JY (1998) The effect of biogenic irrigation intensity and solute exchange on diagenetic reaction rates in marine sediments. *Journal of Marine Research* **56 (4)**: 905 – 936.

Aller RC, Hall POJ, Rude PD, Aller JY (1998) Biogeochemical heterogeneity and suboxic diagenesis in hemipelagic sediments of the Panama Basin. *Deep-Sea Research* **45**: 133 – 165.

Aller RC (2001) Transport and reactions in the bioirrigated zone. In: Boudreau BP, Jorgensen BB (eds) *The benthic boundary layer: transport processes and biogeochemistry*. University Press Oxford, Oxford, **269 - 301** pp.

Aller RC, Aller JY, Kemp PF (2001) Effects of particle and solute transport on rates and extent of remineralization in bioturbated sediment. In: Aller JY, Woodin SA, Aller RC (eds) *Organism-sediment interactions*. University of South Carolina Press, Columbia, SC, **315 - 333** pp.

Alongi DM (1998) *Coastal Ecosystem processes*. CRC Press, Boca Raton.

Amiart-Triquet C, Dauvin JC (2009) Introduction. In : Amiard-Triquet C, Rainbow PS (eds) *Environmental assessment of estuarine ecosystems : a case study*. CRCPress/Taylor and Francis, London, UK, **Chapitre 1**, **1 – 18** pp.

Aminot A, Chaussepied M (1983) Manuel des analyses chimiques en milieu marin. *Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO)*, Brest, **395** pp.

Andersen FO, Helder W (1987) Comparison of oxygen microgradients, oxygen flux rates and electron transport system activity in coastal marine sediments. *Marine Ecology Progress Series* **37**: 259 – 264.

Andersen LA, Sarmiento JL (1994) Redfield ratios of remineralization determined by nutrient data analysis. *Global Biogeochemical cycles* **8 (1)**: 65 – 80.

Antajan E, Delesmont R, Dewarumez JM, Lefebvre A, Loots C, Luczak C (2011) *Surveillance Ecologique et Halieutique du site de Gravelines. Novembre 2009 – Octobre 2010*. Rapport de l'IFREMER, **148** pp.

Anthony EJ, Héquette A (2007) The grain-size characterization of coastal sand from the Somme estuary to Belgium: sediment sorting processes and mixing in a tide- and storm-dominated setting. *Sedimentary Geology*. **202**: 369 – 382.

Archer D, Devol A (1992) Benthic oxygen fluxes on the Washington shelf and slope: A comparison of in situ microelectrode and chamber flux measurements. *Limnology and Oceanography* **37**: 614 – 629.

Arnosti C, Holmer M (2003) Carbon and continental margin sediment: contrasts between organic matter characteristics and remineralization rates and pathways. *Estuarine,Coastal and Shelf Science* **58**: 197 – 208.

Arts MT, Ackman RG, Holub BJ (2001) "Essential fatty acids" in aquatic ecosystems: a crucial link between diet and human health and evolution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 122 – 137.

Avoine J (1981) L'estuaire de la Seine : sédiments et dynamique sédimentaire. *Thèse de Doctorat, Université de Basse-Normandie, Caen.* **236** p + annexes.

Avoine J, Crevel L (1986) Influence des apports fluviatiles en Baie de Seine. In : Cabioch L (eds) *La Baie de Seine*. Actes de Colloques n°4 IFREMER, Brest, **125 – 133** pp.

Azam F, Fenchel T, Field JG, Gray JS, Meyer-Reil LA, Thingstad F (1983) The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series* **10**: 257 - 263.

B

Bachelet G, de Montaudoin X, Auby I, Labourg PJ (2000) Seasonal changes in macrophyte and macrozoobenthos assemblages in three coastal lagoons under varying degrees of eutophication. *Journal of Marine Science* **57**: 1495 – 1506.

Bailly du Bois P (2000) *Représentation continue des classes granulométriques des sédiments superficiels de la Manche à partir des travaux de Larsonneur (1971).* Rapport IRSN/ DPRE/SERNAT/ 2000-23, **14** pp.

Banta GT, Holmer M, Jensen MH, Kristensen E (1999) Effects of two polychaete worms, *Nereis diversicolor* and *Arenicola marina*, on aerobic and anaerobic decomposition in a sandy marine sediment. *Aquatic Microbial Ecology* **19**: 189 – 204.

Barnay AS (2003) Structure des peuplements de sales fins plus ou moins envasés en Manche : échelles spatiales et biodiversité. *Thèse de Doctorat, Université de Paris VI, Paris.* **143** p + annexes.

Bautista A (2007) Etude des réseaux trophiques aboutissant aux rougets Méditerranéens (Mullus barbatus et M. surmuletus) par l'utilisation des isotopes stables. *Thèse de Doctorat, Université de la Méditerrannée, Marseille.* **156** p.

Beer J, Mende W, Stellmacher R (2000) The role of the sun in climate forcing. *Quaternary Science Review*s **19**: 403 – 415.

Belgrano A, Vincx M, Dewarumez JM, Richard A, Craeymeersch J, Heip C (1990) Recruitment of meroplanktonic larvae in the Southern Bight of the North Sea. *Oceanis* **16 (3)**: 225 – 243.

Bender M, Martin W, Hess J, Sayles F, Ball L, Lambert C (1987) A whole core squeezer for interfacial pore-water sampling. *Limnology and Oceanography* **32**: 1214 – 1225.

Benoist A (2009) Eléments d'adaptation de la méthodologie d'analyse de cycle de vie aux carburants végétaux: Cas de la première génération. *Thèse de Doctorat, Ecole nationale supérieure des mines, Paris.* **207** p + annexes.

Benson BB, Krause Jr D (1984) The concentration and isotopic fractionation of oxygen dissolved in freshwater and seawater in equilibrium with the atmosphere. *Limnology and Oceanography* **29 (3)**: 620 – 632.

Bentley D (1985) Caractéristiques physico-chimiques des eaux du détroit du pas de Calais. *Journal de la Recherche Oceanographique* **10**: 69 – 71.

Berg P, Risgaard-Petersen N, Rysgaard S (1998) Interpretation of measured concentration profiles in sediment pore water. *Limnology and Oceanography* **43**: 1500 – 1510.

Berg P, Rysgaard S, Funch P, Sejr MK (2001) Effects of bioturbation on solutes and solids in marine sediments. *Aquatic Microbial Ecology* **26**: 81 – 94.

Berg P, Røy H, Janssen F, Meyer B, Jørgensen B, Hüettel M, de Beer D (2003) Oxygen uptake by aquatic sediments measured with a novel non-invasive eddy correlation technique. *Marine Ecology Progress Series* **261**: 75 – 83.

Berg P, Glud RN, Hume A, Stahl H, Oguri K, Meyer V, Kitazato H (2009) Eddy correlation measurements of oxygen uptake in deep ocean sediments. *Limnology and Oceanography: Methods* **7**: 576 – 584.

Berge JP, Gouygou JP, Dubacq JP, Durand P (1995) Reassessment of lipid composition of the diatom, *Skeletonema costatum*. *Phytochemistry* **39**: 1017 – 1021.

Berner RA (1980) *Early diagenesis: a theoretical approach*. Princeton Univ. Press, Princeton, **241** pp.

Billen G, Garnier J, Deligne C, Billen C (1999) Estimates of early-industrial inputs to river systems: implications for coastal eutrophication. *The Science of the Total Environment* **243 (244)**: 43 - 52.

Billerbeck M, Røy H, Bosselmann K, Huettel M (2007) Benthic photosynthesis in submerged Wadden Sea intertidal flats. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **71**: 704 – 716.

Blackburn TH, Henriksen K (1983) Nitrogen cycling in different types of sediments from Danish waters. *Limnology and Oceanography* **28**: 477 – 493.

Blackburn TH (1988) Benthic mineralization and bacterial production. In : Blackburn TH, Sorensen J (eds) *Nitrogen cycling in Coastal Marine Environments*. Wiley, New York.

Blackburn TH, Sorensen J (1988) *Nitrogen in coastal marine environments*. Wiley and Sons (eds), **390** pp.

Blanchard M, Heim M, Rozec X, Caisey X (2008) *Cartographie synthétique et analyse des peuplements benthiques sur deux secteurs du littoral français "Manche-Est" et "Loire-Gironde"*. Rapport de l'IFREMER, **111** pp.

Blondel J (1979) *Biogéographie et Ecologie*. Masson (eds), Paris, **173** pp.

Bodineau L, Thoumelin G, Wartel M (1999) Fluxes and seasonal changes in composition of organic matter in the English Channel. *Continental Shelf Research* **19**: 2101 – 2119.

Bonin P (2000) Le cycle de l'azote dans les écosystèmes marins côtiers. *Océanis* **26**: 661 – 686.

Boon AR, Duineveld GCA (1998) Chlorophyll a as a marker for bioturbation and carbon flux in southern and central North Sea sediments. *Marine Ecology Progress Series* **162**: 33 – 43.

Boon AR, Duineveld GCA, Berghuis EM, van der Weele JA (1998) Relationships between benthic activity and the annual phytopigment cycle in near-bottom water and sediments in the southern North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **46**: 1 – 13.

Boon AR, Duineveld G, Kok A (1999) Benthic organic matter supply and metabolism at depositional and non-depositional areas in the North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **49**: 747 – 761.

Bordovskiy OK (1965) Accumulation and transformation of organic substance in marine sediments. *Marine Geology* **3**: 5 – 114.

Boucher G (1997) Diversité spécifique et fonctionnement des écosystèmes: revue des hypothèses et perspectives de recherche en écologie marine. *Vie et Milieu* **47**: 307 – 316.

Boudreau BP (1997) *Diagenetic models and their implementation*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, **415** pp.

Boudreau BP, Jorgensen P (2001) *The Benthic Boundary Layer: transport processes and biogeochemistry*. Oxford Univ. Press, New-York, **390** pp.

Braeckman U, Provoost P, Gribsholt B, van Gansbeke D, Middelburg JJ, Soetaert K, Vincx M, Vanaverbeke J (2010) Role of macrofauna functional traits and density in biogeochemical fluxes and bioturbation. *Marine Ecology Progress Series* **399**: 173 – 186.

Breton E, Brunet C, Sautour B, Brylinski JM (2000) Annual variations of phytoplankton biomass in the Eastern English Channel : comparison by pigment signatures and microscopic counts. *Journal of Planktonic Research* **22**: 1423 – 1440.

Brun E (1969) Aggregation of *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) (Echinodermata: Ophiuroides). *Nytt Magasin for Zoologi* **17**: 153 – 160.

Brunet C, Brylinski JM, Frontier S (1992) Productivity, photosynthetic pigments and hydrology in the coastal front of the Eastern English Channel. *Journal of Plankton Research* **14**: 1541 – 1552.

Brunet C (1994) Analyse des pigments photosynthètiques par hplc: Communautés phytoplanctoniques et productivité primaire en Manche Orientale = Separation of photosynthetic pigments by hplc: phytoplankton communities and primary productivity in the eastern part of the English Channel. *Thèse de Doctorat, Université du Paris VI, Paris.* **364** p.

Brunet C, Brylinski JM, Bodineau L, Thoumelin G, Bentley D, Hilde D (1996) Phytoplankton dynamics during the spring bloom in the South-Eastern English Channel. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **43**: 469 – 483.

Brylinski JM, Dupont JP, Bentley D (1984) Conditions hydrobiologiques au large du Cap Gris-Nez (France): premiers résultats. *Oceanologica Acta* **7**: 315 – 322.

Brylinski JM, Cabioch L, Conti P, Chabert d'Hières G, Dupont JP, Frontier S, Guegueniat P, Lafite R, Lagadeuc Y, Puskaric E, Skiker M, Wartel M (1988) La notion de "fleuve côtier" dans les études océanographiques en Manche Orientale. *Journal de la Recherche Océanographique* **13**: 66 – 67.

Brylinski JM, Lagadeuc Y (1990) L'interface eaux côtières/ eaux du large dans le Pas de Calais (côte française) : une zone frontale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* **311**, Série II : 535-540.

Brylinski JM, Lagadeuc Y, Gentilhomme V, Dupont JP, Lafite R, Dupeuple PA, Huault MF, Auger Y, Puskaric E, Wartel M, Cabioch L (1991) Le fleuve côtier : un phénomène hydrologique important en Manche Orientale. Exemple du Pas de Calais. *Oceanologica Acta* **11**: 197 – 203.

Brylinski JM, Brunet C, Bentley D, Thoumelin G, Hilde D (1996) Hydrography and Phytoplankton Biomass in the Eastern Channel in Spring 1992. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **43**: 507 – 519.

Brzezinski MA (1985) The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *Journal of Phycology* **21**: 347 – 357.

Bühring SI, Ehrenhauss S, Kamp A, Moodley L, Witte U (2006) Enhanced benthic activity in sandy sublittoral sediments: evidence from C-13 tracer experiments. *Marine Biology Research* **2**:120 – 129.

C

Cabioch L, Gentil F, Glaçon R, Retière C (1977) Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche : distribution générale et écologie. In: Keegan BF, Ceidigh PO, Boaden PJS (eds) *Biology of benthic organisms.* 11th European symposium on marine biology Galway. Pergamon Press, Oxford, **115-128** pp.

Cabioch L (1985) La Baie de Seine. *Colloque Baie de Seine, Caen, 24-26 avril 1985.*

Cadée GC (1996) Accumulation and sedimentation of *P. globosa* in the Dutch Wadden Sea. *Journal of Sea Research* **36**: 321 – 327.

Cadée GC, Hegeman J (2002) Phytoplankton in the Marsdiep at the end of the 20th century: 30 years monitoring biomass, primary production, and *Phaeocystis* blooms. *Journal of Sea Research* **48**: 97 – 110.

Callier MD, Richard M, McKindsey CW, Archambault P, Desrosiers G (2009) Responses of benthic macrofauna and biogeochemical fluxes to various levels of mussel biodeposition: An *in situ* "benthocosm" experiment. *Marine Pollution Bulletin* **58**: 1544 – 1553.

Camusso M, Balestrini R, Martinotti W, Arpini M (1999) Spatial variations in trace metal and stable isotope content of autochtonous organisms and sediments in the river Po. *Journal of Aquatics Ecosystems and Heath Management* **2**: 39 – 53.

Canadell J, Mooney HA (1999) Ecosystem metabolism and the global carbon cycle. *Tree* **14**: 249.

Capone DG, Kiene RO (1988) Comparison of microbial dynamics in freshwaters and marine environments: a contrast in anaerobic carbon metabolism. *Limnology and Oceanography* **33**: 725 – 749.

Carignan R (1984) Interstitial water sampling by dialysis: Méthodological notes. *Limnology and Oceanography* **22**: 667 – 670.

Carlier A, Riera P, Amouroux JM, Bodiou J, Grémare A (2007) Benthic trophic network in the Bay of Banyuls-sur-Mer (northwest Mediteraneann, France): An assessment based on stable carbon and nitrogen isotopes analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **72**: 1 – 15.

Carpentier A, Martin CS, Vaz S (2009) *Channel Habitat Atlas for marine Resource Management, final report / Atlas des habitats des resources marines de la Manche orientale, rapport final (CHARM phase II).* IFREMER, Boulogne-sur-Mer, **626** pp.

Chaillou G (2003) La dynamique biogéochimique des espèces redox dans les sédiments modernes du Golfe de Gascogne., *Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux I, Bordeaux*. **249** p + annexes.

Chamley H (1987) *Sédimentologie*. Dunod (eds), Paris, **174** pp.

Chapin FS, Schulze ED, Mooney HA (1992) Biodiversity and ecosystem processes. *Tree* **7**: 107 – 108.

Charbonneau P, Hare L, Carigan R (1998) Use of X-ray images and a contrasting agent to study the behavior of animals in soft sediments. *Limnology and Oceanography* **48**: 1823 – 1828.

Charpy-Roubaud C, Charpy L, Sarazin G (1996) Diffusional nutrient fluxes at the sediment-water interface and organic matter mineralization in an atoll lagoon (Tikehau, Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series* **132**: 181 – 190.

Christensen B, Vedel A, Kristensen A (2000) Carbon and nitrogen fluxes in sediment inhabited by suspension-feeding *Nereis diversicolor* and non suspension-feeding *Nereis virens* polychaetes. *Marine Ecology Progress Series* **192**: 203 – 217.

Cifuentes LA, Sharp JH, Fogel ML (1988) Stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry in the Delaware estuary. *Limnology and Oceanography* **33**: 1102 – 1115.

Ciutat A, Weber O, Gérino M, Boudou A (2006) Stratigraphic effects of tubificids in freshwater sediments : a kinetic study based on X-ray images and grain-size analysis. *Acta Oecologica* **30**: 228 – 237.

Clabaut P (1988) Dynamique sédimentaire dans le détroit du Pas de Calais (large des côtes françaises). *Thèse de Doctorat, Université Lille I, Villeneuve d'Ascq*. **251** p.

Clabaut P, Davoult D (1989) Interactions biocénose benthique-sédiment en milieu infra-tidal à haute énergie. Exemple de la baie de Wissant (Manche Orientale). *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris* **308**: 1249 – 1356.

Conley DJ, Stockenberg A, Carman R, Johnstone RW, Rahm L, Wulff F (1997) Sediment-water nutrient fluxes in the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **45**: 591 – 598.

Cook HW (1996) Fatty acid desaturation and chain elongation in eukaryotes. *New Comprehensive Biochemistry* **31**: 129 – 152.

Copin-Montégut G (1996) *Chimie de l'Eau de Mer.* Institut Océanographique (eds), Paris, **319** pp.

Covelli S, Faganeli J, Horvat M, Brambati A (1999) Porewater distribution and benthic flux measurements of mercury and methylmercury in the Gulf of Trieste (northern Adriatic sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **48**: 415 – 428.

Cowan JLW, Pennock JR, Boynton WR (1996) Seasonal and interannual patterns of sediment nutrient and oxyge fluxes in Mobile Bay Alabama (USA): regulating factors and ecological significance. *Marine Ecology Progress Series* **141**: 229 – 245.

Créach (1995) Origines et transferts de la matière organique dans un marais littoral: utilisation des compositions isotopiques naturelles du carbone et de l'azote. *Thèse de Doctorat, Université Rennes I, Rennes*. **115** p.

Crémer JF, Long B, Locat J, Desrosiers G (2000) Application de la tomodensitométrie à l'étude de la densité des sédiments et à la caractérisation des structures sédimentaires : exemple des sédiments déposés dans le Saguenay après la crue de 1996. *53 ème conférence canadienne de géotechnique*. **153 – 160** pp.

Cugier (1999) Modélisation du devenir à moyen terme dans l'eau et le sédiment des éléments majeurs (N, P, Si,) rejetés par la Seine en baie de Seine. *Thèse de Doctorat, Université de Caen, Caen*. **250** p.

Currin CA, Newell SY, Paerl HW (1995) The role of standing dead *Spartina alterniflora* and benthic microalgae in salt-marsh food webs: considerations based on multiple stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series* **121**: 99 – 116.

D

Dalsgaard T, Canfield DE, Petersen J, Thamdrup B, Acuña-Gonzalez J (2003) Anammox is a significant pathway of N_2 production in the anoxic water column of Golfo Dulce, Costa Rica. *Nature* **422**: 606 – 608.

Dangeard L (1928) Observations de géologie sous-marine et d'océanographie relatives à la Manche. *Annales de l'Institut Océanographique, nouvelle série* **6**: 1 – 296.

Danhiez FP (2011) Identification du rôle et de la contribution d'organismes macrobenthiques caractéristiques des peuplements de Manche orientale aux flux d'oxygène et d'azote à l'interface eau-sédiment. *Rapport de Master 1, Université de Lille 1, Villeneuve d'Ascq.* **31** p.

Dannheim J, Rumohr H (2011) *The fate of an immigrant: Ensis directus in the eastern German Bight*. Helgoland Marine Research DOI 10.1007/s10152-011-0271-2.

Danovaro R, Pusceddu A (2007) Biodiversity and ecosystem functioning in coastal lagoons: Does microbial diversity play any role? *Estuarine,Coastal and Shelf Science* **75**: 4 – 12.

Dapples EC (1942) The effect of macro-organisms upon near-shore marine sediments. *Journal of Sedimentary Petrology* **12**: 118 – 126.

Darnaude AM, Salen-Picard C, Polunin NVC, Harmelien-Vivien ML (2004) Trophodynamic linkage between river runoff and coastal fishery yield elucidated by stable isotope data in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* **275**: 47 – 57.

Dauby PA (1995) A $\delta^{13}C$ study of the feeding habits in four mediterranean Leptomysis species (Crustacea : Mysidacea). Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli I. *Marine Ecology* **16**: 93 – 102.

Dauvin JC (1984) Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la Baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. *Thèse de Doctorat, Université de Paris VI, Paris.* **194** p + annexes.

Dauvin JC, Dewarumez JM, Gentil F (2003) Liste actualisée d'annélides polychètes presents en Manche. *Cahiers de Biologie Marine* **44**: 67 – 95.

Dauvin JC, Lozachmeur O (2006) Mer côtière à forte pression anthropique propice au développement d'une gestion intégrée : exemple du bassin oriental de la Manche (Atlantique Nord-est). *VertigO* **17**: 1 – 14.

Dauvin JC, Ruellet T (2008) Macrozoobenthic biomass in the Bay of Seine (Eastern English Channel). *Journal of Sea Research* **59**: 320 – 326.

Dauwe B, Middelburg JJ, Herman PMJ (2001) Effect of oxygen on the degradability of organic matter in subtidal and intertidal sediments of the North Sea area. *Marine Ecology Progress Series* **215**: 13 – 22.

Davis JC (1975) Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on canadian species: a review. *Journal de l'Office des recherché sur les pêcheries du Canada* **32(12)**: 2295 – 2332.

Davison W, Grime GW, Morgan JAW, Clarke K (1991) Distribution of dissolved iron in sediment pore waters at submillimetre resolution. *Nature* **352**: 323 – 325.

Davison W, Zhang H, Grime GW (1994) Performance characteristics of gel probes used for measuring the chemistry of pore waters. *Environmental Science & Technology* **28**: 1623 – 1632.

Davoult D, Dewarumez JM, Prygiel J, Richard A (1988) *Carte des peuplements benthiques de la partie française de la mer du Nord*. IFREMER, Nord-Pas de Calais, **30** p (+ 1 map).

Davoult D (1989) Structure démographique et production de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas-de-Calais (France). *Vie marine*, HS, **10**, 116-127.

Davoult D (1990) Biofaciès et structure trophique du peuplement des cailloutis du détroit du Pas de Calais (France). *Oceanologica Acta* **13**: 335 – 348.

Davoult D, Richard A (1990) Etude expérimentale du recrutement du peuplement sessile des fonds caillouteux du Pas-de-Calais (France). *Cahiers de Biologie Marine* **31**: 181 – 199.

Davoult D, Gounin F, Richard A (1990) Dynamique et reproduction de la population d'Ophiothrix fragilis (Abildgaard) du détroit du pas de Calais (Manche Orientale). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **138**: 201 – 216.

Davoult D, Gounin F, Janquin MA (1991) Ammonium excretion of the ophiurid *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) as a function of season and tide. *Marine Biology* **111**: 425 – 429.

Davoult D, Degros N, Janquin MA, Soyez B (1992) Biometrics, carbon and nitrogen content in the ophiuroid *Ophiothrix fragilis*. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom* **72**: 915 - 918.

Davoult D, Gounin F, JAnquin MA (1994) Experimental nutrition in the suspension-feeding ophiurid *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) as a function of chlorophyll *a* flux. In: David B, Guille A, Féral JP, Roux M (eds) *Echinoderm through Time* (Echinoderms Dijon). Balkema, Rotterdam, Netherlands, **399 - 403** pp.

Davoult D, Gounin F (1995) Suspension-feeding activity of a dense *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) population at the water-sediment interface: time coupling of food availability and feeding behavior of the species. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **41**: 567 – 577.

Davoult (1997) Etude du peuplement des cailloutis du détroit du pas de Calais (France): Du descriptif au fonctionnel. *Habilitation à Diriger des Recherches (HDR), Université de Lille 1, Villeneuve d'Ascq.* **34** p + annexes.

Davoult D, Migné A (2001) Respiration and excretion of a dense *Ophiothrix fragilis* population in the Bay of Seine (English Channel, France). In: Barker (eds) *Echinoderms*. Swets & Zeitlinger, Lisse, **243 – 248** pp.

De Beer D, Wenzhöfer F, Ferdelman T, Boehme SE, Huettel M, van Beusekom JEE, Böttcher ME, Musat N, Dubilier N (2005) Transport mineralization rates in North Sea sandy intertidal sediments, Sylt-Romo Basin, Wadden Sea. *Limnology and Oceanography* **50**: 113 – 127.

Dedieu K, Rabouille C, Thouzeau G, Jean F, Chauvaud L, Clavier J, Mesnage V, Ogier S (2007) Benthic O_2 distribution and dynamics in a Mediterranean lagoon (Thau, France): An in situ microelectrode study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **72**: 393 – 405.

Deloffre J, Lafite R, Lesueur P, Lesourd S, Verney R, Guézennec L (2005) Sedimentary processes on an intertidal mudflat in the upper macrotidal Seine estuary, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **64**: 710 – 720.

De Luca Y, Roy R (1983) Sur la terminologie des régimes alimentaires des animaux : On the terminology of animal diets. *Bulletin de la Société zoologique de France* **108**: 347 – 363.

De Montety L, Long B, Desrosiers G, Crémer JF, Locat J, Stora G (2003) Utilisation de la scanographie pour l'étude des sédiments : influence des paramètres physiques, chimiques et biologiques sur la mesure des intensités tomographiques. *Canadian Journal of Earth Science* **40**: 937 – 948.

DeNiro MJ, Epstein S (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica and Cosmochimica Acta* **42**: 495 – 506.

DeNiro MJ, Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **45**: 341 – 351.

Denis L, Grenz C, Plante-Cuny MR (1996) Experimental study of microphytobenthos resuspension. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences/Life Sciences*. **319**: 529 – 535.

Denis L (1999) Dynamique des flux d'oxygène et de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment sur la marge continentale du Golfe du Lion (Méditerrannée Nord-Occidentale). *Thèse de Doctorat, Université de la Méditerrannée, Marseille.* **191** p + annexes.

Denis L, Grenz C, Alliot E, Rodier M (2001) Temporal variability in dissolved inorganic nitrogen fluxes at the sediment-water interface and related annual budget on a continental shelf (NW Mediterranean). *Oceanologica Acta* **24**: 1 – 13.

Denis L, Grenz C (2003) Spatial variability in oxygen and nutrient fluxes at the sediment-water interface on the continental shelf in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oceanologica Acta* **26**: 373 – 389.

Denis L, Desroy N (2008) Consequences of spring phytodetritus sedimentation on the benthic compartment along a depth gradient in the Eastern English Channel. *Marine Pollution Bulletin* **56**: 1844 – 1854.

Denman KL, Brasseur G, Chidthaisong A, Ciais P, Cox PM, Dickinson RE, Hauglustaine D, Heinze C, Holland E, Jacob D, Lohmann U, Ramachandran S, da Silva Dias PL, Wofsy SC, Zhang X (2007) Couplings between changes in the climate dystem and biogeochemistry. In: *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change* [Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt KB, Tignor M, Miller HL (eds)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.

Deschênes J, Desrosiers G, Ferron J, Cloutier R, Stora G (2005) Environmental influence on activity levels and behavourial allocation in the polychaete *Nereis virens* Sars. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **317**: 203 – 212.

Desroy N, Olivier F, Retière C (1997) Effects of individual behaviors, inter-individual interactions with adult *Pectinaria koreni* and *Owenia fusiformis* (Annelida, Polychaeta), and hydrodynamism on *Pectinaria koreni* recruitment. *Bulletin of Marine Science* **60**: 547 – 558.

Desroy N, Denis L (2004) Influence of spring phytodetritus sedimentation on intertidal macrozoobenthos in the Eastern English Channel. *Marine Ecology Progress Series* **270**: 41 – 53.

Dewarumez JM (1979) Etude biologique d'*Abra alba*, Wood (mollusque lamellibranche) du littoral de la Mer du Nord. *Thèse de Doctorat, Université de Lille I, Villeneuve d'Ascq.* **139** p + annexes.

De Wit R (1995) Measurement of sedimentary gradients of pore water species, by use of microelectrodes. Calculations of microbial metabolic processes in the sediment. *Oceanis* **21**: 287 – 297.

Dubrulle C, Lesueur P, Boust D, Dugué O, Poupinet N, Lafite R (2007) Source discrimination of fine-grained deposits occurring on marine beaches: The Calvados beaches (eastern Bay of the Seine, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **72**: 138 – 154.

Ducklow HW, Steinberg DK, Buesseler KO (2001) Upper ocean carbon export and the biological pump. *Oceanography* **14**: 50 – 58.

Dufour SC, Desrosiers G, Long B, Lajeunesse P, Gagnoud M, Labrie J, Archambault P, Stora G (2005) A new method for three-dimensional visualisation and quantification of biogenic structures in aquatic sediments using axial tomodensitometry. *Limnology and Oceanography: Methods* **3**: 372 – 380.

Dunstan GA, Volkman JK, Barrett SM, Leroi JM, Jeffrey SW (1994) Essential polyunsaturated fatty acids from 14 species of diatom (Bacillariophyceae). *Phytochemistry* **35**: 155 – 161.

Dunton Kh, Shell DM (1987) Dependence of consumers on macroalgal (*Laminaria solidungula*) carbon in an arctic kelp community: $\delta^{13}C$ evidence. *Marine Biology* **93**: 615 - 625.

Dupont JP, Lafite R, Huault MF, Dupeuble PA, Brylinski JM, Guegueniat P, Lamboy M, Cabioch L (1991) La dynamique des masses d'eaux et de matières en suspension en Manche Orientale. *Oceanologica Acta* **11**: 177 – 186.

Dupont L, Jollivet D, Viard F (2003) High genetic diversity and ephemeral drift effects in a successful introduced mollusk (*Crepidula fornicata*: Gastropoda). *Marine Ecology Progress Series* **253**: 183 – 195.

Duport E, Stora G, remblay P, Gilbert F (2006) Effects of population density on the sediment mixing induced by the gallery-diffusor *Hediste (Nereis) diversicolor* OF Müller, 1776. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **336**: 33 – 41.

Ε

Eckman JE (1983) Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnology and Oceanography* **28**: 241 – 257.

Ehrenhauss S, Huettel M (2004) Advective transport and decomposition of chain-forming planktonic diatoms in permeable sediments. *Journal of Sea Research* **52**: 179 – 197.

Ehrenhauss S, Witte U, Janssen F, Huettel M (2004) Decomposition of diatoms and nutrient dynamics in permeable North Sea sediments. *Continental Shelf Research* **24**: 721 – 737.

Ehrlich PR, Ehrlich AH (1981) Extinction. The causes and consequences of the disappearance of species. *New York: Random House.*

Eleftheriou A, Moore DC (2005) Macrofauna techniques. In: Eleftheriou A, McIntyre A (eds) *Methods for the Study of Marine Benthos.* Blackwell Science, Oxford, UK, **160 – 228** pp.

Epping E, van der Zee C, Soetaert K, Helder W (2002) On the oxidation and burial of organic carbon in sediments of the Iberian margin and Nazaré Canyon (NE Atlantic). *Progress in Oceanography* **52**: 99 – 431.

Eppley RW, Peterson BJ (1979) Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature* **282**: 677 – 680.

Etcheber H, Relaxans Jc, Beliard M, Weber O, Buscail R, Heussner S (1999) Distribution and quality of sedimentary organic matter on the Aquitanian margin (Bay of Biscay). Deep Sea Research II **46**: 2249 – 2288.

F

Faganeli J, Malej A, Pezdic J, Malacic V (1988) C:N:P ratios and stable C isotopic ratios as indicators of sources of organic matter in the Gulf of Trieste (Northern Adriatic). *Oceanologica Acta* **11:** 377 – 382.

Fagerbakke KM, Heldal M, Norland S (1996) Content of carbon, nitrogen, oxygen, sulfur and phosphorus in native aquatic and cultured bacteria. *Aquatic Microbial Ecology* **10**: 15 – 27.

Falkowski P, Barber R, Smetacek V (1998) Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science* **281**: 200 – 206.

Fauchald K, Jumars P (1979) The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanographic Marine Biology Annual Review* **17**: 193 – 284.

Fick A (1855) Uber diffusion. In Boudreau BP (eds, 1997). *Diagenetic models and their implementation.* Springer Verlag Berlin, Heidelberg, **415** pp.

Fichez R, Dennis P, Fontaine MF, Jickelles TD (1993) Isotopic and biochemical composition of particulate organic matter in a shallow water estuary (Great Ouse North Sea, England). *Marine Chemistry* **43**: 263 – 276.

Fleurence J, Gutbier G, Mabeau S, Leray, C (1994) Fatty acids from 11 marine macroalgae of the French Brittany coast. *Journal of Applied Phycololgy* **6**: 527 - 532.

Fontugne MR, Duplessy JC (1981) Organic carbon isotopic fractionation by marine plankton in the temperature range -1 to 31°C. *Oceanologica Acta* **4(1):** 85 – 90.

Forja JM, Blasco J, Gomez-Parra A (1994) Spatial and seasonal variation of in situ benthic fluxes in the bay of Cadiz (south-west Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **39**: 127 – 141.

Forja JM, Ortega T, DelValls TA, Gomez-Parra A (2004) Benthic fluxes of inorganic carbon in shallow coastal ecosystems of the Iberian Peninsula. *Marine Chemistry* **85**: 141 – 156.

Forster S (1996) Spatial and temporal distribution of oxidation events occurring below the sediment-water interface. *Marine Ecology* **17**: 309 – 319.

Foveau A, Desroy N, Dewarumez JM, Dauvin JC, Cabioch L (2008) Long-term changes in the sessile epifauna of the Dover Strait pebble community. *Journal of Oceanography, Research and Data* **1**: 1 – 11.

Foveau A (2009) Habitats et communautés benthiques du bassin oriental de la Manche : Etat des lieux au début du XXIème siècle. *Thèse de Doctorat, Université de Lille I, Villeneuve d'Ascq*. **293** p + annexes.

France RL, Peters RH (1997) Ecosystem differences in the trophic enrichment of 13C in aquatic food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 1255 – 1258.

Franco MA, Vanaverbeke J, Van Oevelen D, Soetaert K, Costa MJ, Vincx M, Moens T (2010) Respiration partitioning in contrasting subtidal sediments: seasonality and response to a spring phytoplankton deposition. *Marine Ecology* **31**: 276 – 290.

François F, Poggiale JC, Durbec JP, Stora G (1997) A new approach for the modeling of sediment reworking induced by a macrobenthic community. *Acta Biotheoritica* **45**: 295 – 319.

François F (1999) Mise au point d'un nouveau modèle de bioturbation pour une approche fonctionnelle du remaniement sédimentaire lié à l'activité des communautés macro-benthiques. *Thèse de Doctorat, Université de la Méditerranée.* **110** p + annexes.

François F, Dalegre K, Gilbert F, Stora G (1999) Variabilité spécifique à l'intérieur des groupes fonctionnels. Etude du remaniement sédimentaire de deux bivalves Veneridae, *Ruditapes decussatus* et *Venerupis aurea*. *Compte Rendu de l' Académie des Sciences de Paris*, **322**: 339 – 345.

François F, Poggiale JC, Durbec JP, Stora G (2001) A new model of bioturbation for a functional approach to sediment reworking resulting from macrobenthic communities. In: Aller JY, Woodin SA, Aller RC (eds) *Organism-Sediment Interactions*. University of South Carolina Press, Columbia, **73-86** pp.

François F, Gérino M, Stora G, Durbec JP, Poggiale JC (2002) Functional approach to sediment reworking by gallery-forming macrobenthic organisms: modeling and application with the polychaete *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology Progress Series* **229**: 127 – 136.

Froelich PN, Klinkhammer GP, Bender ML, Luedke NA, Heath GR, Cullen D, Dauphin P, Hammond D, Hartman B, Maynard V (1979) Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the Eastern Equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **43**: 1075 – 1090.

Frontier S (1983) Choix et contraintes de l'échantillonnage écologique. In: Frontier S (eds) *Stratégies d'échantillonnage en écologie*, Masson, Paris, **15 – 62** pp.

Fry B, Scherr EB (1984) $\delta^{13}C$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contribution in Marine Science* **27**: 13 – 47.

Fulton EA, Smith ADM, Johnson CR (2004) Biogeochemical marine ecosystem models I: IGBEM-a model of marine bay ecosystems. *Ecological Modelling* **174**: 267 – 307.

G

Gambi MC (1989) Osservazioni su morfologia funzionale e comportamento trophico di Owenia fusiformis Delle Chiaje (Polychaeta, Owenidae) in rapporto ai fattori ambientali. *Oebalia* **15**: 145 – 155.

Garcia HE, Gordon LI (1992) Oxygen solubility in seawater: Better fitting equations. *Limnology and Oceanography* **37(6)**: 1307 – 1312.

Garcia C (2006) Variations à long terme du peuplement benthique du haut-fond des Ridens. *Rapport de Master Recherche, Université de Lille I, Villeneuve d'Ascq.* **40** p.

Garcia C (2010) Approche fonctionnelle des communautés benthiques du bassin oriental de la Manche et du sud de la Mer du Nord. *Thèse de Doctorat, Université de Lille I, Villeneuve d'Ascq.* **353** p + annexes.

Garcia C, Chardy P, Dewarumez JM, Dauvin JC (2011) Assessment of benthic ecosystem functioning though trophic web modeling: the example of the eastern basin of the English Channel and the Southern Bight of the North Sea. *Marine Ecology* **32**: 72 – 86.

Gardner LR, Sharma P, Moore WS (1987) A regeneration model for the effect of bioturbation by fiddler crabs on 210Pb profiles in salt marsh sediments. *Journal of Environnemental Radioactivity* **5**: 25 – 36.

Gattuso JP, Frankignoulle M, Wollast R (1998) Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* **29**: 405 – 434.

Gaudy R, Champalbert G, Le Borgne R (2003) Feeding and metabolism of mesozooplankton in the equatorial Pacific high-nutrient, low-chlorophyll zone along 180°. *Journal of Geophysical Research* **108**: No C12, 8144 doi:10.1029/2000JC000743.

Gazeau F, Smith SV, Gentili B, Frankignoulle M, Gattuso JP (2004) The European coastal zone: characterization and first assessment of ecosystem metabolism. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **60**: 673 – 694.

Gee JM, Warwick RM (1996) A study of global biodiversity patterns in the marine motile faune of hard substrata. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom* **76**: 177 – 184.

Gentil F (1976) Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. *Thèse de Doctorat, Université de Paris VI, Paris.* **70** p.

Gentil F, Cabioch L (1997) *Carte des peuplements macrobenthiques de la Baie de Seine et Manche centrale sud.* Station Biologique de Roscoff, France.

Gentilhomme V, Lizon F (1998) Seasonal cycle of nitrogen and phytoplankton biomass in a well-mixed coastal system (Eastern English Channel*). Hydrobiologia* **361**: 191 – 199.

Gérino M (1992) Etude expérimentale de la bioturbation en milieu littoral et profond. Quantification des structures de bioturbation et modélisation du remaniement biologique du sédiment. *Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille II, Marseille.* **208** p.

Gérino M, Stora G, Poydenot F, Bourcier M (1995) Benthic fauna and bioturbation on the Mediterranean continental slope: Toulon Canyon. *Continental Shelf Research* **15**: 1483 – 1496.

Gérino M, Aller RC, Lee C, Cochran JK, Aller JY, Green MA, Hirschberg D (1998) Comparison of different tracers and methods used to quantify bioturbation during a spring bloom: 234-thorium, luminophores and chlorophyll *a*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **46**: 531 – 547.

Gérino M, Stora G, François-Carcaillet F, Gilbert F, Poggiale JC, Mermillod-Blondin F, Desrosiers G, Vervier P (2003) Macro-invertebrates functional groups in freshwater and marine sediments: a common mechanistic classification. *Vie et Milieu* **53**: 221 – 232.

Ghertsos K, Luczak C, Dewarumez JM, Dauvin JC (2000) Influence of spatial scales of observation on temporal change in diversity and trophic structure of fine-sand communities from the English Channel and the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* **57**: 1481 – 1487.

Ghertsos K (2002) Structure spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques de la baie de Seine à plusieurs échelles d'observation. *Thèse de Doctorat, Université de Lille I, Villeneuve d'Ascq.* **129** p + annexes.

GIEC (2001) Bilan 2001 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au troisième rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Equipe de rédaction principale, Watson R, Houghton J et Yihui D. (publié sous la direction de)]. GIEC, Genève, Suisse, …, **97** pages.

GIEC (2007) Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Equipe de rédaction principale, Pachauri R.K. et Reisinger, A. (publié sous la direction de)]. GIEC, Genève, Suisse, …, **103** pages.

Gilbert F, Bonin P, Stora G (1995) Effect of bioturbation on denitrification in a marine sediment from the West Mediterranean littoral. *Hydrobiologia* **304**: 49 – 58.

Gilbert F, Hulth S, Strömberg N, Ringdahl K, Poggiale JC (2003 a) 2-D optical quantification of particle reworking activities in marine surface sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* **285-286**: 251- 263.

Gilbert F, Aller RC, Hulth S (2003 b) The influence of macrofaunal burrow spacing and diffusive scaling on sedimentary nitrification and denitrification: an experimental simulation and model approach. *Journal of Marine Research* **61**:101-125.

Giller PS, Hillebrand H, Berninger UG, Gessner MO, Hawkins S, Inchausti P, Inglis C, Leslie H, Malmqvist B, Monaghan MT, Morin PJ, O'Mullan G (2004) Biodiversity effects on ecosystem functioning emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos* **104**: 423 – 436.

Girardin C, Mariotti A (1991) Analyse isotopique du ^{13}C en abundance naturelle dans le carbone organique: un système automatique avec robot préparateur. *Cahiers ORSTOM, série Pédologie* **XXVI (4)**: 371 - 380.

Gleason DF, Wellington GM (1988) Food resources of postlarval brown shrimp (Penaeus aztecus) in a Texas salt marsh. *Marine Biology* **97**: 329 – 337.

Glud RN, Jorgensen BB, Revsbech NP, Schulz HD (1994) Diffusive and total oxygen uptake of deep-sea sediments in the eastern South Atlantic Ocean: in situ and laboratory measurements. *Deep-Sea Research* **41**: 1767 – 1788.

Glud RN, Ramsing NB, Gundersen JK, Klimant I (1996) Planar optodes: a new tool dor fine scale measurement of two-dimensional O_2 distribution in benthic communities. *Marine Ecology Progress Series* **140**: 217 – 226.

Glud RN, Gundersen JK, Røy H, Jørgensen BB (2003) Seasonal dynamics of benthic O_2 uptake in a semienclosed bay: Importance of diffusion and faunal activity. *Limnology and Oceanography* **48**: 1265 – 1276.

Gounin F (1993) L'Ophiure *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard): biologie, éthologie alimentaire et role molysmologique dans le détroit du Pas de Calais (France). *Thèse de Doctorat, Université de Lille 1, Villeneuve d'Ascq.* **210** p.

Graeve M, Kattner G, Wiencke C, Karsten U (2002) Fatty acid composition of Arctic and Antarctic macroalgae: indicators for phylogenetic and trophic relationships. *Marine Ecology Progress Series* **231**: 67 -74.

Graf G, Rosenberg R (1997) Bioresuspension and biodeposition: a review. *Journal of Marine Systems* **11**: 269 – 278.

Grant J (1986) Sensitivity of benthic community respiration and primary production to changes on temperature and light. *Marine Biology* **90**: 299 - 306.

Gray JS (1974) Animal-sediment relationships. In Barnes H, Allen G, Unwin LTD (eds) *Oceanographic and Marine Biology an Annual Review, 12, London,* **223 – 261** pp.

Grenz C, Cloern J, Cole BE, Hager SW (2000) Dynamics of nutrient cycling and related benthic nutrient and oxygen fluxes during a spring phytoplankton bloom in South San Franscisco Bay (USA). *Marine Ecology Progress Series* **197**: 67 – 80.

Grenz C, Denis L, Boucher G, Chauvaud L, Clavier J, Fichez R, Pringault O (2003) Spatial variability in sediment oxygen consumption under winter conditions in a lagoonal system in New Caledonia (South Pacific). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **285-286**: 33 – 47.

Grime JP (1997) Biodiversity and ecosystem function: the debate depends. *Science* **277**: 1260 – 1261.

Grochowski N, Collins MB, Boxall SR, Salomon JC (1993a) Sediment transport predictions for the English Channel, using numerical models. *Journal of the Geological Society, London,* **150**: 683 – 695.

Grochowski N, Collins MB, Boxall SR, Salomon JC, Breton M, Lafite R (1993b) Sediment transport pathways in the Eastern English Channel. *Oceanologica Acta* **16**: 531 - 537.

Gros PH, Hamon D (1988) *Typologie biosédimentaire de la baie de Saint-Brieuc (Manche ouest) et estimation de la biomasse des categories trophiques macrozoobenthiques*. Rapport de l'IFREMER, **153** pp.

Guillou N, Chapalain G (2006) Modélisation des mises en suspension dans le détroit du Pas-de-Calais sous l'influence des courants de mare et de la houle. In : L'Her J, Levacher D (eds) *IXèmes Journées Nationales Génie Civil-Génie Côtier, Brest, Paralia* **231 – 238** pp.

Guillou N, Chapalain G (2008) Modélisation des mises en suspension des sédiments de fond dans le détroit du Pas-de-Calais en condition de tempête – comparaison avec les observations. In : Levacher D, Gaufres P (eds) *Xèmes Journées Nationales Génie Côtier-Génie Civil, Sophia Antipolis, Paralia*. **101 – 110** pp.

Guiselin N (2010) Etude de la dynamique des communautés phytoplanctoniques par microscopie et cytométrie en flux, en eaux côtières de la Manche orientale. *Thèse de Doctorat, Université du Littoral Côte d'Opale, Boulogne sur Mer.* **190** p + annexes.

Gundersen JK, Ramsing NB, Glud RN (1998) Predicting the signal of O2 microsensors from physical dimensions, temperature, salinity and O2 concentration. *Limnology and Oceanography* **43**: 1932 – 1937.

Gurr M, Harwood JL (1991) Fatty acid structure and metabolism. In : Gurr MI, Harwood JL (eds) *Lipid Biochemistry an Introduction*. Chapman and Hall, London, UK, **23 – 187** pp.

H

Haines EB (1976) Stable carbon isotope ratios in the biota, soils, and tidal water of a Georgia salt marsh. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **4**: 609 – 616.

Haines EB, Montague CI (1979) Food sources of estuarine invertebrates analysed using 13C/12C ratios. *Ecology* **60**: 48 – 56.

Hall D, Lee SY, Meziane T (2006) Fatty acids as trophic tracers in an experimental estuarine food chain: Tracer transfer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **336**: 42 – 53.

Hancke K, Glud RN (2004) Temperature effects on respiration and photosynthesis in three diatom-dominated benthic communities. *Aquatic Microbial Ecology* **37**: 265 – 281.

Hancock GJ, Webster IT, Ford PW, Moore J (2000) Using Ra isotopes to examine transport processes controlling benthic fluxes into a shallow estuarine lagoon. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **64**: 3685 – 3699.

Hannides AK, Dunn SM, Aller RC (2005) Diffusion of organic and inorganic solutes through macrofaunal mucus secretions and tube lining in marine sediments. *Journal of Marine Research* **63**: 957 – 981.

Hartwig EO (1978) Factors affecting respiration and photosynthesis by the benthic community of a subtidal siliceous sediment. *Marine Biology* **46**: 283 – 293.

Hedges J, Keil R, Benner R (1997) What happens to terrestrial organic matter in the ocean? *Organic Geochemistry* **5-6 (27)**: 195 – 212.

Heilskov AC, Holmer M (2001) Effects of benthic fauna on organic matter mineralization in fish-farm sediments: importance of size and abundance. *ICES Journal of Marine Science* **58**: 427 – 434.

Heip C, Warwick RM, Ozouville (d') L (1999) A european science plan on marine biodiversity, European Science Foundation, Strasbourg

Hesslein RH (1976) An in situ sampler for close interval pore water studies. *Limnology and Oceanography* **21**: 912 – 914.

Hobson KA, Fisk A, Karnovsky N, Holst M, Gagnon JM, Fortier M (2002) A stable isotope ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) model for the North Water food web: implications for evaluating trophodynamics and the flow of energy and contaminants. *Deep-Sea Research II* **49**: 5131 – 5150.

Hoch T (1995) Modélisation du cycle biogéochimique des éléments limitant la production biologique en Manche (N, P, Si). *Thèse de doctorat, Université Paris VII*. **205** p.

Hoch T, Menesguen A (1996) Modelling the biogeochemical cycles of elements limiting primary production in the English Channel, 11. Sensitivity analyses. *Marine Ecology Progress Series* **146**: 189 – 205.

Holme NA (1961) The bottom fauna of the English Channel. Part I. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **41**: 397 – 461.

Holme NA (1966) The bottom fauna of the English Channel. Part II. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* **46**: 401 – 493.

Holme NA, McIntyre AD (1970) *Methods for the study of Marine Benthos*, Blackwell, Oxford. **387** p.

Holmer M (1999) The effect of oxygen depletion on anaerobic organic matter degradation in marine sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **48**: 383 -390.

Hooper DU, Solan M, Symstad AJ, Diaz S, Gessner MO, Buchmann N, Degrange V, Grime JP, Hulot F, Mermillod-Blondin F, Roy J, Spehn E, van Peer L (2002) Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. In: Loreau M, Naeem S, Inchausti P (eds) *Biodiversity and ecosystem functioning*. University of Oxford Press, Oxford, **195 – 208** pp.

Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosytem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**: 3 – 35.

Hsieh HL, Kao WY, Chen CP, Liu PJ (2000) Detrital flows through the feeding pathway of the oyster (*Crassostrea gigas*) in a tropical lagoon: $\delta^{13}C$ signals. *Marine Biology* **136**: 677 – 684.

Huettel M, Ziebis W, Forster S, Luther GW (1998) Advective transport affecting metal and nutrient distributions and interfacial fluxes in permeable sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **62**: 613 – 631.

Huettel M, Rush A (2000) Transport and degradation of phytoplankton and permeable sediment. *Limnology and Oceanography* **45**: 534 – 549.

Huettel M, Webster IT (2001) Porewater flow in permeable sediments. In: Boudreau BP, Jørgensen BB (eds) *The Benthic Boundary Layer*. Oxford University Press, New York, **144 – 179** pp.

Hunt OD (1925) The food of bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. *Journal of Marine Biology Association of United Kingdom* **13**: 560 – 599.

Huntington TG (2006) Evidence for intensification of the global water cycle: Review and synthesis. *Journal of Hydrology* **319**: 83 – 95.

J

Jahnke RA (1988) A simple, reliable, and inexpensive pore-water sampler. *Limnology and Oceanography* **33**: 483 – 487.

Janson AL (2007) Evolution de la biodiversité benthique des vasières subtidales de l'estuaire de la seine en réponse à la dynamique sédimentaire. De l'approche descriptive à l'approche fonctionnelle. *Thèse de Doctorat, Université de Lille I, Villeneuve d'Ascq*. **282** p + annexes.

Janssen F, Huettel M, 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). *Limnology and Oceanography* **50**: 779 – 792.

Javanaud (2009) Introduction à l'usage des isotopes. Exemples: Voies métaboliques et réseau trophique. Pdf du cours de l'UE 104 Benthos. *Université de la Méditérranée, Aix-Marseille II*.

Johnson KH, Vogt KA, Clark HJ, Schmitz OJ, Vogt DJ (1996) Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Tree* **11**: 372 – 377.

Joint I, Pomroy A (1993) Phytoplankton biomass and production in the southern North Sea. *Marine Ecology Progress Series* **99**: 169 – 182.

Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1994) Organisms as ecosystem engineering. *Oikos* **69**: 373 – 386.

Jørgensen BB, DesMarais (1990) The diffusive boundary layer of sediments: oxygen microgradients over a microbial mat. *Limnology and Oceanography* **35**: 1343 – 1355.

Jørgensen BB, Boudreau BP (2001) Diagenesis and sediment-water exchange. In: Boudreau BP, Jørgensen BB (eds) *The Benthic Boundary Layer*. Oxford University Press, Oxford, **211 – 238** pp.

K

Karlson K (2005) Impact of benthic macrofauna on sediment biogeochemistry – the importance of bottom water oxygen concentrations. *Thèse de Doctorat, Université de Goteborg (Département d'Ecologie Marine), Goteborg.* **490** p.

Kelly-Gerreyn BA, Hydes DJ, Jégou AM, Lazure P, Fernand LJ, Puillat I, Garcia-Soto C (2006) Low salinity intrusions in the western English Channel. *Continental Shelf Research* **26**: 1241 – 1257.

Kerhervé P, Minagawa M, Heussner S, Monaco A (2001) Stable isotopes ($^{13}C/^{12}C$ and $^{15}N/^{14}N$) in settling organic matter of the northwestern Mediterranean Sea: Biogeochemical omplications. *Oceanologica Acta* **24** (Suppl): S77 – S85.

King P, Kennedy H, Newton PP, Jickells TD, Brand T, Calvert S, Cauwet G, Etcheber H, Head B, Khripounoff A, Manighetti B, Miquel JC (1998) Analysis of total and organic carbon and total nitrogen in settling oceanic particles and a marine sediment: an interlaboratory comparison. *Marine Chemistry* **60**: 203 – 216.

Knox GA (1986) *Estuarine ecosystems: a systems approach.* CRC Press, Boca Raton Florida Vol II. **230** pp.

Koroleff F (1969) Direct determination of ammonia in natural waters as indophenols blue. *International Council of the Exploration of the Sea* **9**: 1 – 6.

Kossinna E (1921) Die Tiefen des Weltmeeres. Veröffentlichungen des Institutes für Meerskunde und des Geographischen Institutes an der Universität Berlin, Neue Folge, A. *Geographisch-Naturwissenschaftliche*. Reihe **9**: 1 – 70.

Kristensen E (1985) Oxygen and inorganic nitrogen exchange in a *Nereis virens* (Polychaeta) bioturbated sediment-water system. *Journal of Coastal Research* 1: 109 – 116.

Kristensen E (1993) Seasonal variations in benthic community metabolism and nitrogen dynamics in a shallow, organic-poor Danish lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **36**: 565 – 586.

Kristensen E (2000) Organic matter diagenesis at the oxic/anoxic interface in coastal marine sediments, with emphasis on the role of burrowing animals. *Hydrobiologia* **426**:1 – 24.

Kristensen E, Holmer M (2001) Decomposition of plant materials in marine sediment exposed to different electron acceptors (O_2, NO_3^- and SO_4^{2-}), with emphasis on substrate origin, degradation kinetics, and the role of bioturbation. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **65**: 419 – 433.

Kristensen E, Penha-Lopes G, Delefosse M, Valdemarsen T, Quintana CO, Banta GT (2012) What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series* **446**: 285 – 302.

Kukal Z (1971) Geology of recent sediments. Academic Press, London. **490** p.

Kuwae T, Hosokawa Y, Eguchi N (1998) Dissolved inorganic nitrogen cycling in Banzu intertidal sand-flat, Japan. *Mangroves and Salt Marshes* **2**: 167 – 175.

$\mathcal{L}$

Lamy D, Artigas LF, Jauzein C, Lizon F, Cornille V (2006) Coastal bacterial viability and production in the eastern English Channel: A case study during a *Phaeocystis globosa* bloom. *Journal of Sea Research* **56**: 227 – 238.

Landrum PF, Leppänen M, Robinson SD, Gossiaux DC, Burton A, Greenberg M, Kukkonen JVK, Eadie BJ, Lansing MB (2004) Effect of 3,4,3',4'-tetrachlorobiphenyl on the reworking behavior of *Lumbriculus variegatus* exposed to contaminated sediment. *Environmental Toxicology and Chemistry*. **23**: 178 – 186.

Larsonneur C (1971) Manche centrale et Baie de Seine, géologie du substratum et des dépôts meubles. *Thèse de Doctorat, Université de Basse-Normandie, Caen*. **394** p.

Larsonneur C (1977) La cartographie des dépôts meubles sur le plateau continental français. Méthode de mise au point et utilisée en Manche. *Journal de Recherche en Océanographie* **2**: 33 – 39.

Larsonneur C, Bouysse P, Auffret JP (1982) The superficial sediments of the English Channel and its Western approaches. *Sedimentology* **29**: 851 – 864.

Lavelle P, Bignell D, Lepage M, Wolters V, Roger P, Ineson P, Heal OW, Dhillion S (1997) Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosytem engineers. *European Journal of Soil Biology* **33**: 159 – 193.

Lawton JH, Brown VK (1993) Redundancy in ecosytems. In: Schulze ED, Mooney HA (eds) *Biodiversity and ecosytem function*. Springer, Berlin, **255 - 270** pp.

Lawton JH (1994) What species do in ecosystems? *Oikos* **71**: 367 – 374.

Lawton JH, Jones CG (1995) Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. In: Jones CG, Lawton JH (eds) *Linking Species and Ecosystems*. Chapman and Hall, New York, **141 – 151** pp.

Layman CA, Arrington DA, Montaña CG, Post DM (2007) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology* **88**: 42 – 48.

Leal JCM, Dubois S, Orvain F, Galois R, Blin JL, Ropert M, Bataillé MP, Ourry A, Lefebvre S (2008) Stable isotopes ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) and modelling as tools to estimate the trophic ecology of cultivated oysters in two contrasting environments. *Marine Biology* **153**: 673 – 688.

Le Bot S, Trentesaux A, Garlan T, Berne S, Chamley H (2000) Influence des tempêtes sur la mobilité des dunes tidales dans le détroit du Pas-de-Calais. *Oceanologica Acta* **23**: 129 – 141.

Lebreton B (2009) Analyse de la structure et du fonctionnement du réseau trophique d'un herbier par approche multi-traceurs: Traçage isotopique naturel et profils acides gras. *Thèse de Doctorat, Université de La Rochelle, La Rochelle.* **191** p + annexes.

Le Hir P, Salomon JC, Le Provost C, Chabert d'Hières G, Mauvais JL (1985) Approche de la circulation résiduelle en Baie de Seine. *Actes de Colloque " La baie de Seine Fonctionnement, conséquences en matière d'environnement et d'utilisation de la mer"*, Caen: **43-50** pp.

Le Hir P (1997) Fluid and sediment « integrated » modelling application to fluid mud flows in estuaries. In : Burt N, Parker R, Watts J (eds) *Proceeding of the Fourth Nearshore and Estuarine Cohesive Sediment Transport Conference*, INTERCOH'94, Wallingford, UK, July 1994, Wiley, New York, **417 – 428** pp.

Le Hir P, Ficht A, Jacinto RS, Lesueur P, Dupont JP, Lafite R, Brenon I, Thouvenin B, Cugier P (2001). Fine Sediment Transport and Accumulations at. The Mouth of the Seine Estuary (France). *Estuaries* **24**: 950 – 963.

Le Loc'h F (2004) Structure, fonctionnement, évolution des communautés benthiques des fonds meubles exploités du plateau continental Nord Gascogne. *Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest.* **378** p.

Lenoir S, Beaugrand G, Lecuyer E (2011) Modelled spatial distribution of marine fish and projected modifications in the North Atlantic Ocean. *Global Change Biology* **17**: 115 – 129.

Lesourd S (2000) Processus d'envasement d'un estuaire macrotidal : zoom temporel du siècle à l'heure; application à l'estuaire de la Seine. *Thèse de Doctorat, Université de Basse-Normandie, Caen.* **280** p + annexes.

Lesourd S, Lesueur P, Brun-Cottant JC, Auffret JP, Poupinet N, Laignel B (2001) Morphosedimentary evolution of a macrotidal estuary subjected to human impact ; the example of the Seine (France). *Estuaries* **24**: 940 – 949.

Lesourd S, Lesueur P, Brun-Cottant JC, Garnaud S, Poupinet N (2003) Seasonal variations in the characteristics of superficial sediments in a macrotidal estuary (the Seine inlet, France*). Estuarine, Coastal and Shelf Science* **58**: 3 – 16.

Lohrer AM, Trush SF, Gibbs MM (2004) Bioturbators enhance ecosystem function through complex biogeochemical interactions. *Nature* **431**: 1092 – 1094.

Longhurst AR, Harrison WG (1989) The biological pump: Profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography* **22**: 47 – 123.

Loreau M (1998) Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model. *Proceedings of the National Academy of Science USA* **95**: 5632 – 5636.

Loreau M, Naeem S, Inchausti P, Bengtsson J, Grime JP, Hector A, Hooper DU, Huston MA, Raffaelli D, Schmid B, Tilman D, Wardle DA (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* **294**: 804 – 808.

Luczak C (1996) Dynamique du recrutement au sein du peuplement à *Abra alba* dans la baie sud de la Mer du Nord: approche systémique. *Thèse de Doctorat, Université de Lille 1, Villeneuve d'Ascq.* **265** p + annexes.

Luczak C, Janquin MA, Kupka A (1997) Simple standard procedure for the routine determination of organic matter in marine sediment. *Hydrobiologia* **345**: 87 – 94.

M

Mackin JE, Aller RC (1984) Ammonium adsorption in marine sediments. *Limnology and Oceanography* **29**: 250 – 257.

MacIntyre HL, Cullen JJ (1995) Fine-scale vertical resolution of chlorophyll and photosynthetic parameters in shallow-water benthos. *Marine Ecology Progress Series* **122**: 227 – 237.

Magalhaes CM, Bordalo AA, Wiebe WJ (2002) Temporal and spatial patterns of intertidal sediment-water nutrient and oxygen fluxes in the Douro River estuary, Portugal. *Marine Ecology Progress Series* **233**: 55 – 71.

Malcom, Sivyer (1999) Nutrient recycling in intertidal sediments. In: Jickells, Rae (eds) *Biogeochemistry of intertidal sediments*. Cambridge University Press, Cambridge. **59 – 94** pp.

Manheim FT, Dwight L, Belastock RA (1974) Porosity, density, grain density and related physical properties of sediments from the Red Sea Drill Cores. In: Weser WRB, Ross DA (eds) *Initial reports of the deep-sea drilling project*, U.S. Government Printing Office, Washington, **887-907** pp.

Mann KH (1982) *Ecology of coastal waters. A systems approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, **322** pp.

Mann KH (1988) Production and use of detritus in various freshwater, estuarine and coastal marine ecosystems. *Limnology and Oceanography* **33**: 910 – 930.

Marinelli RL (1994) Effects of burrow ventilation on activities of a terebellid polychaete and silicate removal from sediment pore waters. *Limnology and Oceanography* **39**: 303 – 317.

Marinelli RL, Williams TJ (2003) Evidence for density-dependent effects of infauna on sediment biogeochemistry and benthic-pelagic coupling in nearshore systems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **57**: 179 – 192.

Mariotti A (1983) Atmospheric nitrogen is a reliable standard for natural 15N abundance measurements. *Nature* **303**: 685 – 687.

Mariotti A, Lancelot C, Billen G (1984) Natural isotopic composition of nitrogen as a tracer of origin for suspended matter in the Scheldt estuary. *Geochimica and Cosmochimica Acta* **48**: 549 – 555.

Martin WM, Bender M, Leinen M, Orchardo J, Isern A (1991) Benthic organic carbon degradation and biogenic silica dissolution in the central equatorial Pacific. *Deep Sea Research* **38**: 1481 – 1516.

Mayer MS, Schaffner L, Kemp WM (1995) Nitrification potentials of benthic macrofaunal tubes and burrow walls: effect of sediment NH_4^+ and animal irrigation behaviour. *Marine Ecology Progress Series* **121**: 157 – 169.

Mc Arthur R (1955) Fluctuations of animal populations and a mesure of community stability. *Ecology* **36**: 533 – 536.

Mc Caunnaughey T, Mc Roy CP (1979) Food web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Berring Sea. *Marine Biology* **53**: 257 – 262.

Méar Y, Poizot E, Murat A, Lesueur P, Thomas M (2006) Fine-grained sediment spatial distribution on the basis of a geostatistical analysis : Example of the eastern Bay of the Seine (France). *Continental Shelf Research* **26**: 2335 – 2351.

Méléder V, Barillé L, Rincé Y, Morançais M, Rosa P, Gaudin P (2005) Spatio-temporal changes in microphytobenthos structure analysed by pigment composition in a macrotidal flat (Bourgneuf Bay, France). *Marine Ecology Progress Series* **297**: 83 – 99.

Mermillod-Blondin F, Marie S, Desrosiers G, De Montety L, Michaud E, Mermillod-Blondin F, Long B, Stora G (2003) Assessment of the spatial variability of intertidal benthic communities by axial tomodensitometry: Importance of fine-scale heterogeneity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **287**: 193 – 208.

Mermillod-Blondin F, François-Carcaillet F, Rosenberg R (2005) Biodiversity of benthic invertebrates and organic matter processing in shallow marine sediments: an experimental study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **315**: 187 – 209.

Mermillod-Blondin F, Rosenberg R (2006) Ecosystem engineering: the impact of bioturbation on biogeochemical processes in marine and freshwater benthic habitats. *Aquatic Sciences* **68**: 434 – 442.

Meysman FJR, Boudreau BP, Middelburg JJ (2005) Modeling reactive transport in sediments subject to bioturbation and compaction. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **69**: 3601 – 3617.

Meysman FJR, Galaktionov OS, Gribsholt B, Middelburg JJ (2006 a) Bioirrigation in permeable sediments: Advective pore-water transport induced by burrow ventilation. *Limnology and Oceanography* **51**: 142 – 156.

Meysman FJR, Middelburg JJ, Heip CHR (2006 b) Bioturbation: a fresh look at Darwin's last idea. *Tree* **21**: 688 – 695.

Meziane T, Tsuchiya M (2000) Fatty acids as tracers of organic matter in the sediment and food web of a mangrove/intertidal flat ecossystem, Okinawa, Japan. *Marine Ecology Progress Series* **200**: 49 - 57.

Michaud E, Desrosiers G, Long B, de Montety L, Crémer JF, Pelletier E, Locat J, Gilbert F, Stora G (2003) Use of axial omography to follow temporal changes of benthic communities in an unstable sedimentary environment (baie des Ha ! Ha§ Saguenay fjord). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **285 – 286**: 265 – 282.

Michaud E, Desrosiers G, Mermillod-Blondin F, Sundby B, Stora G (2005) The functional group approach to bioturbation: The effects of biodiffusers and gallery-diffusers of the *Macoma balthica* community on sediment oxygen uptake. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **326**: 77 – 88.

Michaud E (2006) Rôle de la diversité fonctionnelle de la communauté à *Macoma Balthica* (Estuaire du Saint-Laurent, Québec, Canada) sur les flux biogéochimiques à l'interface eau-sédiment et sur le mélange particulaire. *Thèse de Doctorat, Université de la Méditerrannée, Marseille* et *Université du Québec, Rimouski.* **234** p + annexes.

Michaud E, Desrosiers G, Mermillod-Blondin F, Sundby B, Stora G (2006) The functional group approach to bioturbation: II. The effects of the *Macoma balthica* community on fluxes of nutrients and dissolved organic carbon across the sediment-water interface. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **337**: 178 – 189.

Migné A, Davoult D (1995) Multi-scale heterogeneity in a macrobenthic epifauna community. *Hydrobiologia* **300/301**: 375 – 381.

Migné A (1996) Rôle des organisms suspensivores dans les transferts pelage-benthiques d'une zone de fort hydrodynamisme (détroit du pas de Calais, Manche Orientale) : Flux et Bilans d'azote et de carbone. *Thèse de Doctorat, Université de Lille 1, Villeneuve d'Ascq.* **181** p + annexes.

Migné A, Davoult D (1997) Carbon-dioxide production and metabolic parameters in the ophiurid *Ophiothrix fragilis*. *Marine Biology* **127 (4)**: 699 – 704.

Migné A, Davoult D, Bourrand JJ, Boucher G (2005) Benthic primary production, respiration and remineralisation: in situ measurements in the soft-bottom *Abra alba* community of the western English Channel (North Brittany*). Journal of Sea Research* **53**: 223 – 229.

Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}N$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **48**: 1135 – 1140.

Miron G, Desrosiers G (1990) Distribution and population structures of two estuarine polychaetes in the St. Lawrence Estuary, with special reference to environmental factors. Marine Biology **105**: 297 - 306.

Miron G, Desrosiers G, Retière C, Masson S (1992) Variations in time budget of the polychaete *Nereis virens* as a function of density and acclimatation after introduction to a new burrow. *Marine Biology* **114**: 41 – 48.

Monbet Y (1992) Control of phytoplankton biomass in Estuaries: A comparative analysis of microtidal and macrotidal estuaries. *Estuaries* **15 (4)**: 563 – 571.

Montagnes DJS, Berges JA, Harrison PJ, Taylor FJR (1994) Estimating carbon, nitrogen, protein and chlorophyll a from volume in marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography* **39**: 1044 – 1060.

Mortimer RJG, Davey JT, Krom MD, Watson PG, Frickers PE, Clifton RJ (1999) The effect of macrofauna on porewater profiles and nutrient fluxes in the intertidal zone of the Humber estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **48**: 683 – 699.

Murray JMH, Meadows A, Meadows PS (2002) Biogeomorphological implications of microscale interactions between sediment geotechnics and marine benthos: a review. *Geomorphology* **47**: 15 – 30.

N

Naeem S, Thompson LJ, Lawler SP, Lawton JH, Woodfin RM (1994) Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* **368**: 734 – 737.

Naeem S (1998) Species redundancy in ecosystem reliability. *Conservation Biology* **12**: 39 – 45.

Nilsson HC, Rosenberg R (2000) Succession in marine benthic habitats and fauna in response to oxygen deficiency: analysed by sediment profile imaging and by grab samples. *Marine Ecology Progress Series* **197**: 139 – 149.

Nizzoli D, Welsh DT (1999) Influence of the polychaete worm *Nereis succinea* on fluxes of oxygen, inorganic and organic nitrogen and rates of denitrification and coupled nitrification-denitrification in experimental mesocosms. *Atti Associazione Italiana Oceanologia Limnologia* **13**: 319 – 328.

Nonnis Marzano C, Scalera Liaei L, Fianchini A, Gravina F, Mercurio M, Corriero G (2003) Distribution, persistence and change in the macrobenthos of the lagoon of Lesina (Apulia, southern Adriatic Sea). *Oceanologica Acta* **26**: 57-66.

Norling K, Rosenberg R, Hulth S, Grémare A, Bonsdorff E (2007) Importance of functional biodiversity and species-specific traits of benthic fauna for ecosystem functions in marine sediment. *Marine Ecology Progress Series* **332**: 11 – 23.

O

O'Leary MH (1981) Carbon isotope fractionation in plants. *Phytochemistry* **20**: 553 – 567.

O'Leary MH (1984) Measurement of the isotope fractionation associated with diffusion of carbon dioxide in aqueous solution. *The Journal of Physical Chemistry* **88**: 823 – 825.

Orvain F, Sauriau PG, Sygut A, Joassard L, Le Hir P (2004) Interacting effects of *Hydrobia ulvae* bioturbation and microphytobenthos on the erodibility of mudflat sediments. *Marine Ecology Progress Series* **278**: 205 – 223.

Ostrom PH, Fry B (1993) Sources and cycling of organic matter within modern and prehistoric food webs. In: Engel MH, Macko SA (eds) *Organic geochemistry*. Plenum Press, New York, **785 – 798** pp.

Owens NJP (1987) Natural variations in ^{15}N in the marine environment. *Adv. Mar. Biol.* **24**: 389 – 451.

Owens NJP, Cook D, Calebrook IM, Hunt H, Reid PC (1989) Long term trends in the occurrence of *Phaeocystis* sp. in the north-east Atlantic. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* **69**: 813 – 821.

P

Paine RT (1988) Food webs: roads maps of interactions or grist for theoretical development. *Ecology* **69**: 1648 – 1654.

Pamatmat MM (1965) A continuous-flow apparatus for measuring metabolism of benthic communities. *Limnology and Oceanography* **10**: 486 – 489.

Pamatmat MM (1971) Oxygen consumption by the seabed. IV. Shipboard and laboratory experiments. *Limnology and Oceanography* **16**: 536 – 550.

Pasquaud S, Lobry J, Elie, P (2007) Facing the necessity of describing estuarine ecosystems: a review of food web ecology study techniques. *Hydrobiologia* **588**: 159 - 172.

Pasquaud S, Elie P, Jeantet C, Billy I, Martinez P, Girardin M (2008) A preliminary investigation of the fish food web in the Gironde estuary, France, using dietary and stable isotope analyses. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **78**: 267 – 279.

Paterson DM (1997) Biological mediation of sediment erodability: ecology and physical dynamics. In: Burt N, Parker R, Watts J (eds) *Cohesive Sediments.* J Wiley & Sons Ltd, London, **215 – 229** pp.

Pearson TH (1971) Studies of the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs linnhe and Eil, West coast of Scotland. II. Analysis of the macrobenthic fauna by comparaison of feeding groups. *Vie et Milieu* (suppl) **22**: 53 – 91.

Peltier WR, Tushingham AM (1989) Global sea level rise and the greenhouse effect: Might they be connected ? *Science* **244**: 806 – 810.

Peñuelas J, Estiarte M (1998) Can elevated CO_2 affect secondary metabolism and ecosystem function? *Tree* **13**: 20 – 24.

Peperzak L, Colijn F, Gieskes WWC, Peeters JCH (1998) Development of the diatom-*Phaeocystis* spring bloom in the Dutch coastal zone of the North Sea: the silicon depletion versus the daily irradiance threshold hypothesis. *Journal of Planktonic Research* **20**: 517 – 537.

Pérès JM, Picard J (1964) Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Bulletin des Recherches et Travaux de la Station Maritime d'Endoume* 31, 47: **137** p + Annexes.

Peterson BJ, Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Reviews Ecology Systematics* **18**: 293 – 320.

Peterson BJ (1999) Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfer in benthic food webs: a review. *Acta oecologica* **20** (4): 479 – 487.

Piepenburg D, Blackburn TH, Dorrien CF, von Gutt J, Hall PO, Hulth S, Kendall MA, Opalinski KW, Rachor E, Schmid MK (1995) Partitioning of benthic community respiration in the Arctic (northwestern Barens Sea). *Marine Ecology Progress Series* **118**: 199 – 213.

Pimm SL, Russell GJ, Gittleman JL, Brookes TM (1995) The future of biodiversity. *Science* **269**: 347 – 350.

Pingree RD, Maddock L (1977) Tidal residuals in the English Channel. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* **57**: 339 – 354.

Pinnegar J, Polunin NVC (1999) Differential fractionation of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology* **13**: 225 – 231.

Piot A (2009) Impacts d'un changement de biodiversité sur le fonctionnement des écosystèmes benthiques. *Poster du forum des sciences de la mer.*

Pocklington R, Tan FC (1987) Seasonal and annual variations in the organic matter contributed by the St Lawrence River to the Gulf of St. Lawrence. *Geochimica et Cosmochinica Acta* **51 (9)**: 2579 – 2586.

Post DM, Pace ML, Hairston Jr NG (2000) Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* **405**: 1047 – 1049.

Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position : models, methods, and assumptions. *Ecology* **83**: 703 – 718.

Prygiel J (1987) Etude du peuplement à *Ophelia borealis* et de l'annélide *Nephtys cirrosa* (Ehlers 1868) en Manche Orientale et en Mer du Nord Occidentale. *Thèse de Doctorat, Université de Lille, Flandres Artois.* **128** p + annexes.

Q

Quisthoudt C (1987) Production primaire phytoplanctonique dans le détroit du Pas de Calais (France): variations spatiales et annuelles au large du Cap Gris-Nez. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris* **304** Sér. III: 245 – 250.

Quisthoudt C, Bentley D, Brylinski JM (1987) Discontinuité hydrobiologique dans le détroit du Pas-de-Calais. *Journal of Plancton Research* **9**: 995 – 1002.

R

Rabouille C, Denis L, Dedieu K, Stora G, Lansard B, Grenz C (2003) Oxygen demand in coastal marine sediments: comaring in situ microelectrodes and laboratory core incubations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **285-286**: 49 – 69.

Raffaelli DG, Emmerson M, Biles CL, Paterson D (2003) Biodiversity and ecosystem processes in shallow coastal waters: an experimental approach. *Journal of Sea Research* **49**: 133 – 141.

Rajendran N, Suwa Y, Urushigawa Y (1993) Distribution of phospholipid ester – linked fatty acid biomarkers for bacteria in the sediment of Ise Bay, Japan. *Marine Chemistry* **42**: 39 - 56.

Ramade F (1994) *Elèments d'écologie. Ecologie fondamentale*. 2 éme edition, Paris, Edisciences International, **573** p.

Rapport du Sommet mondial pour le développement durable. Johannesburg (Afrique du Sud), 26 août au 4 septembre 2002.

Rasheed M, Badran MI, Huettel M (2003) Influence of sediment permeability and mineral composition on organic matter degradation in three sediments from the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **57**: 369 – 384.

Rasmussen H, Jørgensen BB (1992) Microelectrode studies of seasonal oxygen uptake in a coastal sediment: Role of molecular diffusion. *Marine Ecology Progress Series* **81**: 289 – 303.

Rauch M (2007) Processus de minéralisation benthique au sein des systèmes sédimentaires intertidaux de Manche Orientale. *Thèse de Doctorat, Université de Lille 1, Villeneuve d'Ascq.* **244** p.

Rauch M, Denis L (2008) Spatio-temporal variability in benthic mineralization processes in the eastern English Channel. *Biogeochemistry* **89**: 163 – 180.

Raven PH, Johnson (1989) *Biology second edition*. Times Mirror/Mosby college Publishing. Boston, Ma. 432 – 433, 436 – 438, 651, 675 – 676.

Redfield AC, Ketchum BH, Richards FA (1963) The influence of organisms on the composition of sea-water. In: Hill MN (eds) *The Sea*. Interscience, New York, **2**: 26 – 77 pp.

Revsbech NP, Jørgensen BB (1986) Microelectrodes: Their Use in Microbial Ecology. *Advances in microbial ecology* **9**: 293 – 352.

Revsbech NP (1989) An oxygen microsensor with a guard cathode. *Limnology and Oceanography* **34**: 472 – 476.

Reynaud JY, Tessier B, Auffret JP, Berné S, De Batist M, Marsset T, Walker P (2003) The offshore Quaternary sediment bodies of the English Channel and its Western approaches. *Journal of Quaternary Science* **18**: 361 – 371.

Reys JP (1976) Les peuplements benthiques (zoobenthos) de la région de Marseille (France): aspects méthodologiques de la délimitation des peuplements par les méthodes mathématiques. *Marine Biology* **36**: 123 – 134.

Rhoads DC, Young DK (1970) The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *Journal of Marine Research* **28**: 150 – 178.

Rhoads DC (1974) Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanographic Marine Biology Annual Review* **12**: 263 – 300.

Richter R (1927) Die fossilien färten and bauten des wümer, ein überblick über ihre biologischen grundformen and deren geologische bedeutung. *Paläontologische Zeitschrift* **9**: 193-240.

Riebesell U (1993) Aggregation of *Phaeocystis* during phytoplankton spring blooms in the southern North Sea. *Marine Ecology Progress Series* **96**: 281 – 289.

Riera P, Richard P (1996) Isotopic determination of food sources of Crassostrea gigas along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **42**: 347 – 360.

Riera P, Richard P (1997) Temporal variation of $\delta^{13}C$ in particulate organic matter and oyster Crassostrea gigas in Marennes-Oléron Bay (France) : effect of freshwater inflow. *Marine Ecology Progress Series* **147**: 105 – 115.

Riera P (1998) $\delta^{15}N$ of organic matter sources and benthic invertebrates along an estuarine gradient in Marennes-Oléron Bay (France) : implications for the study of trophic structure. *Marine Ecology Progress Series* **166** : 143 – 150.

Riera P, Stal LJ, Nieuwenhuize J, Richard P, Blanchard G, Gentil F (1999) Determination of food sources for benthic invertebrates in a salt marsh (Aiguillon Bay, France) by carbon and nitrogen stable isotopes: importance of locally produced sources. *Marine Ecology Progress Series* **187**: 301 – 307.

Riera P, Stal L, Nieuwenhuize J (2002) L'huître *Crassotrea gigas* et son épibionte *Crepidula fornicata* ne sont pas des compétiteurs trophiques stricts: resultants preliminaries d'après les mesures $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$. *Journal de Recherche Oceanographique* **27** (3-4): 319.

Riera P, Hubas C (2003) Trophic ecology of nematodes from various microhabitats of the Roscoff Aber Bay (France): importance of standed macroalgae evidenced through δ13C and δ15N. *Marine Ecology Progress Series* **260**: 151 – 159.

Riera P, Stal L, Nieuwenhuize J (2004) Utilization of food sources by invertebrates in a man-made intertidal ecosystem (Westerschelde, the Netherlands): a $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **84**: 323 – 326.

Riera P (2005) Ecologie Isotopique; Apports des isotopes stables du carbone et de l'azote à l'étude des réseaux trophiques littoraux et côtiers. *Habilitation à Diriger des Recherches (HDR), Université de Paris VI, Paris.* **58** p.

Rietjens J, Agoumi A (1992) Modélisation de l'écosystème pélagique en Manche : du modèle global de la Manche au modèle côtier du littoral nord-breton. *Hydroécologie Appliquée* **4** : 105 – 121.

Rind D (2002) The Sun's Role in Climate Variations. *Science* **296**: 673 - 677.

Rossi F, Gribsholt B, Middelburg JJ, Heip C (2008) Context-dependent effects of suspension feeding on intertidal ecosystem functioning. *Marine Ecology Progress Series* **354**: 47 – 57.

Rounick JS, Winterbourn MJ (1986) Stable Carbon Isotopes and Carbon Flow in Ecosystems. *BioScience* **36**: 171 – 177.

Rusch A, Huettel M, Forster S (2000) Particle organic matter in permeable marine sands – Dynamics in time and depth. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **51**: 399 – 414.

Ryba SA, Burgess RM (2002) Effects of sample preparation on the measurement of organic carbon, hydrogen, nitrogen, sulfur, and oxygen concentrations in marine sediments. *Chemosphere* **48**: 139 – 147.

Rysgaard S, Christensen PB, Nielsen LP (1995) Seasonal variation in nitrification and denitrification in estuarine sediment colonized by benthic microalgae and bioturbating infauna. *Marine Ecology Progress Series* **126**: 111 – 121.

S

Salomon JC (1989) Possible hydrodynamic influences on benthic macrofauna in tidal coastal zones: the case of the English Channel. **55**: *ICES*, 1 – 18 p.

Salomon JC (1990) Role of instantaneous and long-term water movements on the recruitment and life of benthic fauna in the English Channel. *La Mer* **28**: 211 – 217.

Salomon JC, Breton M (1991) Courants résiduels de marée dans la Manche. *Oceanologica Acta*, sp **11**: 47 – 53.

Salomon JC, Breton M (1993). An atlas of long-term currents in the Channel. *Oceanologica Acta* **16 (5-6)**: 449 – 455.

Salomons W, Mook WG (1981) Field observations on the isotopic composition of particulate organic carbon in the southern North Sea and adjacent estuaries. *Marine Geology* **41**: 1111 – 1120.

Santschi P, Höhener P, Benoit G, ten Brink B (1990) Chemical processes at the sediment-water interface. *Marine Chemistry* **30**: 269 – 315.

Sargent JR, Whittle KJ (1981) Lipids and hydrocarbons in the marine food web. In: Longhurst AR (eds) *Analysis of marine ecosystems.* Academic Press, London, **491 – 533** pp.

Sargent JR, Parkes RJ, Mueller-Harvey I, Henderson RJ (1987) Lipid biomarkers in marine ecology. In: Sleigh MA (eds) *Microbes in the sea*. Ellis Horwood, Chichester, **119 – 138** pp.

Savoye N, Aminot A, Tréguer P, Fontugne M, Naulet N, Kérouel R (2003) Dynamics of particulate organic matter δ15N and δ13C during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). *Marine Ecology Progress Series* **255**: 27 – 41.

Schapira M, Vincent D, Gentilhomme V, Seuront L (2008) Temporal patterns of phytoplankton assemblages, size spectra and diversity during the wane of a *Phaeocystis globosa* spring bloom in hydrologically contasted coastal waters. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **88**: 649 – 662.

Scherrer B (1984) *Biostatistiques*. Morin G (eds), Bourcheville, **850** pp.

Schwindt E, Iribarne OO, Isla FI (2004) Physical effects of an invading reef building polychaete on an Argentinean estuarine environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **59**: 109 – 120.

Schwinghamer P, Tan FC, Gordon DC (1983) Stable carbon isotope studies on the Pecks Cove mudflat ecosystem in the Cumberland Basin, Bay of Fundy. *Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques* **40** (suppl 1): 262 – 272.

Self RF, Jumars PA (1978) New resource axes for deposit feeders. *Journal of Marine Research* **36**: 627 – 641.

Selleslagh J, Amara R, Laffargue P, Lesourd S, Lepage M, Girardin M (2009) Fish composition and assemblage structure in three eastern English Channel macrotidal estuaries: a comparison with other French estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **81**: 149 – 159.

Seuront L, Souissi S (2002) Climatic control of *Phaeocystis* spring bloom in the Eastern English Channel (1991 – 2000). *La Mer* **40**: 41 – 51.

Seuront L, Vincent D, Mitchell JG (2006) Biologically-inducted modification of seawater viscosity in the Eastern English Channel during a *Phaeocystis globosa* spring bloom. *Journal of Marine Systems* **61:** 118 – 133

Sgro L, Mistri M, Widdows J (2005) Impact of the infaunal Manila clam, Ruditapes philippinarim, on sediment stability. *Hydrobiologia* **550**: 175 – 182.

S.H.O.M. (1968) *Courants de marées dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique.* Imprimerie National, Paris. 287 p.

Siegenthaler U, Sarmiento JL (1993) Atmospheric carbon dioxide and the ocean. *Nature* **365**: 119 – 125.

Simenstad CA, Wissmar RC (1985) δ^{13}C evidence of the origins and fates of organic carbon in estuarine and nearshore food webs. *Marine Ecology Progress Series* **22**: 141 – 152.

Sloth NP, Blackburn TH, Hansen LS, Risgaard-Petersen N, Lomstein BA (1995) Nitrogen cycling in sediments with different organic loading. *Marine Ecology Progress Series* **116**: 163 – 170.

Smith BN, Epstein S (1971) Two categories of ^{13}C/^{12}C ratios for higher plants. *Plant & Cell Physiology* **47**: 380 – 384.

Smith SV, Hollibaugh JT (1993) Coastal metabolism and the oceanic organic carbon balance. *Revue Geophysique* **31**: 75 – 89.

Snelgrove PVR, Blackburn T, Hutchings PA, Alongi DM, Grassle JF, Hummel H, King G, Koike I, Lambshead PJD, Ramsing NB, Solis-Weis V (1997) The importance of marine sediment biodiversity in ecosystem processes. *Ambio* **26**: 578 – 583.

Snelgrove PVR (1998) The biodiversity of macrofaunal organisms in marine sediments. *Biodiversity and Conservation* **7:** 1123 – 1132.

Soetaert K, Herman PMJ, Middelburg JJ (1996) A model of early diagenesis processes from the shelf to abyssal dephts. *Geochimica and Cosmochimica Acta* **60**: 1019 – 1040.

Solorzano L (1969) Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnology and Oceanography* **14**: 799 – 801.

Sommer S, Gutzmann E, Pfannkuche O (2007) Sediments hosting gas hydrates: oases for metazoan meiofauna. *Marine Ecology Progress Series* **337**: 27 – 37.

Spilmont, N (2004) Métabolisme benthique intertidal en milieu marin et estuarien: measures *in situ* de la production et de la respiration, variabilité spatio-temporelle et bilans. *Thèse de Doctorat, Université du Littoral Côte d'Opale, Calais.* **207** p + annexes.

Spilmont N, Migné A, Lefebvre A, Artigas LF, Rauch M, Davoult D (2005) Temporal variability of intertidal benthic metabolism under emersed conditions in an exposed sandy beach (Wimereux, eastern English Channel, France). *Journal of Sea Research* **53** (3): 161 – 167.

Spilmont N, Denis L, Artigas LF, Caloin F, Courcot L, Créach A, Desroy N, Gevaert F, Hacquebart P, Hubas C, Janquin MA, Lemoine Y, Luczak C, Migné A, Rauch M, Davoult D (2009) Impact of the *Phaeocystis globosa* spring bloom on the intertidal benthic compartment in the eastern English Channel: A synthesis. *Marine Pollution Bulletin* **58 (1)**: 55 – 63.

Srivastava DS, Vellend M (2005) Biodiversity-ecosystem function research ; is it revelant to conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **36**: 267 – 294.

Strickland JD, Parsons TR (1972) A practical handbook of seawater analysis. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* **167**: 1 -31.

Sun Y, Torgensen T (2001) Adsorption-desorption reactions and bioturbation transport of ^{224}Ra in marine sediments: a one-dimensional model with applications. *Marine Chemistry* **74**: 227 – 243.

Sundbäck K, Enoksson V, Graneli W, Pettersson K (1991) Influence of sublittoral microphytobenthos on the oxygen and nutrient flux between sediment and water: a laboratory continuous-flow study. *Marine Ecology Progress Series* **74**: 263 – 279.

Sundbäck K, Miles A, Goransson E (2000) Nitrogen fluxes, denitrification and the role of microphytobenthos in microtidal shallow-water sediments: an annual study. *Marine Ecology Progress Series* **200**: 59 – 76.

Sverdrup HU, Johnson MW, Fleming RH (1962) *The oceans: their physics, chemistry and general biology*. Englewood Cliffs, N.J., Prentice Hall.

Sweeting CJ, Barry J, Barnes C, Polunin NVC, Jennings S (2007) Effects of body size and environment on diet-tissue δ^{15}N fractionation in fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **340**: 1-10.

$\mathcal{T}$

Tahey TM, Duineveld GCA, De Wilde PAWJ, Berghuis EM, Kok A (1996) Sediment O_2 demand, density and biomass of the benthos and phytopigments along the northwestern Adriatic coast: the extent of Po enrichment. *Oceanologica Acta* **19**: 117 – 130.

Takahashi T, Feely RA, Weiss RF, Wanninkhof RH, Chipman DW, Sutherland SC, Takahashi TT (1997) Global air-sea flux of CO_2: An estimate based on measurements of sea-air pCO2 difference. *Colloquium paper of National Academy of Sciences, Irvine, CA* **94**: 8292 – 8299.

Takamitsu I, Follows MJ (2003) Upper ocean control on the solubility pump of CO_2. *Journal of Marine Research* **61**: 465 – 489.

Thamdrup B, Hansen JW, Jørgensen BB (1998) Temperature dependence of aerobic respiration in a coastal sediment. *FEMS Microbiology Ecology* **25**: 189 – 200.

Thamdrup B, Canfield DE (2000) Benthic respiration in aquatic sediments. In: Sala OER, Jackson RB, Mooney HA, Horwarth RW (eds) *Methods in ecosystem science*. Springer, **86 – 103** pp.

Thiébaut E, Cabioch L, Dauvin JC, Retière C, Gentil F (1997) Spatio-temporal persistence of the *Abra alba-Pectinaria koreni* muddy-fine sand community of the eastern Bay of Seine. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **77**: 1165 – 1185.

Thornton SF, McManus J (1994) Application of organic carbon and nitrogen stable isotope and C/N ratios as source indicators of organic matter provenance in estuarine system: evidence from the Tay Estuary, Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **38**: 219 – 233.

Thouzeau G, Grall J, Clavier J, Chauvaud L, Jean F, Leynaert A, ni Longphuirt S, Amice E, Amouroux D (2007) Spatial and temporal variability of benthic biogeochemical fluxes associated with macrophytic and macrofaunal distributions in the Thau lagoon (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **72**: 432 – 446.

Thrush SF (1991) Spatial patterns in soft-bottom communities. *Trends in Ecology and evolution* **6**: 75 – 79.

Thrush SF, Hewitt JE, Gibbs M, Lundquist C, Norkko A (2006) Functional role of large organisms in intertidal communities: community effects and ecosystem function. *Ecosystems* **9**: 1029 – 1040.

Tilman D, Wedin D, Knops J (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland systems. *Nature* **379**: 718 – 720.

Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**: 1300 – 1302.

Tilman D (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principals. *Ecology* **80**: 1455 – 1474.

Timmermann K, Banta GT, Glud RN (2006) Linking *Arenicola marina* irrigation behavior to oxygen transport and dynamics in sandy sediments. *Journal of Marine Research* **64**: 915 – 938.

Trimmer M, Gowen RJ, Stewart BM, Nedwell DB (1999) The spring bloom and its impact on benthic mineralization rates in western Irish Sea sediments. *Marine Ecology Progress Series* **185**: 37 – 46.

V

- **Valiela I (1984)** *Marine ecological processes*. Springer.
- **Vander Zanden MJ, Shuter BJ, Lester N, Rasmusen JB (1999)** Patterns of Food Chain Length in Lakes : A Stable Isotope Study. *The American Naturalist* **154**: 406 – 416.
- **Vander Zanden MJ, Rasmussen JB (2001)** Variation in $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ trophic fractionation : implications for aquatic food web. *Limnology and Oceanography* **46 (8)**: 2061 – 2066.
- **Van Duyl FC, Van Raaphorst W, Kop AJ (1993)** Benthic bacterial production and nutrient sediment-water exchange in sandy North Sea sediments. *Marine Ecology Progress Series* **100**: 85 – 95.
- **Van Oeleven D, Moodley L, Soetaert K, Middelburg JJ (2006)** The trophic significance of bacterial carbon in a marine intertidal sediment: results of an *in situ* stable isotope labeling study. *Limnology and Oceanography* **51**: 2349 – 2359.
- **Vanaverbeke J, Steyaert M, Soetaert K, Rousseau V, Van Gansbeke D, Parent JY, Vincx M (2004)** Changes in structural and functional diversity of nematode communities during a spring phytoplankton bloom in the Southern North Sea. *Journal of Sea Research* **52** : 281 – 292.
- **Vantrepotte V (2003)** Caractérisation bio-optique des eaux côtières en Manche orientale pour l'estimation de la production primaire et le suivi des poussées phytoplanctoniques : application à la télédetéction satellitaire « couleur de l'eau » en milieu côtier. *Thèse de Doctorat, Université du Littoral Côte d'Opale, Calais*. **272** p.
- **Velegrakis AF, Michel D, Collins MB, Lafite R, Oikonomou EK, Dupont JP, Huault MF, Lecouturier M, Salomon JC, Bishop C (1999)** Sources, sinks and resuspension of suspended particulate matter in the eastern English Channel. *Continental Shelf Research* **19**: 1933 – 1957.
- **Viollier M, Leconte P, Bougard M, Richard A (1978)** Expérience aéroportée de télédétection (température et couleur de la mer) dans le détroit du Pas de Calais. *Oceanologica Acta* **1**: 265 – 269.
- **Viso AC, Marty JC (1993)** Fatty acids from 28 marine microalgae. *Phytochemistry* **34**: 1521 - 1533.
- **Visser M, Batten S, Becker GA, Bot PCF, Damm P, Danielssen D, Van den Eynde D, Foyn L, Frohse A, Groeneveld G, Laane R, Van Raaphorst W, Radach G, Schultz H, Sündermann J (1996)** Time series analysis of monthly mean data of temperature, salinity, nutrients, suspended matter, phyto- and zoo-plankton at eight locations on the Northwest European Shelf. *Ocean Dynamics* **48**: 299 – 323.
- **Vizzini S, Mazzola A (2006)** Sources and transfer of organic matter in food webs of a Mediterranean coastal environment: Evidence for spatial variability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **66**: 459 – 467.

Volkman JK, Barrett SM, Blackburn SI, Mansour MP, Sikes EL, Gelin F (1998) Microalgal biomarkers: A review of recent research developments. *Organic Geochemistry* **29**: 1163 – 1179.

w

Wada E, Hattori A (1991) Nitrogen in the sea: forms, abundances and rate processes**.** CRC Press, Boca Raton, FL, **208** pp.

Waeles B, Le Hir P, Lesueur P, Delsinne N (2007) Modelling sand/mud transport and morphodynamics in the Seine river mouth (France): an attempt using a process-based approach. *Hydrobiologia* **588**: 69 – 82.

Waldbusser GG, Marinelli RL, Whitlatch RB, Visscher PT (2004) The effects of infaunal biodiversity on biogeochemistry of coastal marine sediments. *Limnology and Oceanography* **49**: 1482 – 1492.

Waldbusser GG, Marinelli RL (2006) Macrofaunal modification of porewater advection: role of species function, species function, species interaction, and kinetics. *Marine Ecology Progress Series* **311**: 217 – 231.

Walker B (1992) Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* **6**: 18 – 23.

Walker BH (1995) Conserving biological diversity through ecosytem resilience. *Conservation Biology* **9**: 747 – 752.

Warner GF, Woodley JD (1975) Suspension-feeding in the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom* **55**: 199 - 210.

Wassmann P (1994) Signifiance of sedimentation for the termination of *Phaeocystis* blooms. *Whorshop on the Ecology of Phaeocystis dominated Ecosystems, Brussels (Belgium)*, January 1991, **81** pp.

Welsh DT, Bartoli M, Nizzoli D, Castaldelli G, Riou S, Viarolli P (2000) Denitrification, nitrogen-fixation, community primary productivity and inorganic-N and oxygen fluxes in an intertidal *Zostera noltii* meadow. *Marine Ecology Progress Series* **208**: 65 – 77.

Welsh DT (2003) It's a dirty job someone has to do it: the role of marine benthic macrofauna in organic matter turnover and nutrient recycling to the water column. *Chemistry and Ecology* **19**: 321 – 342.

Wenzhöfer F, Glud RN (2004) Small-scale spatial and temporal variability in coastal benthic O_2 dynamics: Effects of fauna activity. *Limnology and Oceanography* **49**: 1471 – 1481.

Wheatcroft RA, Olmez I, Pink FX (1994) Particle bioturbation in Massachusetts Bay: Preliminary results using a new deliberate tracer technique. *Journal of Marine Research* **52**: 1129 – 1150.

Widdows J, Brinsley MD, Salked PN, Elliot M (1998) Use of annular flumes to determine the influence of current velocity and biota on material flux at the sediment-water interface. *Estuaries* **21**: 552 – 559.

Widdows J, Lucas JS, Brinsley MD, Salkeld PN, Staff FJ (2002) Investigation of the effects of current velocity on mussel feeding and mussel bed stability using an annular flume. *Helgoland Marine Research* **56**: 3 – 12.

Wilby A (2002) Ecosystem engineering: a trivialized concept? *Tree* **17**: 297 – 345.

Wollast R (1991) The coastal organic carbon cycle: fluxes, sources and sinks. In: Mantoura R.F.C. MJMWR (ed) *Ocean Margin Processe in Global Change*. Wiley & Sons, Chichester, U.K, **365 – 381** pp.

Wollast R (1998) The global coastal ocean. In: Brink KH, Robinson AR (eds) *The Sea*. Wiley & Sons, Chichester, U.K. Vol. 10 **213 – 252** pp.

Woodin SA (1976) Adult-larvae interactions in dense infaunal assemblages: patterns of abundance. *Journal of Marine Research* **341**: 25 – 41.

Y

Yokoyama H, Ishihi Y (2007) Variation in food sources of the macrobenthos along a landsea transect: a stable isotope study. *Marine Ecology Progress Series* **346**: 127 – 141.

Z

Zeitzschel B, Davies JM (1978) Benthic growth chambers. *Rapport et procés-verbaux des réunions/ Conseil permanent international pour l'exploitation de la mer* **173**: 31 – 42.

Zhu Q, Aller RC, Fan Y (2006) A new ratiometric, planar fluorosensor for measuring high resolution, two-dimensional pCO_2 distributions in marine sediments. *Marine chemistry* **101(1-2)**: 40 – 53.

Liste des figures et des tableaux

Liste des figures

Chapitre 1 : Introduction générale

FigureI.1 : Variations observées a) de la température moyenne à la surface du globe, b) du niveau moyen de la mer à l'échelle du globe, selon les données recueillies par les marégraphes (en bleu) et les satellites (en rouge), et c) de la couverture neigeuse dans l'hémisphère Nord en mars–avril. Tous les écarts sont calculés par rapport aux moyennes pour la période 1961-1990 (GIEC, 2007).

FigureI.2 : Les principaux réservoirs de carbone sur Terre (les flux signalés en noirs désignent les échanges existants au cours de la période pré-industrielle (valeurs en $GtC.an^{-1}$) et ceux en rouge les modifications induites par l'homme durant la décennie 1990-2000) (extrait de Benoist, 2009 d'après Denman et al. 2007).

FigureI.3 : Le devenir de la matière organique en milieu marin.

FigureI.4 : Séquence d'oxydation de la matière organique établie selon Froelich et al. (1979) dans les sédiments marins (inspiré de Denis, 1999) et calcul de l'énergie libre standard (kjoules) correspondant au catabolisme d'une mole de Carbone Organique (repris de Chaillou, 2003).

FigureI.5 : Les activités bioturbatrices de la macrofaune benthique (repris de François et al. 1997).

FigureI.6 : Influence des structures biogènes (galeries, terriers) et des transferts de solutés sur la mise en place des fronts redox dans le sédiment (Adapté de Aller, 1994).

FigureI.7 : Les relations hypothétiques entre la richesse spécifique et les attributs fonctionnels de l'écosystème (d'après Lawton, 1994).

FigureI.8 : Carte illustrant la zone d'étude du projet CHARM et la localisation des différents partenaires (données IFREMER).

Chapitre 2 : Physiographie et Biologie de la zone d'étude

FigureII.1 : La Manche, zone de transition entre l'Océan Atlantique et la Mer du Nord.

FigureII.2 : Carte des courants résiduels en Manche (d'après Salomon & Breton, 1991).

FigureII.3 : Les bassins de la Manche (d'après Foveau, 2009).

FigureII.4 : Distribution des différentes fractions sédimentaires en Manche (Bailly du Bois, 2000; d'après Larsonneur et al. 1982).

FigureII.5 : Carte de répartition des sédiments marins en Manche orientale et sud de la Mer du Nord (Carpentier et al. 2009).

FigureII.6 : Distribution spatiale des communautés macrobenthiques en Manche orientale et sud de la Mer du Nord (Carpentier et al. 2009). Carte reprise de San-Vicente Anorve (1995) avec application d'un traitement de type Chi^2 sur des données brutes quantitatives.

FigureII.7 : Carte bathymétrique de la baie de Seine.

FigureII.8 : Schéma de la circulation des masses d'eau en Baie de Seine (redessiné d'après le Hir et al. 1985).

FigureII.9 : Carte actuelle des facies sédimentaires de la partie est de la Baie de Seine. (Méar et al. 2006).

FigureII.10 : Distribution des différentes communautés macrobenthiques présentes en zone subtidale de baie de Seine (d'après Gentil & Cabioch, 1997 dans Ghertsos, 2002).

Figure II.11 : Localisation des stations échantillonnées ARA1, ARA2, ARO1 et ARO2 au cours de cette étude.

Chapitre 3 : Rôle de la macrofaune benthique dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment.

FigureIII.1 : Schéma récapitulatif des différents modes de transport dans le sédiment.

FigureIII.2 : Schéma d'un système à diffusion.

FigureIII.3 : Photographie d'un vélocimétre acoustique à effet Doppler couplé à une microélectrode à O_2 (a) et principe de la méthode de calcul du flux advectif (b).

FigureIII.4 : Localisation des stations échantillonnées ARA1, ARA2, ARO1 et ARO2 au cours de cette étude (Davoult & Gounin, 1995 ; Migné & Davoult, 1995).

FigureIII.5 : Bateaux utilisés lors des campagnes de prélèvement : **Le Sépia II** (A) et **le Côtes de la Manche** (B).

FigureIII.6 : Prélèvement de carottes sédimentaires et de l'eau de fond à l'aide du Carottier Reineck et d'une bouteille Niskin (Photos A. Tous Rius).

FigureIII.7 : Détails du système de fermeture hermétique des carottes. A : coupe longitudinale de la carotte ; B. Photographie du système (Photo L. Denis).

FigureIII.8 : Dispositif d'incubation des carottes sédimentaires. A : représentation schématique ; B : vue d'ensemble (Photo A. Tous Rius).

FigureIII.9 : Représentation schématique de la microélectrode à oxygène Unisense™ OX100. A : vue générale ; B : détail de la pointe de la microélectrode (d'après Janson, 2007).

FigureIII.10 : Schéma des différents éléments du dispositif de mesure de microprofils d'oxygène.

FigureIII.11 : Protocole de sous-échantillonnage effectué pour l'analyse de l'eau interstitielle, de la porosité, de la matière organique et de la macrofaune lors des différentes campagnes.

FigureIII.12 : Exemple de profil obtenu par modélisation avec le logiciel *Profile*®. Les points correspondent au profil mesuré, le trait rouge correspond au profil ajusté grâce au modèle de Berg (1998) et le trait vert correspond au profil de consommation.

FigureIII.13 : Distribution des différentes fractions sédimentaires (selon la classification de Chamley, 1987) dans les sédiments superficiels des trois stations échantillonnées au cours des différentes saisons.

FigureIII.14 : Profils moyens (n = 4) de porosité (abscisses) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) pour les sédiments échantillonnés au cours des différentes campagnes en mer.

FigureIII.15 : Concentrations moyennes d'oxygène dissous mesurées dans l'eau de fond des trois sites échantillonnés entre février et septembre.

FigureIII.16 : Concentrations moyennes d'ammonium mesurées dans l'eau de fond des trois sites échantillonnés entre février et septembre.

FigureIII.17 : Flux totaux moyens d'oxygène dissous (en $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$; + écarts-types) mesurés sur les trois sites et aux différentes saisons.

FigureIII.18 : Flux totaux moyens d'ammonium (en $\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$; + écarts-types) mesurés sur les trois sites et aux différentes saisons.

Figure III.19 : Profils moyens (réalisés à partir de 6 profils) de concentrations d'oxygène (abscisse, en µmol.l^{-1}) en fonction de la profondeur (ordonnées, en mm) mesurés au cours des différentes dates d'échantillonnage sur les différents sites. L'échelle des ordonnées de ARA1 est différente de celle de ARA2 et ARO1 (A) et représentation des flux diffusifs (µmol O_2. $m^{-2}.h^{-1}$; + écarts-types) calculés à partir de ces profils de concentration (B).

Figure III.20 : Profils moyens de concentration d'ammonium (abscisses, en µmol.l^{-1}) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) mesurés au cours des différentes campagnes d'échantillonnage (A) [l'abscisse (a) correspond aux dates de février-mars, avril et septembre alors que l'abscisse (b) correspond à juin-juillet] et représentation des flux diffusifs (µmol NH_4. $m^{-2}.h^{-1}$; + écarts-types) calculés à partir de ces profils de concentration à partir de la loi de Fick (B).

Figure III.21 : Flux d'irrigation moyens d'oxygène (en µmol.$m^{-2}.h^{-1}$; + écarts-types) mesurés sur les trois sites et aux différentes saisons.

Figure III.22 : Flux d'irrigation moyens d'ammonium (en µmol.$m^{-2}.h^{-1}$; + écarts-types) mesurés sur les trois sites et aux différentes saisons.

Figure III.23 : Variations temporelles de l'indice de Shannon (a) et de l'équitabilité (b) sur les trois sites étudiés (ARA1, ARA2 et ARO1).

Figure III.24 : Pourcentage d'abondance et de biomasse des différentes guildes trophiques observées sur les trois sites étudiés.

Figure III.25 : Pourcentage d'abondance et de biomasse des différents modes de bioturbation observés sur les trois sites étudiés.

Figure III.26 : Synthèse des principaux forçages sur la circulation de l'eau en Baie de Seine, y compris les vents, les marées et les circulations haline (modifié d'après Le Hir et al. 1986). La taille des flèches n'est pas proportionnelle à la vitesse des courants dus au vent. (Mear et al. 2006).

Figure III.27 : Transformation de l'azote à proximité de l'interface eau-sédiment (d'après Bonin, 2000).

Figure III.28 : Valeurs moyennes saisonnières des flux totaux et diffusifs d'oxygène [F_{Total} (O_2), F_{Diff}(O_2) ; ARA1 (a) ; ARO1 (b) et ARA2 (c)] et d'ammonium [F_{Total} (NH_4^+), F_{Diff}(NH_4^+) ; ARA1 (d) ; ARO1 (e) ; ARA2 (f)] calculées à la température *in situ* et standardisées à la température annuelle moyenne (Température standard : 12°C, Q_{10}=2,5) durant les quatre campagnes d'échantillonnage. Les losanges noirs et blancs représentent respectivement les flux diffusifs à la température *in situ* et standard annuelle. Les histogrammes gris foncé et gris clair représentent respectivement les flux totaux à la

température *in situ* et standard annuelle. Le premier axe vertical représente les flux diffusifs et le second axe vertical représente les flux totaux.

Figure III.29 : Relation entre le pourcentage de matière organique, les flux diffusifs moyens d'oxygène, d'ammonium (a) et les flux totaux moyens d'ammonium (b) au sein de la communauté à graviers plus ou moins ensablé d'Antifer (ARO1).

Figure III.30 : Contribution relative de chaque paramètre (Température, Apport de Matière Organique, Flux diffusif et Flux d'irrigation) pour chaque flux total annuel d'oxygène dans les trois sites étudiés.

Figure III.31 : Contribution relative de chaque paramètre (Température, Apport de Matière Organique, Flux diffusif et Flux d'irrigation) pour chaque flux total annuel d'ammonium dans les trois sites étudiés.

Figure III.32 : Valeurs moyennes saisonnières (a) des flux d'irrigation d'oxygène $F_{Fauna}(O_2)$ et (b) d'ammonium $F_{Fauna}(NH_4^+)$ observés *in situ* (losanges noirs), calculés à la température standard moyenne et en supprimant l'effet de la matière organique (réf ; 12°C ; losanges blancs) durant les quatre périodes d'échantillonnage.

Figure III.33 : Relation entre les flux d'irrigation moyens d'oxygène et a) – la richesse spécifique, b) – les abondances moyennes (ind.m^{-2}), c) – les biomasses moyennes (g PSLC.m^{-2}) et relation entre les flux d'irrigation moyens d'ammonium et d) – la richesse spécifique, e) – les abondances moyennes (ind.m^{-2}), f) – les biomasses moyennes (g PSLC.m^{-2}). Les carrés, les ronds et les triangles représentent respectivement les stations ARA2, ARA1 et ARO1.

Figure III.34 : Dispositif d'incubation des carottes sédimentaires avec le descriptif du protocole réalisé pour chaque carotte.

Figure III.35 : Flux totaux d'oxygène dissous (µmol.m^{-2}.h^{-1}) observés en fonction de la biomasse (g) d'*E. directus* (a), d'*O. ophiura* (b), de *N. reticulatus* (c) et *d'O. fragilis* (d). L'échelle des ordonnées est plus faible pour *O. fragilis* comparé aux trois autres espèces. La corrélation décrite pour *O. fragilis* (*) n'est pas une relation robuste car elle est calculée uniquement entre 2 points (Danhiez, 2011).

Figure III.36 : Expérimentation en canal à courant : **a.** aquarium de stabulation ; **b.** photographie du canal à courant ; **c**. dispositif du canal à courant ; **d.** sonde SBE 25 et **e**. répartition des 95 points analysés au niveau de la zone expérimentale.

Figure III.37 : Volume moyen de sédiment (m^3) à T_0, T_1 et T_2 au cours des trois séries d'expérimentations (a). Volume moyen de sédiment érodé à T1 et T2 sur les trois séries d'expérimentations (b).

Figure III.38 : Changement de comportement de l'espèce *O. fragilis* en fonction de l'intensité du courant (Davoult & Gounin, 1995).

Chapitre 4 : Analyse par traçage isotopique naturel du fonctionnement trophique de deux communautés benthiques présentes en Manche

Figure IV.1 : Reconstruction classique sur un graphique $\delta^{13}C/\delta^{15}N$ des premiers maillons d'une chaîne alimentaire.

Figure IV.2 : Signatures isotopiques moyennes ($\delta^{13}C$ (‰), A) et ($\delta^{15}N$ (‰), B) de deux sources potentielles de nourriture aux stations ARA1, ARA2, ARO1 et ARO2 de l'hiver 2010 et 2011 (ARO1) à l'été 2010 : matière organique sédimentaire (MOS) et matière organique particulaire en suspension (MOP). Les lignes pointillées symbolisent les regroupements par stations et les barres d'erreur symbolisent les écarts types.

Figure IV.3 : Variations saisonnières des valeurs maximales, minimales, moyennes et des valeurs de spectre de $\delta^{13}C$ (‰) des sources (MOS et MOP) sur les quatre sites.

Figure IV.4 : Comportement alimentaire d'*Owenia fusiformis* modifié de Gambi, 1989 (tiré de Desroy et al. 1997).

Figure IV.5 : Variations saisonnières des valeurs maximales, minimales, moyennes et des valeurs de spectre de $\delta^{13}C$ (‰) des consommateurs sur les quatre sites.

Figure IV.6 : Signatures isotopiques moyennes ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) des sources et des consommateurs des communautés benthiques à *Abra alba*. MOP : matière organique particulaire, MOS : matière organique sédimentaire, AA : *Abra alba*, ED : *Ensis directus*, OO : *Ophiura ophiura*, OW : *Owenia fusiformis*, PK : *Pectinaria koreni*. Les barres d'erreur symbolisent les écarts types et les bandes grisés correspondent aux niveaux trophiques . Les traits verts = limites de l'influence de la MOP de l'eau de surface et les traits bleus = limites de l'influence de la MOS des sédiments superficiels ; ces limites ont été calculées en tenant compte du fractionnement de 1 – 2 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et de 2,5 – 4,5 ‰ pour le $\delta^{15}N$.

Figure IV.7 : Signatures isotopiques moyennes ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) des sources et des consommateurs des communautés benthiques à *Ophiothrix fragilis*. MOP : matière organique particulaire, MOS : matière organique sédimentaire, OF : *Ophiothrix fragilis*. Les barres d'erreur symbolisent les écarts types et les bandes grisés correspondent aux niveaux trophiques. Les traits verts = limites de l'influence de la MOP de l'eau de surface et les traits bleus = limites de l'influence de la MOS des sédiments superficiels ; ces limites ont été calculées en tenant compte du fractionnement de 1 – 2 ‰ pour le $\delta^{13}C$ et de 2,5 – 4,5 ‰ pour le $\delta^{15}N$.

Figure IV.8 : $\delta^{15}N$ (moyennes ± écarts types) des six espèces aux périodes hivernales et estivales. Les camemberts représentent la contribution de la MOS et de la MOP dans le régime alimentaire de ces espèces.* : données manquantes car absence d'*Abra alba* en Hiver sur le site de Baie de Seine.

Figure IV.9 : Comparaison des moyennes annuelles des $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ de la MOP et de la MOS de cette étude avec les données de la bibliographie [Salomon & Mook, 1981 (sud de la Mer du Nord) ; Mariotti et al. 1984 (Estuaire de Scheldt, Pays Bas); Hedges et al. 1997 ; Riera et al. 1999 (Baie de l'Aiguillon, France); Savoye et al. 2003 (Baie de Seine, France); Vizzini et al. 2006 (Bassin Stagnone di Marsala, Italie); Abreu et al. 2007 (Lagune de Patos, Brésil); Carlier et al. 2007 (Baie de Banyuls-sur-Mer, France)].

Figure IV.10 : Représentation schématique du fleuve côtier (tiré de Rauch, 2007 ; d'après Brylinski et al. 1991).

Figure IV.11 : Débits instantanés de la Seine enregistrés au barrage de Poses entre 1998 et 2012 (sources : SNS).

Chapitre 5
Synthèse et Perspectives de recherche

Figure V.I : Technique des Optodes Planaires

Figure V.II : Technique des SPI (Sediment Profile Imagery)

Figure V.III : Technique de la Tomodensitométrie Axiale

Liste des tableaux

Chapitre 2 : Zone d'étude, Méthodes et Echantillonnage

Tableau II.1 : Sites étudiés.

Chapitre 3 : Rôle de la macrofaune benthique dans les échanges de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment.

Tableau III.1 : Dates, heures, hauteurs d'eau, températures et salinités de l'eau de fond lors des différents prélèvements.

Tableau III.2 : Coefficients de diffusion moléculaire à D_O 0°C et du coefficient a pour les deux composés dissous étudiés.

Tableau III.3 : Fractions granulométriques dérivées de la classification de Larsonneur (1977).

Tableau III.4 : Caractéristiques sédimentaires [porosité et pourcentage de matière organique (exprimé par rapport à la masse de sédiment sec)] des sédiments superficiels étudiés.

Tableau III.5 : Richesses spécifiques moyennes (Nb espèces.0,016m^{-2} ; + écarts-types), abondances moyennes (ind.m^{-2}; + écarts-types) et biomasses moyennes (mg PSLC.m^{-2};+ écarts-types), diversité de Shannon-Weaver (H') et indice de Piélou (J, équitabilité) enregistrées aux stations échantillonnées lors des différentes campagnes en mer. - : absence de données.

Tableau III.6 : Pourcentage de matière organique (exprimé par rapport à la masse de sédiment sec) des sédiments superficiels et flux diffusifs d'oxygène et d'ammonium correspondant (après standardisation pour la température) sur les trois sites étudiés.

Tableau III.7 : Coefficients de corrélation de Pearson entre les flux d'irrigation d'oxygène, d'ammonium, les paramètres de bases et les valeurs de richesse spécifique, d'abondance et de biomasse de chaque guilde trophique et mode de bioturbation. Les coefficients significatifs à $p < 0,05$ apparaissent en rouge, à $p < 0,01$ en vert et à $p < 0,001$ en bleu.

Tableau III.8 : Bilan des processus de production primaire et de respiration benthique pour les communautés à *Abra alba*, à *Ophiothrix fragilis* et à *Ophelia borealis* de Manche et du sud de la Mer du Nord.

Chapitre 4 : Analyse par traçage isotopique naturel du fonctionnement trophique de deux communautés benthiques présentes en Manche

Tableau IV.1 : Calendrier des campagnes en mer. En rouge les campagnes au cours desquelles seule une des deux stations a pu être échantillonnée (ARA1 en février 2010 et ARO1 en mars 2011). - : pas de prélèvements.

Tableau IV.2 : Liste des compartiments étudiés, des engins utilisés pour les prélèvements, du matériel récolté et des analyses effectuées sur les échantillons prélevés sur les quatre sites observés. Les étapes de décalcification sont expliquées dans le chapitre II au paragraphe II.5.2.a.

Tableau IV.3 : Valeurs moyennes saisonnières (± écarts-types) de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ (‰) de la MOS et MOP aux stations ARA1, ARA2, ARO1 et ARO2. Les valeurs de profondeur, de salinité (S) et de température (T) ont également été indiquées.

Tableau IV.4 : Valeurs et significativité des tests de Kruskall-Wallis entre les stations pour les données de valeurs minimales, maximales, moyennes et spectres de $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$.

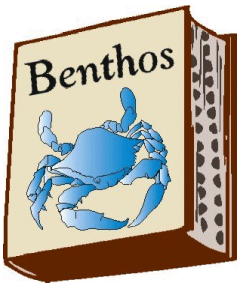
Tableau IV.5 : Résultats des tests statistiques sur les différences entre les sites ARA1/ARA2 et ARO1/ARO2 et les variations saisonnières (tests de Mann-Whitney) pour les six espèces cibles. Seuil de risque alpha : 5%.

Tableau IV.6 : Pourcentage de la matière organique particulaire en suspension et de la matière organique sédimentaire, profondeur de pénétration de l'oxygène et valeurs des flux diffusifs et d'irrigation ($\mu mol.m^{-2}.h^{-1}$) observées sur les stations ARA1, ARA2, ARO1 et ARO2.

Chapitre 5
Synthèse et Perspectives de recherche

Tableau V.I : Rôle de la biodiversité marine dans le maintien des fonctions, biens et services écosystémiques (Heip et al. 1999).

Annexes



Liste des annexes

Annexe I : Graphiques des analyses granulométriques (4 stations et 4 saisons), histogrammes de fréquence pondérale et courbes cumulatives.

Annexe II : Guildes trophiques et modes de bioturbation des organismes macrobenthiques observés au sein des communautés des sables fins à *Abra alba* de Baie de Seine et de Gravelines.

Annexe III : Guildes trophiques et modes de bioturbation des organismes macrobenthiques observés au sein des communautés des graviers plus ou moins ensablés d'Antifer et des cailloutis du Cap Gris Nez.

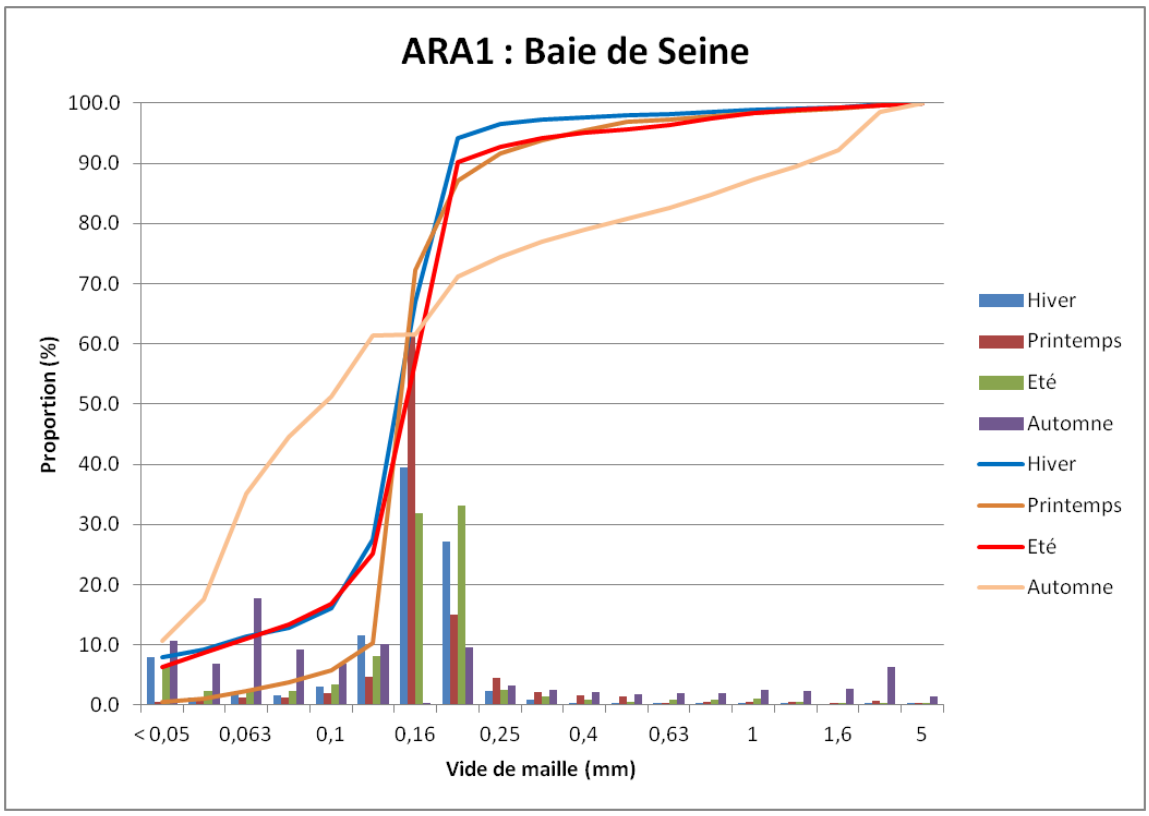
Annexe IV : Présentation des six espèces étudiées pour le fonctionnement trophique des communautés à *Abra alba* et à *Ophiothrix fragilis*.

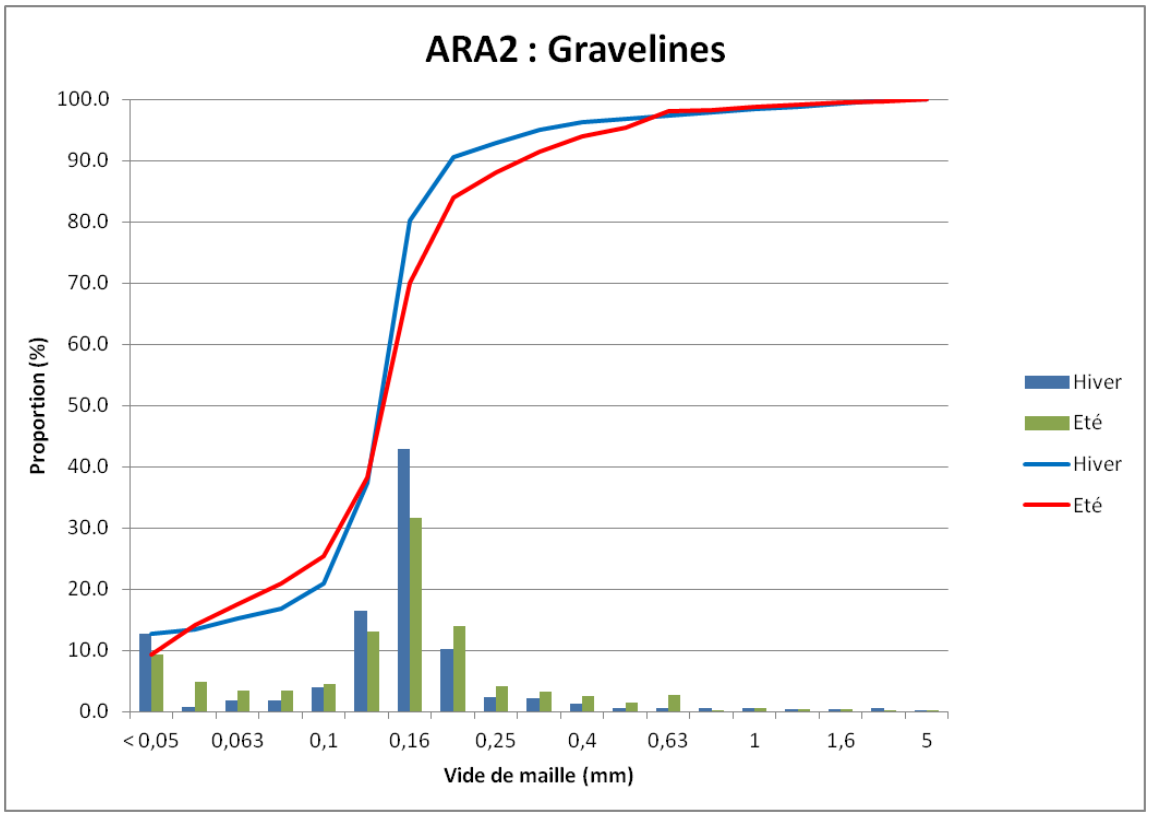
Annexe V : Matériels utilisés au Laboratoire**.**

Annexe I

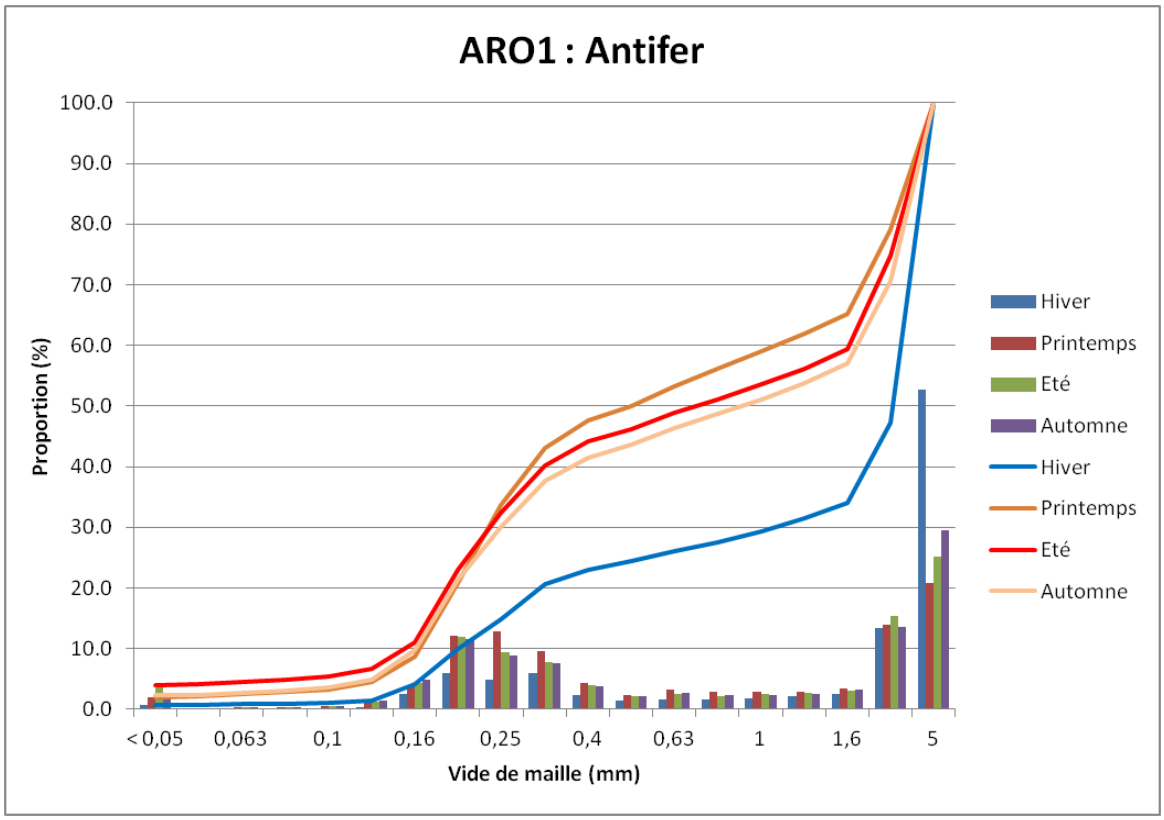
Graphiques des analyses granulométriques (4 stations et 4 saisons), histogrammes de fréquence pondérale et courbes cumulatives.

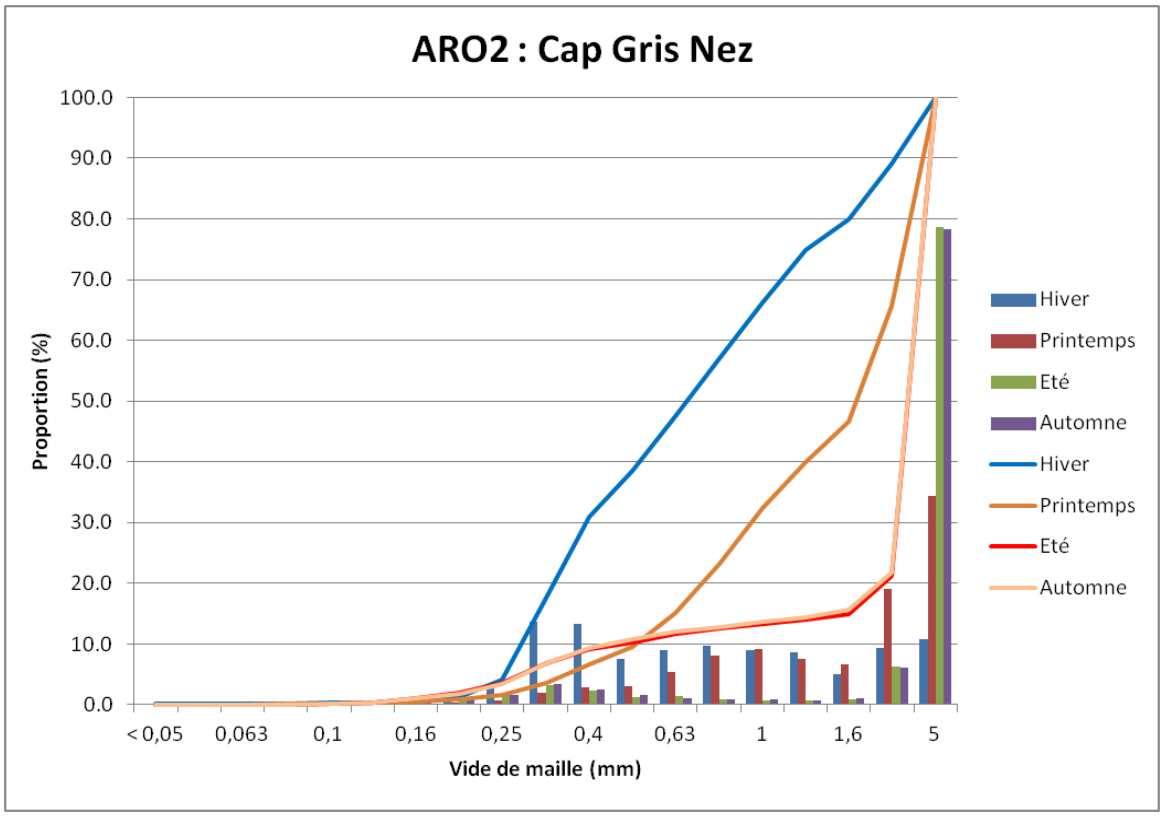
- **Communautés à *Abra alba***





- **Communautés à *Ophiothrix fragilis***





Annexe II : Données faunistiques	Communautés des sables fins à Abra alba Baie de Seine et Gravelines			
Espèces	**Baie de Seine**	**Gravelines**	**Guilde trophique**	**Type bioturbateur**
Mollusques bivalves				
Abra alba (Wood, 1802)	x	x	Mixte	Biodiffuseur
Ensis directus (Conrad, 1843)	x	x	Suspensivore	Biodiffuseur à tendance régénérateur
Ensis sp. (Schumacher, 1817)	x		Suspensivore	Biodiffuseur à tendance régénérateur
Lutraria angustior (Philippi, 1844)	x		Suspensivore	Biodiffuseur
Macoma balthica (Linnaeus, 1758)		x	Mixte	Biodiffuseur
Myssella bidentata (Montagu, 1803)	x	x	Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Nucula nitidosa (Winckworth, 1930)	x		Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Phaxas pellucidus (Pennant, 1777)	x		Suspensivore	Biodiffuseur
Spisula subtruncata (Costa, 1778)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur
Tellina fabula (Gmelin, 1791)	x	x	Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Tellina tenuis (Da Costa, 1778)		x	Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Thracia papyracea (Poli, 1791)	x		Suspensivore	Biodiffuseur
Venerupis pullastra (Montagu, 1803)		x	Suspensivore	Biodiffuseur
Gastéropodes				
Acteon tornatilis (Linnaeus, 1758)	x		Carnivore	Biodiffuseur
Euspira pulchella (Risso, 1826)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Nassarius reticulatus (Linnaeus, 1758)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Amphipodes				
Abdulomelita obtusata (Montagu, 1813)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Ampelisca brevicornis (Costa, 1853)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur
Ampelisca tenuicornis (Liljeborg, 1855)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur
Atylus falcatus (Metzger, 1871)		x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Atylus swammerdami (Milne-Edwards, 1830)		x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Bathyporeia elegans (Watkin, 1938)	x		Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Corophium sextonae (Crawford, 1937)	x	x	Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Leucothoe incisa (Robertson, 1892)	x	x	Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Melita palmata (Montagu, 1804)		x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Orchomene nana (Kroyer, 1846)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur
Pariambus typicus (Kroyer, 1884)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Perioculodes longimanus (Bate & Westwood, 1868)	x		Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Perrierella audouiniana (Bate, 1857)		x	Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Photis longicaudata (Bate & Westwood, 1862)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur
Stenothoe marina (Bate, 1856)		x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Urothoe poseidonis (Reibish, 1905)		x	Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur

Annélides polychétes				
Ampharete balthica (Eliason, 1955)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Aphrodita aculeata (Linnaeus, 1758)	x		Carnivore	Biodiffuseur
Capitella capitata (Fabricius, 1780)		x	Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Cauleriella alata (Southern, 1914)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Chaetozone christei (Chambers, 2000)		x	Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Chaetozone gibber (Woodham & Chambers, 1994)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Cirratulus cirratus (O.F. Müller, 1776)		x	Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Eteone longa (Fabricius, 1780)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Eteone picta (Quatrefagues, 1865)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Eumida bahusiensis (Bergstrom, 1914)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Eumida sanguinea (Örsted, 1843)		x	Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Eunereis longissima (Johnston, 1840)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Gattyana cirrhosa (Pallas, 1766)		x	Carnivore	Biodiffuseur
Glycera tridactyla (Schmarda, 1861)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Glycinde nordmanni (Malmgren, 1866)	x		Carnivore	Biodiffuseur
Heteromastus filiformis (Claparède, 1864)	x	x	Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Lanice conchilega (Pallas, 1766)	x	x	Mixte	Convoyeur inverse
Magelona johnstoni (Licher & Mackie, 2000)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Malmgrenia arenicolae (Saint-Joseph, 1888)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Malmgrenia glabra (Malmgren, 1865)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Nephtys assimilis (Örsted, 1843)	x		Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Nepthys caeca (Fabricius, 1780)	x		Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Nephtys cirrosa (Ehlers, 1868)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Nephtys hombergii (Savigny in Lamarck, 1818)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Nephtys sp. (Cuvier,1817)		x	Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Notomastus latericeus (Sars, 1851)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Owenia fusiformis (Delle Chiaje, 1841)	x	x	Mixte	Convoyeur inverse
Pectinaria koreni (Malmgren, 1866)	x	x	Déposivore de sub-surface	Convoyeur
Pholoe balthica (Oersted, 1843)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Phyllodoce groenlandica (Oersted, 1842)		x	Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Phyllodoce longipes (Kinberg, 1866)		x	Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Phyllodoce mucosa (Örsted, 1843)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Pomatoceros sp. (Philippi, 1844)	x		Suspensivore	-
Pseudopolydora pulchra (Carazzi, 1895)	x		Déposivore de surface	Convoyeur inverse
Sabella pavonina (Savigny, 1820)	x		Suspensivore	Convoyeur inverse
Scalibregma celticum (Mackie, 1991)	x		Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur à galerie
Sigalion mathildae (Audouin & Milne Edwards in Cu	x		Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Spiophanes bombyx (Claparede, 1870)	x	x	Déposivore de surface	Convoyeur inverse
Sthenelais boa (Johnston, 1840)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur à galerie

Cumacés				
Bodotria arenosa (Goodsir, 1843)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur
Bodotria scorpioides (Montagu, 1804)		x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Diastylis bradyi (Norman, 1879)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Diastylis laevis (Norman, 1869)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur
Mysidacés				
Mesopodopsis slabberi (Van Beneden, 1861)		x	Suspensivore	Biodiffuseur
Schistomysis spiritus (Norman, 1860)		x	Suspensivore	Biodiffuseur
Décapodes				
Carcinus maenas (Linnaeus, 1758)		x	Carnivore	Régénérateur
Cestopagurus timidus (Roux, 1830)		x	Carnivore	Biodiffuseur
Crangon crangon (Linnaeus, 1758)		x	Carnivore	Biodiffuseur
Larve de décapode	x	x	Carnivore	Régénérateur
Liocarcinus arcuatus (Leach, 1814)		x	Carnivore	Régénérateur
Liocarcinus holsatus (Fabricius, 1789)		x	Carnivore	Régénérateur
Liocarcinus marmoreus (Leach, 1814)	x	x	Carnivore	Régénérateur
Liocarcinus sp. (bébé) (Stimpson, 1871)	x	x	Carnivore	Régénérateur
Macropodia linaresi (Forest & Alvarez, 1964)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Pagurus bernhardus (Linnaeus, 1758)		x	Carnivore	Biodiffuseur
Philocheras bispinosus (Hailstone, 1835)	x		Carnivore	Biodiffuseur
Echinodermes				
Acrocnida brachiata (Montagu, 1804)	x	x	Suspensivore	Biodiffuseur
Asterias rubens (Linnaeus, 1758)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Asterias rubens (petite) (Linnaeus, 1758)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Ophiura albida (Forbes, 1839)	x	x	Mixte	Biodiffuseur
Ophiura ophiura (Linnaeus, 1758)	x	x	Mixte	Biodiffuseur
Ophiura sp. (Lamarck, 1801)		x	Mixte	Biodiffuseur
Cnidaires				
Urticina felina (Linnaeus, 1767)		x	Carnivore	-
Nemertes				
Nemertina sp. (Schultze, 1851)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Tubulanus polymorphus (Renier, 1804)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Actinaires				
Edwarsia sp.		x	-	-
Poissons				
Gobies sp. (Cuvier, 1816)	x		Mixte	Biodiffuseur

Annexe III : Données faunistiques		Communautés des graviers plus ou moins ensablés : Antifer		
		Communuatés des Cailloutis : Cap Gris Nez		
Espèces	**Baie de Seine**	**Cap Gris Nez**	**Guilde trophique**	**Type bioturbateur**
Mollusques bivalves				
Dosinia exoleta (Linnaeus, 1758)	x	x	Suspensivore	Biodiffuseur
Lutraria angustior (Philippi, 1844)	x		Suspensivore	Biodiffuseur
Modiolus modiolus (Linnaeus, 1758)	x	x	Suspensivore	Biodiffuseur
Nucula hanleyi (Winckworth, 1931)	x		Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Striarca lactea (Linnaeus, 1758)		x	Suspensivore	Biodiffuseur
Tellina donacina (Linnaeus, 1758)	x		Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Sipunculiens				
Phascolion strombi (Montagu, 1804)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur
Gastéropodes				
Buccinum undatum (Linnaeus, 1758)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Calliostoma zizyphinum (Linnaeus, 1758)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Crepidula fornicata (Linnaeus, 1758)		x	Suspensivore	Biodiffuseur
Emarginula conica (Lamarck, 1801)		x	Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Euspira pulchella (Risso, 1826)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Gibbula cineraria (Linnaeus, 1758)	x	x	Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Trivia monacha (da Costa, 1778)		x	Carnivore	Biodiffuseur
Amphipodes				
Abdulomelita obtusata (Montagu, 1813)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Ampelisca spinipes (Boeck, 1861)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur
Ampelisca tenuicornis (Liljeborg, 1855)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur
Atylus swammerdami (Milne-Edwards, 1830)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Ericthonius brasiliensis (Dana, 1852)	x	x	Suspensivore	Biodiffuseur
Gammaropsis maculata (Johnston, 1828)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Melita gladiosa (Bate, 1862)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Orchomene nana (Kroyer, 1846)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Phtisica marina (Slabber, 1769)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Photis longicaudata (Bate & Westwood, 1862)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Stenothoe marina (Bate, 1856)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Urothoe brevicornis (Bate, 1862)	x		Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Urothoe elegans (Bate, 1857)	x		Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur

Annélides polychétes				
Ampharete balthica (Eliason, 1955)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Aonides oxycephala (Sars, 1862)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Aphelochaeta marioni (de Saint Joseph, 1894)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Capitella capitata (Fabricius, 1780)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Cauleriella alata (Southern, 1914)			Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Chaetopterus variopedatus (Renier, 1804)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Chaetozone christei (Chambers, 2000)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Chaetozone gibber (Woodham & Chambers, 1994)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Chaetozone setosa (Malmgren, 1867)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Cirratulus cirratus (O.F. Müller, 1776)			Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Eteone picta (Quatrefagues, 1865)	x		Carnivore	Biodiffuseur
Euclymene sp. (Verrill, 1900)	x		Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur à galerie
Eumida sanguinea (Örsted, 1843)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Glycera gigantea (Quatrefages, 1866)	x		Carnivore	Biodiffuseur
Glycera lapidum (Quatrefages, 1865)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Glycinde nordmanni (Malmgren, 1866)	x		Carnivore	Biodiffuseur
Harmothoe extenuata (Grube, 1840)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Harmothoe impar (Johnston, 1839)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Harmothoe spinifera (Ehlers, 1864)	x		Carnivore	Biodiffuseur
Kefersteinia cirrata (Keferstein, 1862)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Lanice conchilega (Pallas, 1766)	x		Mixte	Convoyeur inverse
Laonice cirrata (M. Sars, 1851)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Lepidonotus squamatus (Linnaeus, 1758)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Lumbrineris tetraura (Schmarda, 1861)	x		Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Malmgrenia glabra (Malmgren, 1865)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Malmgrenia marphysae (McIntosh, 1876)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Nematonereis unicornis (Schmarda, 1861)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Nephtys cirrosa (Ehlers, 1868)	x		Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Nephtys hombergii (Savigny in Lamarck, 1818)	x		Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Notomastus latericeus (Sars, 1851)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Owenia fusiformis (Delle Chiaje, 1841)	x		Mixte	Convoyeur inverse
Pholoe balthica (Oersted, 1843)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Phyllodoce longipes (Kinberg, 1866)	x		Carnivore	Biodiffuseur à galerie
Poecilochaetus serpens (Allen, 1904)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur à galerie
Polycirrus sp. (Grube, 1850)	x	x	Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur à galerie
Pomatoceros sp. (Philippi, 1844)	x	x	Suspensivore	-
Scalibregma celticum (Mackie, 1991)	x		Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur à galerie
Subadyte pellicida (Ehlers, 1864)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Syllidae sp. (Grube, 1850)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Terebellides stroemi (Sars, 1835)	x		Mixte	Convoyeur inverse

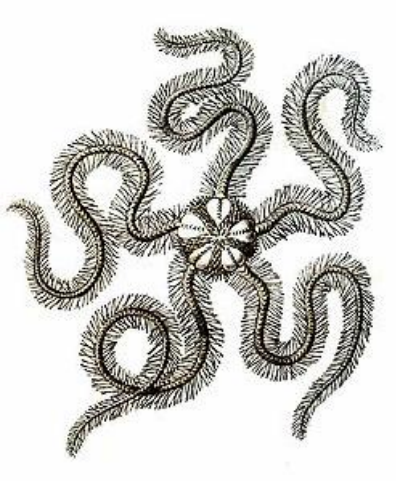
Cumacés				
Bodotria scorpioides (Montagu, 1804)	x		Déposivore de surface	Biodiffuseur
Mysidacés				
Gastrosaccus spinifer (Goës, 1864)	x	x	Déposivore de surface	Biodiffuseur
Anthura gracilis (Montagu, 1808)	x	x	Déposivore de sub-surface	Biodiffuseur
Décapodes				
Anapagurus hyndmanni (Bell, 1845)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Paguridae sp. (bébé) (Latreille, 1802)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Ebalia tumefacta (Montagu, 1808)	x	x	Carnivore	Régénérateur
Galathea intermedia (Liljeborg, 1851)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Hyas coarctatus (Leach, 1816)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Liocarcinus holsatus (Fabricius, 1789)	x		Carnivore	Régénérateur
Liocarcinus marmoreus (Leach, 1814)	x	x	Carnivore	Régénérateur
Liocarcinus pusillus (Leach, 1816)		x	Carnivore	Régénérateur
Macropodia rostrata (Linnaeus, 1761)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Pandalina brevirostris (Rathke, 1843)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Pandalus montagui (Leach, 1814 in Leach)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Pilumnus hirtellus (Linnaeus, 1761)	x		Carnivore	Régénérateur
Pisidia longicornis (Linnaeus, 1767)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Pontophilus spinosus (Leach, 1815)	x		Carnivore	Biodiffuseur
Upogebia deltaura (Leach, 1815)	x		Suspensivore	Biodiffuseur
Echinodermes				
Asterias rubens (Linnaeus, 1758)	x	x	Carnivore	Biodiffuseur
Ophiothrix fragilis (Abildgaard, in O.F. Müller, 1789	x	x	Suspensivore/Déposivore de surface	Biodiffuseur
Ophiura albida (Forbes, 1839)	x	x	Suspensivore	Biodiffuseur
Psammechinus miliaris (P.L.S. Müller, 1771)	x	x	Mixte	Regénérateur/Biodiffuseur
Cnidaires				
Alcyonium digitatum (Linnaeus, 1758)		x	Carnivore	-
Metridium senile (Linnaeus, 1761)	x	x	Suspensivore	-
Urticina felina (Linnaeus, 1767)	x	x	Carnivore	-

Annexe IV

Présentation des six espèces étudiées pour le fonctionnement trophique des communautés à *Abra alba* et *à Ophiothrix fragilis.*

I. *Ophiothrix fragilis*
II. *Abra alba*
III. *Ensis directus*
IV. *Owenia fusiformis*
V. *Pectinaria koreni*
VI. *Ophiura ophiura*

I. *Ophiothrix fragilis*



I.1. Systématique

Ophiothrix fragilis (Abildgaard, 1789)

Embranchement : Echinodermes

Classe : Ophiurides

Ordre : Ophiures

Famille: Ophiothrichidés

Nom usuel : ophiure singe

I.2. Morphologie et biométrie

Cette espèce, présentant une grande variabilité de couleurs, est formée d'un disque central, aplati dorso-ventralement, d'où rayonnent cinq bras non ramifiés, minces et articulés. Le diamètre du disque est de 0,2 mm à la métamorphose (Davoult et al. 1990 b) et peut atteindre environ 15 mm (Davoult et al. 1990 b). La croissance des adultes benthiques est de 1,1 mm par mois en moyenne (Davoult et al. 1990 b) et des relations "taille-poids" ont pu être établies:

$P=0,22D^{2,80}$ (Georges & Warwick, 1985)
$P=0,32D^{2,72}$ (Davoult, 1989)
$P=0,42D^{2,74}$ (Davoult et al. 1992)

avec P: poids sec libre de cendre en mg, D: diamètre du disque en mm.

Le carbone et l'azote total de ces organismes représente respectivement 24 % et 3 % du poids sec. La part de carbone organique varie avec la taille: environ 8% pour les individus de taille inférieure à 8 mm (diamètre du disque) et environ 13% pour les individus de taille supérieure à 8 mm (Davoult et al. 1992).

I.3. Habitat

Ophiothrix fragilis est présente dans les zones intertidales, subtidales, à fort hydrodynamisme, jusqu'à environ 85 m de profondeur (Cabioch, 1968) et sur des fonds caillouteux (Cabioch, 1968; Davoult et al. 1990 a), graveleux (Gentil, 1976) ou hétérogènes envasés (Warner, 1971).

Cette espèce a un comportement agrégatif et forme des bancs dont la densité est évaluée à plusieurs centaines d'individus par mètre carré (Cabioch, 1968; Gentil, 1976) et quelquefois plusieurs milliers (Warner, 1971; Broom, 1975). La plupart des auteurs estime que le réseau dense formé par la forte agrégation des ophiures leur permet de mieux résister au courant (Warner, 1971; Broom, 1975). Lorsque le courant devient trop fort pour permettre aux ophiures de garder leur posture suspensivore, celles-ci se plaquent sur le sédiment pour offrir le moins de prise possible au courant. Les individus de grande taille (diamètre du disque ≥ 8 mm) forment alors un réseau superficiel en s'accrochant les uns aux autres par l'extrémité de leurs bras. Les individus de 4 à 8 mm de diamètre sont en général placés sous ce réseau et les plus petits individus (diamètre de 0,2 à 4 mm) sont d'abord abrités dans les bourses des adultes, puis s'accrochent entre les épines des bras ou sur la partie aborale du disque des plus grands individus (Davoult et al. 1990 a ; Gounin, 1993).

Ces fortes agrégations peuvent également favoriser la sédimentation des particules en suspension : la posture suspensivore des individus (bras dressés verticalement dans le courant) entraînent un affaiblissement du courant (Warner, 1971).

Enfin, cette concentration assure une fertilisation rapide des gamètes durant la saison de reproduction (Warner, 1971). En Manche orientale, les bancs d'ophiures sont monospécifiques (Gentil, 1976), alors qu'ils sont composés à la fois d'*Ophiothrix fragilis* et d'*Ophiocomina nigra* en Manche occidentale (Cabioch, 1968).

I.4. Reproduction et développement

L'espèce est gonochorique et la fécondation est externe. Les dix gonades réniformes, de couleur blanche chez le mâle et rose-orangé chez la femelle, sont localisées au niveau du disque et disposées par paires. Ces gonades apparaissent progressivement au cours de la maturation. Certains individus peuvent être hermaphrodite, mais leurs proportions ne dépassent pas 1% (Davoult et al. 1990 b).

L'évolution gonadique chez *Ophiothrix fragilis* suit le schéma général défini chez les ophiures (Tyler, 1977). Davoult et al. (1990 b) montrent une tendance saisonnière dans le développement des gonades : maturation printanière et ponte estivale, avec toutefois la présence en toute saison d'individus matures. Pedrotti (1993) observe plusieurs pontes dans l'année. Les plus petits individus mâles et femelles ayant des gamètes matures, mesurent respectivement 3 et 5 mm (Davoult et al. 1990 b).

L'attitude caractéristique de l'ophiure pour l'émission des gamètes a été observée en laboratoire: elle soulève son disque en se dressant sur ses cinq bras, expulsant les produits génitaux par les dix fentes génitales grâce à la contraction des muscles enveloppant les gonades et des muscles du disque (Gounin, 1993).

I.5. Nutrition

Ophiothrix fragilis est microphage avec différents modes de nutrition : suspensivore passif, actif (Broom, 1975 ; Warner & Woodley, 1975), et déposivore en fonction des conditions environnantes. En milieu naturel, le comportement de suspensivore passif est dominant (filtration) et l'activité déposivore semble être utilisée pendant les périodes de fort hydrodynamisme (Gounin, 1993).

Quand l'animal adopte un comportement suspensivore, le disque est maintenu prés du fond, la face orale vers le bas, supporté par 2 à 3 bras flexibles orientés oralement vers le substrat qui permettent le maintien sur le fond. Les bras restant sont courbés aboralement et étendus verticalement au-dessus du disque. Le nombre de bras de support dépend de la densité de la population : très dense, 2 bras de support, moins dense, 3 bras (Loczak, 2007). Les particules captées sont ensuite acheminer vers la bouche sous forme de boulettes (Warner & Woodley, 1975).

L'activité de filtration dépend également de la vitesse du courant. Schématiquement, les ophiures dressent les bras pour des vitesses de courants entre 0 et 20 cm.s-1, pour des vitesses supérieures à 25 cm.s-1, les bras sont couchés. Les bras se couchent également dans certaines situations où la charge particulaire non utilisable est trop importante (Warner & Woodley, 1975). Davoult (1994) établit qu'un courant entre 8 et 10 cm.s-1 permet un comportement nutritif optimal (tous les bras dressés).

L'*O. fragilis* se nourrit essentiellement de phytoplancton (diatomées et dinoflagellés, Warner & Woodley, 1975), mais aussi de matière organique détritique (Gounin, 1993). Davoult (1995) a démontré que la nutrition augmentait avec la disponibilité alimentaire. *O. fragilis* se nourrissant principalement de phytoplancton (très abondant au printemps : Avril à Juin), son activité alimentaire augmente donc au printemps.Par ailleurs, comme les ophiures n'ont pas d'anus, le matériel non digestible ainsi qu'une partie de la nourriture va être égérée vers le fond.

Ainsi les bancs d'ophiures ont un rôle important de transfert de matière du compartiment pélagique au compartiment benthique dans des zones pourtant à fort

hydrodynamisme (Davoult et al. 1994). La forte dominance d'une espèce suspensivore agit comme un capteur de nutriments exogènes et ne peut qu'enrichir le benthos au dépend de la masse d'eau.

I.6. Respiration

Peu d'informations sont disponibles sur la respiration des échinodermes. Etant donné leurs faibles activités locomotrices et leurs faibles développements musculaires, ils sont supposés avoir un taux respiratoire relativement bas (Lawrence & Lane, 1982). Selon Boolootian (1966), ce taux est dépendant de la taille, de l'état nutritionnel, du cycle de reproduction de l'animal et des facteurs environnementaux tels que la teneur en oxygène et la température. La consommation d'oxygène par *Ophiothrix fragilis* est estimée à 1,5 ml par gramme de poids frais et par jour (Ursin, 1960 in Lawrence & Lane, 1982).

I.7. Excrétion et égestion

Les échinodermes sont considérés comme étant ammonotéliques. L'excrétion ammoniaquée a été mesurée sur des individus provenant de la population d'*Ophiothrix fragilis* du détroit du Pas de Calais (Davoult et al. 1991). Des variations saisonnières ont été mises en évidence: de 0,72 $\mu gN.ind^{-1}.h^{-1}$ en novembre à 1,92 $\mu gN.ind^{-1}.h^{-1}$ en juin. Des variations significatives au cours d'un cycle de marée sont également notées, probablement liés au comportement suspensivore discontinu de l'espèce.

L'égestion a également été mesurée (Davoult & Gounin, 1995): des variations saisonnières quantitatives et qualitatives des fèces, sans doute liées à la disponibilité de nourriture dans le milieu, sont mises en évidence. La quantité de fèces récoltée est maximale en mai (54,0 $mg.ind^{-1}.j^{-1}$; quantité mesurée en poids sec) et minimale en novembre (9,2 $mg.ind^{-1}.j^{-1}$) et la proportion d'azote dans ces fèces varie de 1,35% du poids sec en mai à 0,12 % en novembre.

I.8. Prédation et commensalisme

Warner (1971) observe la prédation d'*Ophiothrix fragilis* par l'anémone *Urticina felina*, l'étoile de mer *Asterias rubens* et les crabes *Macropipus puber* et *Cancer pagurus*. Cependant, l'analyse des contenus stomacaux de ces espèces montre qu'*O. fragilis* est faiblement représentée dans leurs régimes alimentaires (quelques épines et morceaux de bras).

O. fragilis ne subit pas une grande prédation sans doute en raison de sa faible valeur nutritive (Holme, 1953).

L'annélide *Scalisetosus pellucidus* est régulièrement trouvé sur *Ophiothrix fragilis* (Davoult *et al*, 1990a).

Bibliographie

Boolootian RA (1966) Reproductive physiology. In: Sons W (eds) *Physiology of Echinodermata*, Boolootian, New York, **561-613** pp.

Broom DM (1975) Aggregation behaviour of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **55**: 191 - 197.

Cabioch L (1968) Contribution à la connaissance des peuplements benthiques en Manche Occidentale. *Cahier de Biologie Marine* **IX**: 493 – 720.

Davoult D (1989) Structure démographique et production de la population d'*Ophiothrix fragilis (*Abildgaard) du détroit du Pas de Calais, France. *Vie Marine* hors série **10**: 116 – 127.

Davoult D, Gounin F, Richard A (1990 a) Ecologie des bancs d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) var. *pentaphyllum* du détroit du Pas-de-Calais (France). In: Ridder D, Lahaye, Jangoux (eds) *Echinoderm Research*, Balkema, Rotterdam, **159-164** .

Davoult D, Gounin F, Richard A (1990 b) Dynamique et reproduction de la population d' *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas de Calais (Manche Orientale). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **138**: 201 – 216.

Davoult D, Gounin F, Janquin MA (1991) Ammonium excretion by the ophiurid *Ophiotrix fragilis* as a function of season and tide. *Marine Biology* **111**: 425 – 429.

Davoult D, Degros N, Janquin MA, Soyez B (1992) Biometrics, carbon and nitrogen content in the ophiuroid *Ophiothrix fragilis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **72**: 915 – 918.

Davoult D, Gounin F, Janquin MA (1994) Experimental nutrition in the suspension feeding ophiurid *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) as a function of chlorophyll *a* flux. In: David G, Féral & Roux (eds) *Echinoderms through time*, Balkema, Rotterdam, **399 – 403** pp.

Davoult D, Gounin F (1995) Nitrogen excretion by a dense population of *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard): Role in the exchange at the water-sediment interface. In: Emson SC (eds) *Echinoderm Research*, Balkema, Rotterdam, **65 - 69** pp.

George CL, Warwick RM (1985) Annual macrofauna production in a hard-bottom reef community. *Journal of Marine Biological Association of United Kingdom* **65**: 713 – 735.

Gentil F (1976) Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. *Thèse de Doctorat, Université de Paris VI, Paris*. **70** p.

Gounin F (1993) L'Ophiure *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard): biologie, éthologie alimentaire et rôle molysmologique dans le détroit du Pas de Calais (France). *Thèse de Doctorat, Université de Lille I, Villeneuve d'Ascq* **210** p.

Holme NA (1953) The biomass of the bottom fauna of the English Channel off Plymouth. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **32**: 1 – 49.

Lawrence JM, Lane JM (1982) The utilization of nutrients by postmetamorphic echinoderms. In: Lawrence J (eds) *Echinoderm nutrition*, Balkema, Rotterdam, **331 – 371** pp.

Lozach, S (2007) Etude expérimentale du role de l'ophiure Ophiothrix fragilis (Abildgaard, 1789) dans les depots de particules fines en baie de Seine. *Mémoire de Master 2, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI*. **31** p + annexes.

Pedrotti ML (1993) Spatial and temporal distribution and recruitment of echinoderm larvae in the Ligurian Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **73**: 513 – 530.

Tyler PA (1977) Seasonal variation and ecology of gametogenesis in the genus *Ophiura* (Ophiuroidea: Echinodermata) from the Bristol Channel. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **30**: 185 – 197.

Warner GF (1971) On the ecology of a dense bed of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **51**: 267 – 282.

Warner GF, Woodley JD (1975) Suspension-feeding in the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **55**: 199 – 210.

II. *Abra alba*

II.1. Systématique

Abra alba (Wood, 1802)

Embranchement : Mollusques

Classe : Bivalves

Ordre : Vénéroides

Famille : Scrobicularidés

Nom usuel : Telline blanche

II.2. Morphologie et biométrie

A. alba posséde une coquille blanchâtre. La majorité des individus ne vit pas au-delà d'un an pour une longueur de 12-14 mm et la longévité maximale atteint 24 mois pour une taille maximale 21,2 mm (baie de Morlaix; Dauvin, 1986).

II.3. Habitat

A. alba occupe les sédiments fins plus ou moins envasés (petits fonds) des mers européennes. Cette espèce est connue pour être opportuniste et pour présenter des variations de densités très importantes (Dauvin, 2002).

II.4. Reproduction et développement

En baie de Seine, sa reproduction est étalée dans le temps et présente trois principales phases: mars, mai-juin (la plus importante) et septembre-octobre (Dauvin, 2002). Les larves planctoniques restent plusieurs semaines dans la colonne d'eau avant de se fixer dans les sédiments.

Les jeunes ont une croissance maximale au printemps et en été (pouvant dépasser 100 x 10^{-3} mm.jour^{-1}) si bien qu'ils acquièrent leurs maturités sexuelles dès l'automne au bout de 6 mois de vie macrobenthique et forment la quasi-totalité des individus en reproduction (Dauvin, 1986). Leur longévité maximale est de 24 mois et leur taille maximale est de 21,2 mm (Dauvin et al. 1986). Au premier hiver, les individus peuvent parvenir à une longueur de 6 à 7 mm, taille à laquelle la majorité des individus deviennent matures.

II.5. Nutrition

A. alba creuse des terriers de 3 à 5 cm de profondeur dans les sédiments et se nourrit de détritus et de microphytobenthos à la surface du sédiment par le biais de son siphon inhalant (4 à 5 cm de long): c'est un déposivore de surface.

De plus, son siphon exhalant génère un courant régulier d'eau à travers son terrier, où les excréments sont déposés (Grémare *et al.* 1991). Sa tolérance aux variations des facteurs du milieu et ses grandes capacités reproductrices font de ce mollusque une espèce pionnière ou colonisatrice des milieux pollués (Dauvin, 2002).

Bibliographie

Dauvin JC (1986) Biologie, dynamique et production d'une population d'*Abra alba* (Wood) (Mollusque-Bivalve) de la baie de Morlaix (Manche occidentale). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **97**: 151 – 180.

Dauvin JC, Gentil F, Irlinger JP, Elkaim B (1986) Eléments de synthèse sur la biologie et la dynamique du Bivalve *Abra alba* dans la Manche. *Haliotis* **15**: 103 – 111.

Dauvin JC (2002) Fascicule 7 de Seine Aval: Patrimoine biologique et chaînes alimentaires.

Grémare A, Amouroux JM, Cahet G, Charles F, Vétion G (1991) Utilization of a fumigated sediment by two benthic deposit-feeders: *Abra alba* (Mollusca:Bivalvia) and *Eupolymnia nebulosa* (Annelida: Polychaeta). *Marine Biology* **109**: 469 – 477.

III. *Ensis directus*

III.1. Systématique

Ensis directus (Conrad, 1843)

Embranchement : Mollusques

Classe : Bivalves

Ordre : Vénéroides

Famille : Solenidés

Nom usuel : Couteau droit

III.2. Morphologie et biométrie

E. directus a une coquille, mince allongé qui est légèrement incurvée. Elle varie du jaune au brun foncé en couleur. La longueur d'*E. directus* est environ 6 fois sa largeur. Il possède un revêtement autour de sa coquille pour le protéger de l'érosion dans la vase ou dans le sable. *E. directus* est un bivalve, ce qui signifie que sa coquille comporte deux parties. Le corps d' *E. directus* est entouré par le manteau. Ce manteau est séparé en deux parties qui sécrètent chacune une coquille. Les deux coquilles sont reliées par un ligament élastique qui permet au couteau d'ouvrir ou de fermer les deux coquilles. Les deux parties sont généralement identiques et sont composés de carbonate de calcium et de protéines. *E. directus* possède un pied énorme qui lui permet de se déplacer dans l'eau ou de s'enfouir dans le sable.

III.3. Habitat

E. directus est localisé le long des côtes atlantiques du Canada vers la Caroline du Sud et depuis quelques années cette espèce est observée le long des côtes françaises. Il vit en colonie dans la zone intertidale ou infralittoral sur des fonds sableux ou vaseux.

III.4. Reproduction et développement

On observe une séparation des males et des femelles chez *E. directus*. Les mâles libèrent leur sperme dans l'eau et les spermatozoïdes pénètrent la femelle par les ouvertures. Les oeufs sont fécondés à l'intérieur de la branchie par les spermatozoïdes et ces zygotes nouvellement fécondés se transforment en larves. Cette larve est ensuite rejetée dans les eaux environnantes. On observe ainsi deux stades larvaires :

- le premier stade est le stade trocophore (petites larves qui nagent librement) : ils sont en forme de poires, translucides et ciliées ;
-le deuxième stade est le stade véligère (petites larves qui nagent aussi librement).

Cette espèce présente donc une très longue phase pélagique ou planctonique, ce qui signifie que les larves flottent librement dans l'eau et peuvent se propager sur de grandes distances. Cette larve se dépose ensuite sur le sable ou la vase et elle commence ainsi à se développer comme une adulte. L'individu développera le manteau qui a son tour sécrétera la coquille et le ligament.

III.5. Nutrition

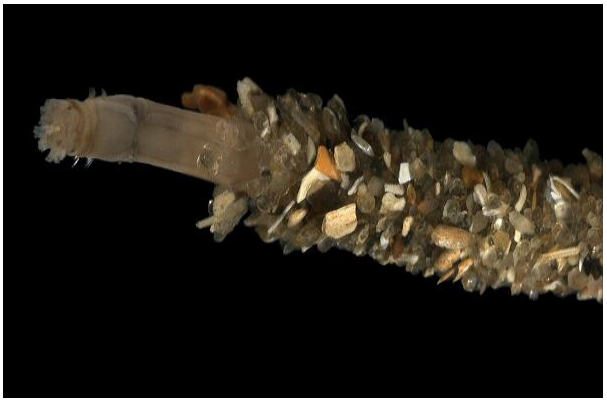
E. directus s'enfouit dans le sable au moyen de son pied et il ne fait surface que pendant la marée haute. Il remonte à proximité de la surface de sorte que seuls ses siphons soient exposés. Ces deux siphons sont utilisés pour filtrer la nourriture et l'eau. L'eau est aspirée dans le réservoir à travers la cavité du manteau par des cils qui couvrent les ctenidia des branchies. La nourriture est prise au piége et les cils dirigent la nourriture vers le tube digestif. Lorsque la marée basse se produit, *E. directus* s'enfoui très rapidement

C'est également un très grand nageur : il est capable de se propulser dans l'eau grâce à son pied.

Bibliographie

Camponelli K (2001) "*Ensis directus*" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed October 07, 2009 at http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Ensis_directus.html

IV. *Owenia fusiformis*



IV.1. Systématique

Owenia fusiformis (Delle Chiaje, 1841)

Embranchement : Annélides

Classe : Polychètes

Ordre : Oweniida

Famille : Oweniidés

Nom usuel : *Owenia fusiformis*

IV.2. Morphologie et biométrie

O fusiformis possède un corps cylindrique de 100 mm de long avec des soies. Les branchies sont membraneuses et ramifiés. Les segments sont au nombre de 30 (voir 50) et leurs longueurs sont différentes. Le tube est flexible ; formé de grains de sable et de morceaux de coquille; est plus long que le ver et se rétrécit vers la fin. L'extrémité frontale du corps est constituée d'un cercle de courts tentacules frangés. Le corps est verdâtre ou jaunâtre, plus pâle avec des bandes transversales.

IV.3. Habitat

O. fusiformis est présente des eaux littorales aux zones abyssales. Cette espèce est fréquemment associé à des sédiments sableux subtidaux contenant 10 à 40 % de vase (Zunarelli-Vandini & Cognetti-Varriale, 1978; Gambi & Giangrande, 1986). Elle est abondante uniquement dans les eaux cotière (0-40m), dont le peuplement à *Abra alba-Pectinaria koreni* de la partie orientale de la baie de Seine où son abondance atteint 5000 individus par mètre carré (Dauvin, 2002).

IV.4. Reproduction et développement

O. fusiformis est une espèce avec un cycle bentho-pélagique. Sa reproduction est printanière : mai-juin; le recrutement a lieu après que la larve mitraria ait séjourné près d'un mois dans le plancton (Wilson, 1932; Dauvin, 2002). Les larves d'*Owenia fusiformis* passent par des étapes différentes dans la colonne d'eau jusqu'à ce que la métamorphose soit complète dans le substrat. Après quelques heures de métamorphose, on observe de jeunes vers dans un tube muqueux avec des grains irrégulièrement attachés. Quand les vers se développent, de

nouvelles particules sont attachées à la partie inférieure des tubes et les tubes sont construits vers le haut (Pinedo et al. 2000).

IV.5. Nutrition

O. fusiformis est une espèce à la fois suspensivore et déposivore de surface (Dauvin, 2002).

IV.6. Prédation

Elle est largement consommée par les poissons démersaux: flet, sole... Les poissons ne consomment d'ailleurs qu'une partie du corps qui peut se régénérer (Dauvin, 2002).

Bibliographie

Dauvin JC (2002) Fascicule 7 de Seine Aval: Patrimoine biologique et chaînes alimentaires.

Gambi MC, Giangrande A (1986) Distribution of soft-bottom polychaetes in two coastal areas of the Thyrrenian Sea (Italy): structural analysis. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **23**: 847 – 862.

Pinedo S, Sarda R, Rey C, Bhaud M (2000) Effect of sediment particle size on recruitment of *Owenia fusiformis* in the Bay of Blanes (NW Mediterranean Sea): an experimental approach to explain field distribution. *Marine Ecology Progress Series* **203**: 205 – 213.

Wilson DP (1932) On the mitraria larvae of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* **221**: 231 – 334.

Zunarelli-Vandini R, Cognetti-Varriale AM (1978) Distribution des polychètes sur les fonds meubles infralittoraux du Molise (Adriatique). *Cahier de Biologie Marine* **19**: 37 – 45.

V. *Pectinaria koreni*

V.1. Systématique

Pectinaria koreni (Malmgren, 1866)

Embranchement : Annélides

Classe : Polychètes

Ordre : Terebellidé

Famille : Pectinariidés

Nom usuel : Vers trompette

V.2. Morphologie et biométrie

Ce ver, qui peut atteindre une longueur de 6 cm vit dans un tube arénacé conique atteignant 8 cm de long, ouvert aux deux extrémités, évasé du côté de la tête et parfois légèrement courbé. Son tube est construit à partir d'une seule couche de grains de sable collés entre eux. La tête est dirigée vers le bas et son extrémité postérieure dépasse plus ou moins du substrat (Dauvin, 2002). Le corps translucide est court et épais, divisé en deux régions :

- la première région est garnie d'un faisceau d'épines utilisées pour creuser et se fixer dans le sédiment.
- une autre partie comprend la bouche, entourée de tentacules.

V.3. Habitat

P. koreni est un annélide polychète marin (espèce univoltine); sa répartition se limite aux sédiments fins des mers nord-européennes, aux milieux à caractère lagunaire en Méditerranée et en mer Noire et de la zone de balancement des marées jusqu'à 500m de profondeur (Dauvin, 2002). Cette espèce vit la plupart du temps enfouie dans le sable ou le gravier.

V.4. Reproduction et développement

Elle vit un an en baie de Seine et se reproduit en mai-juin; la larve demeure deux semaines dans le plancton en passant par les stades trochophores, métatrochophores et aulophore (Olivier et al. 1996). Son abondance maximale à l'état adulte atteint 3000 ind.m-2, mais les juvéniles, au moment du recrutement, peuvent avoir une abondance voisine de 30000 individus par mètre carré (Dauvin, 2002).

V.5. Nutrition

La pectinaire est une déposivore de sub-surface qui s'alimente à partir de détritus contenus dans le sédiment, elle participe activement à la bioturbation du sédiment (Dauvin, 2002).

V.6. Prédation

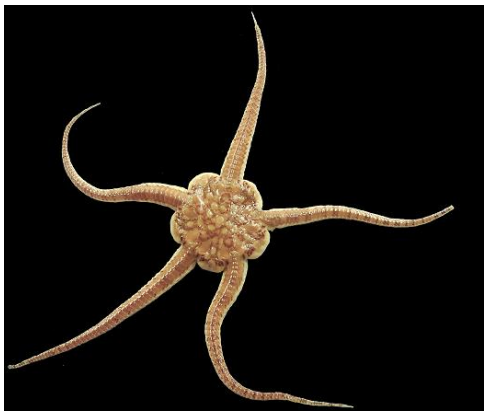
Les pectinaires sont consommées par des poissons démersaux, notamment les poissons plats (Dauvin, 2002).

Bibliographie

Dauvin JC (2002) Fascicule 7 de Seine Aval: Patrimoine biologique et chaînes alimentaires.

Olivier F, Desroy N, Retière C (1996) Habitat selection and adult-recruit interactions in *Pectinaria koreni* (Malmgren)(Annelida:polychaeta) post-larval populations: results of flume experiments. *Journal of Sea Research* **36**: 217 – 226.

VI. *Ophiura ophiura*



VI.1. Systématique

Ophiura ophiura (Linnaeus, 1758)

Embranchement : Echinodermes

Classe : Ophiuroides

Ordre : Ophiuride

Famille: Ophiuridés

Nom usuel : ophiure commune (ophiure rose)

VI.2. Morphologie et biométrie

Cet échinoderme possède un disque central et 5 bras.

- Le disque central est rigide de 3,5 cm de diamètre environ, garni d'écailles protectrices, disposées suivant une symétrie radiaire de type 5 non parfaite.
- Les bras : caparaçonnés d'écailles dures, ils sont semi-rigides et relativement courts (par rapport à d'autres espèces de ce groupe), plutôt larges à la base et s'effilant vers leur extrémité; le long des bras est garni de chaque côté de trois rangées d'écailles qui ont pris la forme de piquants.
- Couleur : brun clair à brun-rouge-orangé pour la partie supérieure du disque et des bras.

Les ophiures ne possèdent pas d'anus (rejet par la bouche).

VI.3. Habitat

Cette espèce est retrouvée sur des fonds sableux-vaseux et meubles, à une profondeur allant jusqu'à - 30 m. *O. ophiura* se trouve le long de la bande littorale, essentiellement dans des sédiments de granulométrie moyenne (de 150-500 µm) avec 30 à 40% de vase. Cette espèce est retrouvée en Atlantique du Nord-Est, Manche, Mer du Nord, jusqu'en Arctique et certaines zones de Méditerranée. Cette espèce est généralement présente en faible densité, avec des rassemblements atteignant au maximum 20 à 50 individus par mètre carré.

VI.4. Reproduction et développement

Comme pour toutes les ophiures, les glandes génitales s'ouvrent dans des poches situées, au nombre d'une paire, à la base de chacun des cinq bras. Ces dix poches peuvent chez certaines espèces servir à l'incubation des jeunes. Les ophiures donnent des oeufs qui produisent des larves pélagiques, à structure et à métamorphoses compliquées, connues sous le nom d'*ophiopluteus*. Quand la jeune ophiure est suffisamment développée, la larve tombe sur le fond, se désagrège et met ainsi en liberté l'animal.

VI.5. Nutrition

O. ophiura est omnivore, pouvant manger des particules en suspension, consommer des cadavres d'animaux ou de petits animaux vivants.

Bibliographie

Bay-Nouailhat A (2007) Description d'*Ophiura ophiura* [en ligne] http://www.mer-littoral.org/30/ophiura-ophiura.php, consultée le 8 octobre 2009.

Résumé

Résumé

Au sein des habitats côtiers, la macrofaune benthique joue un rôle majeur dans le fonctionnement biogéochimique et trophique des sédiments superficiels, par l'intermédiaire de son métabolisme comme de ses activités de bioirrigation et /ou de bioturbation. Dans ce contexte, ce travail avait pour but de fournir une description spatiale et temporelle des échanges de substances dissoutes (oxygène et ammonium) à l'interface eau-sédiment au sein de deux grandes communautés macrobenthiques de Manche orientale et du sud de la Mer du Nord : la communauté des sables fins à *Abra alba* (Baie de Seine et Gravelines) et la communauté des graviers plus ou moins ensablés ou des cailloutis à *Ophiothrix fragilis* (Antifer et Cap Gris Nez) et d'évaluer le rôle de la macrofaune benthique dans ces échanges métaboliques (flux dissous et transformation de la matière organique).

Les flux d'oxygène et d'ammonium saisonnièrement observés dans cette étude sont : (i) les flux totaux correspondant à l'ensemble des processus se déroulant à l'interface eau-sédiment et mesurés par incubation de carottes sédimentaires, (ii) les flux diffusifs liés à la diffusion moléculaire et obtenus par l'utilisation de microélectrodes à oxygène ou par extraction puis analyse de l'eau interstitielle des différentes couches sédimentaires et (iii) les flux d'irrigation associés à la présence des organismes benthiques et calculés en soustrayant les flux diffusifs aux flux totaux. Les résultats montrent que les demandes benthiques en oxygène et les flux d'ammonium présentent des variations spatiales et saisonnières liées principalement à la granulométrique des sédiments, à l'augmentation de la température et à la modification de la quantité et de la qualité de la matière organique des sédiments superficiels entre la période hivernale (MO réfractaire) et estivale (MO labile).

Afin de supprimer les effets des facteurs abiotiques (température) et biotiques (matière organique), les flux moyens d'oxygène et d'ammonium ont été « standardisés » à une température de 12°C en utilisant un facteur Q_{10} de 2,5 et en gardant comme référence les valeurs des flux diffusifs correspondant aux plus faibles pourcentage de matière organique observés dans les sédiments superficiels. Lorsque les effets de ces facteurs ont été soustraits aux mesures effectuées, les flux moyens d'irrigation représentent respectivement 77 % et 76 % des flux totaux moyens. Ces flux peuvent être corrélés aux caractéristiques de la macrofaune, mais en fonction des densités et des paramètres faunistiques considérés (richesse spécifique, type de bioturbation, régime alimentaire), trois hypothèses distinctes illustrant les relations entre « la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes » peuvent s'appliquer au sein de ces deux communautés : (i) **diversité-stabilité** : chaque espèce joue un rôle dans l'écosystème et la productivité de l'écosystème augmente avec la diversité ; (ii) **rivet-pop** : chaque individu joue un rôle mais le fonctionnement du système est altéré à partir d'un certains seuil de disparition ; (iii) **idiosyncrasie** : le rôle de chaque espèce est imprévisible et la diversité et la fonctionnalité de l'écosystème sont liées de façon indéterminée et stochastique.

Les analyses isotopiques réalisées sur six espèces dominantes dans les deux communautés étudiées ont montré que les organismes benthiques assimilent le même type de matière organique et que le fonctionnement trophique est donc similaire au sein de ces deux communautés. La variabilité des flux d'irrigation observée sur les sites étudiés semble donc être due à la présence de différentes espèces numériquement dominantes ou suffisamment bien représentées au sein des deux communautés (*Owenia fusiformis* en Baie de Seine, *Ensis directus* à Gravelines et *Ophiothrix fragilis* à Antifer et au Cap Gris Nez). **Il est par conséquent difficile d'établir une loi unique de fonctionnement du compartiment macrobenthique de cet espace Manche**.

En termes de bilan de carbone pour la Manche orientale et le sud de la Mer du Nord, les consommations d'oxygène ont été converties en carbone minéralisé par l'utilisation d'un quotient respiratoire. La respiration des communautés macrobenthiques des sables fins (*A. alba*), des cailloutis ou graviers plus ou moins ensablés (*O. fragilis*) et des sables fins à moyens propres (*Ophelia borealis*) représente environ 40% de la production primaire pélagique dont 35% sont dus à la seule communauté des cailloutis et des graviers plus ou moins ensablés à *O. fragilis*.

Abstract

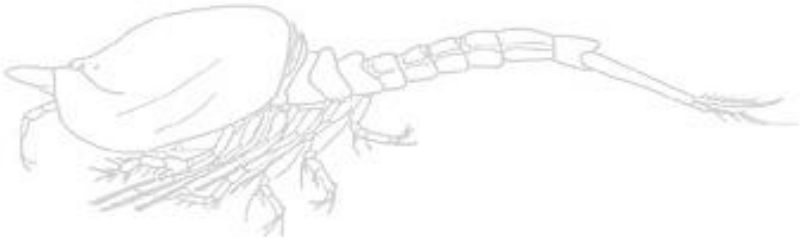
In coastal habitats (rich in organic matter and shallow), benthic macrofauna plays a major role in the trophic and biogeochemical functioning of surficial sediments through its metabolism as well as its activities of bioirrigation and / or bioturbation. In this frame, this dissertation aimed to provide a spatial and temporal description of the exchanges of dissolved substances (oxygen and ammonium) at the sediment-water interface in two major macrobenthic communities of Eastern English Channel and southern North Sea [the fine sand *Abra alba* community (Bay of Seine and Gravelines), the sandy gravels community with patches of *Ophiothrix fragilis* (Antifer and Cap Gris Nez)] and to assess the role of benthic macrofauna in these metabolic exchanges (dissolved fluxes and organic matter transformation).

Oxygen and ammonium fluxes seasonally observed in this study are: (i) Total fluxes corresponding to all processes taking place at the sediment-water interface and measured by whole core incubation technique, (ii) Diffusive fluxes associated with molecular diffusion and obtained using oxygen microelectrodes or extraction and analysis of interstitial water and (iii) Irrigation fluxes associated with the presence of benthic organisms and calculated by subtracting diffusive to total fluxes.

All along the study, Sediment Oxygen Demand and ammonium fluxes presented a spatial and seasonal variability mainly related to the particle size of the sediments, to seasonal temperature increase and to changes in the quantity and quality of the organic matter contained in surficial sediments from winter (refractory OM) to summer (fresh OM) period.

To eliminate the effects of abiotic factors (temperature and organic matter), the average fluxes of oxygen and ammonium were "standardized" to a temperature of 12°C using a Q_{10} factor of 2.5 and keeping as reference the values of diffusive fluxes corresponding to the lowest percentage of organic matter observed in surficial sediments. Once the effects of these factors were removed from measurements, average fluxes of oxygen and ammonium associated with macrofauna (irrigation fluxes) represented 77% and 76% of average total fluxes. These fluxes can be correlated with macrofaunal characteristics but, according to the densities and faunal parameters considered (species richness, bioturbation groups, and trophic guilds), three distinct hypothesis, illustrating the relationship between "biodiversity and ecosystem functioning" may apply within these two communities: (i) **diversity-stability**: each species plays a role in the ecosystem and ecosystem productivity increases with diversity; (ii) **pop-rivet**: each organism plays a role but system functioning is altered from a certain threshold of extinction; (iii) **idiosyncrasy**: the role of each species is unpredictable and the diversity and functionality of the ecosystem are linked so indeterminate and stochastic.

Isotope analysis performed on six dominant species of the two communities studied showed that benthic organisms assimilate the same type of organic matter and that the trophic functioning is similar in these two communities. The variability of irrigation fluxes could be attributed to the presence of a few numerically dominant species or adequately represented in the two communities (*Owenia fusiformis* in the Bay of Seine, *Ensis directus* at Gravelines and *Ophiothrix fragilis* at Antifer and Cap Gris Nez). **It is therefore difficult to establish a single law in the functioning of the macrobenthic compartment for the whole Channel area.**

In terms of carbon budget for the Eastern English Channel and southern North Sea, oxygen consumption rates were converted to carbon mineralized by using a respiratory quotient. The respiration of fine sand (*A. alba*), pebbles or gravels more or less silted (*O. fragilis*) and medium-fine sands (*Ophelia borealis*) macrobenthic communities is approximately 40% of pelagic primary production, which 35% is mainly due to the community of pebbles and gravel more or less silted with *O. fragilis*.

Nereis diversicolor