



Hétérogénéité sédimentaire et micro-habitats benthiques : approches in situ et expérimentale

Maxime Navon

► To cite this version:

Maxime Navon. Hétérogénéité sédimentaire et micro-habitats benthiques : approches in situ et expérimentale. Biodiversité et Ecologie. Normandie Université, 2016. Français. NNT : 2016CAEN2051 . tel-01922479

HAL Id: tel-01922479

<https://normandie-univ.hal.science/tel-01922479>

Submitted on 14 Nov 2018

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

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



Normandie Université

THESE

Pour obtenir le diplôme de doctorat

Spécialité : Sciences de l'univers

**Préparée au sein du laboratoire Morphodynamique Continentale
et Côtière (M2C)**

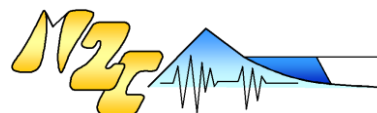
Hétérogénéité sédimentaire et micro-habitats benthiques : Approche *in situ* et expérimentale

**Présentée et soutenue par
Maxime NAVON**

**Thèse soutenue publiquement le 20 décembre 2016
devant le jury composé de**

Monsieur Éric THIEBAUT	Professeur, Université Pierre et Marie Curie, Station Biologique de Roscoff	Rapporteur
Madame Vera VAN LANCKER	Chargé de recherche, HDR, Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique et Professeur, Université de Gand, Belgique	Rapporteur
Monsieur Yann MÉAR	Professeur, CNAM INTECHMER, Cherbourg	Examineur
Monsieur Olivier MAIRE	Maître de Conférences, Université de Bordeaux 1, Station marine d'Arcachon	Examineur
Monsieur Jean-Claude DAUVIN	Professeur, Université de Caen Normandie	Directeur de thèse
Monsieur Sandric LESOURD	Maître de Conférences, Université de Caen Normandie	Codirecteur de thèse

Thèse dirigée par Jean-Claude DAUVIN (et Sandric LESOURD), laboratoire CNRS M2C



« *Ils ne savaient que c'était impossible, alors ils l'ont fait.* »

Samuel Langhorne Clemens, dit Mark Twain¹

1. Lu dans une papillote Révillon

Remerciements

Ces travaux de recherches ont été réalisés dans le cadre du projet Habitats Hétérométriques Originaux (H2O) financé par le programme GIP Seine-Aval 5. Je tiens donc à remercier le GIP Seine-Aval de m'avoir donné l'opportunité de mener à bien ce travail de recherche et m'avoir apporté les ressources nécessaires pour le bon déroulement de cette thèse.

Je tiens dans un premier temps à remercier mes deux encadrants de thèse. Un grand merci à mon directeur de thèse, le professeur Jean-Claude Dauvin et mon co-encadrant Sandric Lesourd pour m'avoir fait confiance pour ce travail de thèse exploratoire. Vous m'avez épaulé et accompagné pendant ces trois ans, que ce soit sur le plan scientifique ou pour les campagnes de terrain qui ont su impliquer nos estomacs. Merci pour votre disponibilité, pour m'avoir fait bénéficier de vos expériences, de vos connaissances et de votre patience fasse aux multitudes de questions que j'ai pu vous poser!!!

Je souhaite également remercier les membres du jury Pr. Eric Thiébaud, Pr. Vera Van Lancker, Pr. Yann Méar et Dr. Olivier Maire pour avoir pris le temps de juger mon travail de thèse et pour les échanges que l'on a eu lors de la soutenance.

Les campagnes en mer ont été effectuées à bord du navire océanographique de l'INSU le Côtes de la Manche. Je remercie donc tous les membres d'équipages pour leur professionnalisme, leur gentillesse, leur bonne humeur qui ont participé au bon déroulement et à la bonne ambiance des campagnes. Je remercie également toutes les personnes qui m'ont accompagné pendant ces campagnes, Jean-Claude, Aurore, Aurélie, Clémence, Sabrina, Maëlle, Erika, et bien évidemment Sandric et Carole qui ont été présents pour toutes les campagnes, dans les bons moments comme les plus difficiles.

J'ai eu la chance de pouvoir collaborer avec d'autres laboratoires pour les différentes techniques utilisées. Je tiens donc à remercier toutes les personnes qui ont pris de leur temps pour m'aider et avoir partager leurs connaissances, expertises et savoir-faire.

Je remercie ainsi le laboratoire Cyceron, Nicolas Delcroix et Vincent Beaudoin pour l'utilisation du scanner. Je remercie aussi Laurence Volatier du laboratoire LEHNA à Lyon pour son aide à la prise en main du logiciel d'analyse des images du scanner et à son accueil dans le laboratoire.

Une partie des analyses géochimiques s'est déroulée au Cnam - Intechmer de Cherbourg pour les analyses par XRF. Je tiens donc à remercier le laboratoire pour l'utilisation du xSORT et spécialement Anne Murat qui m'a apporté beaucoup d'aide et beaucoup de temps pour ces analyses. J'ai apprécié les trois semaines en sa compagnie pour tout ce que j'ai appris et l'enthousiasme et l'excitation scientifique autour de ces analyses. Merci Anne. Je remercie également les personnes du Cnam - Intechmer pour leur accueil et leur gentillesse. Je remercie aussi Elise Plantive pour son aide précieuse sur les échantillons du LECO.

Une partie importante du travail de la thèse a été la mise en place des expérimentations de remaniement sédimentaire. Ces expérimentations ont été mises en place en collaboration avec Olivier Maire de la station marine d'Arcachon du laboratoire EPOC de l'Université de Bordeaux. Je souhaite donc particulièrement remercier Olivier pour avoir accepté de collaborer, pour sa disponibilité et toute l'aide et le temps passé sur ces expérimentations. Je le remercie également, ainsi que tout le personnel de la station marine d'Arcachon pour leur accueil lors de ma venue. Je remercie aussi la station marine de Luc-sur-mer pour m'avoir permis de réaliser mes expérimentations. Un grand merci à Théo qui m'a beaucoup aidé lors de son stage de M1 sur les expérimentations litées. Merci à Marie-Laure et Marine pour m'avoir aidé à la lyophilisation de mes nombreux, très nombreux échantillons.

J'ai passé quatre ans et demi au laboratoire M2C. Je tiens donc à remercier toutes les personnes que j'ai pu croiser quotidiennement et avec lesquelles je me suis très bien entendu. Merci à Marie-Pierre et Valérie, Franck, Alain, Christophe, Sylvain pour nous sortir de tous les petits tracas du quotidien. Un grand merci à Carole Brunaud et Coralie Thouroude pour toutes les analyses granulométriques et les discussions méthodologiques... ou pas, les « tea time » et tous les bons moments. Au bureau des « Circle men », Laurent, Yoann, Christophe, pour les cafés de 10h et les sorties sportives (un peu moins sur la fin...). Merci à tous ceux avec qui j'ai partagé mes repas qui ont été parfois très animés.

Merci à Pierre et Clément qui ont su me dépatouiller des problèmes fréquents et insoupçonnés de la programmation et des analyses statistiques. Vous m'avez sauvé bien des fois!!!

Merci à tous les doctorants, Noémie, Alissia, Sahar, Beatriz, Hans, Xavier, et ceux avant, à tous les stagiaires et contractuels que j'ai pu côtoyer et qui ont participé aux bons moments.

Un grand merci à Jean-Paul Lehodey, qui avec son génie mécanique, a conçu le pousse-carotte qui m'a été indispensable, mais également tous ces petits objets très pratiques et usinages qui facilitent la vie et qui donnent également tout son sens à la recherche méthodologique.

Merci à tout le groupe benthos pour votre aide tout au long de ce travail, ceux encore présents et ceux de passage. Merci à Alexandrine qui m'a bien aidé pour l'identification mais aussi dans la manipulation des données. Merci également à Jean-Philippe pour son aide et notre humour partagé. Merci à Stella pour m'avoir permis d'acquérir de l'expérience que j'ai pu réutiliser pendant mes années de doctorat.

Je voudrais également remercier mes collègues de bureau, Guillaume et Maëlle, au trio que nous avons formé pendant un an, puis ensuite à deux, avec toi Maëlle, où au-delà d'une simple collègue de bureau, tu es devenue une amie chère. Je te remercie pour tous ces moments au labo et en-dehors qui ont fait que, avec toi et Simon, je ne garde que des bons souvenirs.

Je finirai par remercier Laure et Amélia, qui ont su être très patientes, jusqu'aux derniers moments, et qui ont été mes bonheurs quotidiens pour me ressourcer et me donner la motivation et l'énergie d'aller jusqu'au bout de ce travail.

Table des matières

I	Contexte général et problématique	1
I.1	Le contexte hydrosédimentaire de la baie de Seine	2
I.2	Les sédiments hétérométriques	3
I.3	Relations faune-sédiment à l'échelle de l'individu	5
I.4	Problématique	10
II	Une recherche exploratoire : méthodologie générale	13
II.1	Les difficultés d'échantillonnage des milieux non cohésifs : cas des sédiments hétérométriques	14
II.2	Cas des milieux subtidaux	15
II.3	Recherche vers une observation tridimensionnelle des organismes : comment observer la macrofaune dans son milieu de vie ?	23
II.3.1	Distribution verticale	24
II.3.2	Observation 3D	26
II.3.2.1	Techniques indirectes	26
II.3.2.2	Imageries	28
II.3.2.2.i)	Sediment Profile Imaging : SPI	29
II.3.2.2.ii)	Vidéo	33
II.3.2.2.iii)	Rayon X	33
II.4	Interactions faune-sédiment : observation de la bioturbation sur la structure sédimentaire à petite échelle	43
II.5	Conclusion et application à la baie de Seine	46

ii

IV.3 Discussion sur la bioturbation en milieux hétérométriques	158
V Discussion générale et perspectives	167
V.1 L'approche <i>in situ</i> , une approche à poursuivre	167
V.1.1 Le CAT-Scan : une technique sous-exploitée	168
V.1.2 Une méthodologie préliminaire à approfondir	170
V.2 L'approche expérimentale, prélude pour de futurs travaux	174
V.3 Synthèse des perspectives	178
Conclusion générale	181
Bibliographie	185
Table des figures	211
Liste des tableaux	225
A Logiciels utilisés	229
B Prospection à la benne Shipek	231
C CAT-Scan des carottes sélectionnées pour analyses	233
D Diagramme ternaire de chaque carotte	235
E Comparaisons des classes granulométriques pour chaque carotte	241
F Comparaison des profils granulométriques selon la profondeur	245
G Analyses de soufre et Br_{org}/COT	249
H Analyses de teneur en eau, matière organique et COT	255
I CAT-Scans et volumes de vie	263
J Liste faunistique	271

Chapitre I

Contexte général et problématique

Introduction

Les océans représentant 70 % de la surface de la Terre, les sédiments marins constituent le deuxième plus grand habitat de la planète. Parmi ces sédiments marins, seuls 5 % se situent dans les zones côtières peu profondes et sont accessibles facilement par les scientifiques (Snelgrove, 1999). Ce sédiment est peuplé d'organismes vivants définis comme le benthos, représenté par l'ensemble des organismes vivants en lien étroit avec le fond, le compartiment benthique. Ils peuvent vivre dans le sédiment, à sa surface ou à proximité. Cet ensemble d'organismes composant le benthos est représenté par une grande diversité d'espèces, allant d'individus d'une taille micrométrique, le microbenthos ($< 40 \mu\text{m}$), des individus entre $40 \mu\text{m}$ et 1 mm pour le méiobenthos, entre 1 mm et 10 mm pour le macrobenthos puis la mégafaune ($> 10 \text{ mm}$). Les organismes du macrobenthos, aussi dénommés macrofaune, forment un compartiment essentiel au fonctionnement des écosystèmes marins côtiers, jouant un rôle important dans les cycles biogéochimiques et la production secondaire (Snelgrove, 1998). Reconnus pour être un bon indicateur du milieu (Dauvin, 1993; Dauer et al., 2000; Dauvin et al., 2010), ces organismes macrobenthiques, par leur faible mobilité et leur durée de vie, reflètent et réagissent aux fluctuations de l'environnement en intégrant à la fois les variations de la colonne d'eau et de la colonne sédimentaire (Dauvin, 1993). La compréhension de ce compartiment est donc primordiale pour l'étude du fonctionnement et l'évolution de l'écosystème marin.

I.1 Le contexte hydrosédimentaire de la baie de Seine

Par le caractère mégatidal de la Manche, les marnages présents en baie de Seine peuvent dépasser 7 m en périodes de vives eaux. Les forts courants de marée s'orientent majoritairement sur un axe nord-est en période de flot, et sur un axe sud-ouest pour le jusant, avec un bilan résiduel entre ces deux courants de marée entraînent un déplacement des masses d'eau en direction du nord-est. Ces forts courants conjoints à la houle, à la morphologie de la baie de Seine et aux apports de la Seine vont influencer la répartition des sédiments superficiels dans la baie. Il y a ainsi avec un gradient granulométrique de particules grossières en partie occidentale et centrale, au large, et des sédiments fins à l'intérieur de la baie et sur les côtes, correspondant à l'amortissement progressif des courants (Larsonneur et al., 1982; Méar et al., 2006). La dernière cartographie des sédiments superficiels de la baie de Seine orientale a été établie par Lesourd et al. (2016) (figure I.1). Cette cartographie représente bien la complexité et l'hétérogénéité spatiale du contexte sédimentaire de la baie de Seine orientale dans un contexte fortement anthropisé : dragages d'entretien des deux grands ports maritimes du Havre et de Rouen, surenvasement du chenal de navigation du port de Rouen, dépôt de dragage en fosse nord et construction de Port 2000 (2002-2005) et ses mesures d'accompagnement.

Une étude récente dans la partie orientale de la baie de Seine (Alizier, 2011) a permis de montrer un affinement sédimentaire lié à la diminution de l'intensité des courants de marée du large vers les milieux côtiers moins profonds associé à une très forte hétérogénéité où tous les mélanges sédimentaires semblent possibles. Ainsi l'analyse texturale des sédiments a montré que le gradient s'accompagne d'une complexification de la structure sédimentaire : hétérogénéité spatiale, hétérogénéité verticale, variabilité temporelle à toutes les échelles de temps du cycle de marée, jusqu'au cycle saisonnier lié aux alternances des crues, avec les apports fluviaux associés, et des étiages. Les aménagements portuaires (construction de digues, de quais, dragage d'entretien et d'approfondissement des chenaux de navigation) induisent également des variables supplémentaires dans la dynamique sédimentaire spatio-temporelle. La baie de Seine sud-orientale et l'embouchure représentent donc une zone privilégiée d'étude où les forçages hydrodynamiques variés et intenses peuvent s'exprimer à des échelles spatio-temporelles multiples.

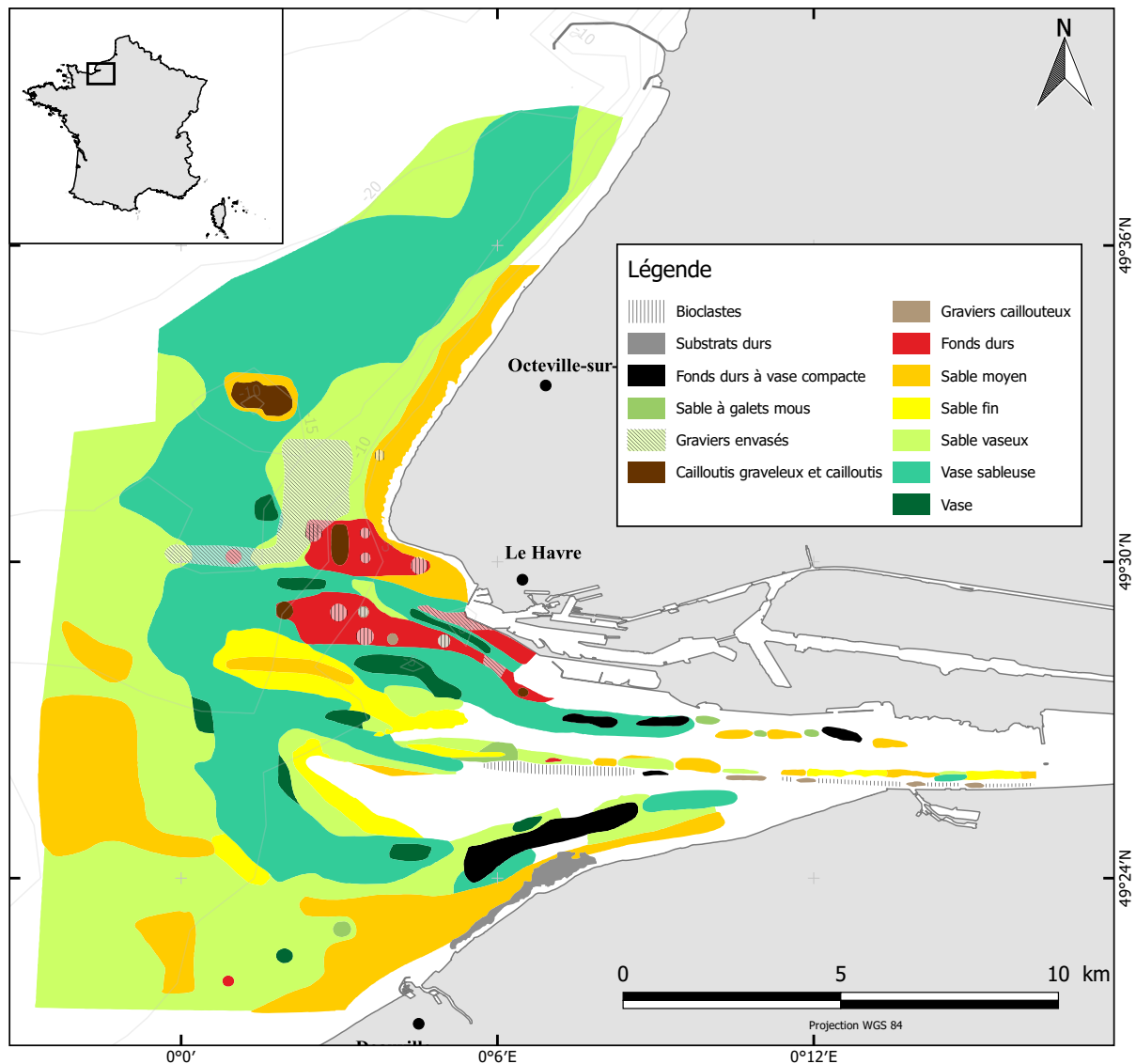


FIGURE I.1 – Cartographie des faciès sédimentaires superficiels de la baie de Seine orientale, modifiée de Lesourd et al. (2016).

I.2 Les sédiments hétérométriques

La qualité hétérométrique d'un échantillon de sédiment (prélèvement superficiel) est essentiellement définie par un spectre granulométrique de répartition plurimodal, déterminant plusieurs populations de tailles distinctes avec au moins deux modes principaux. Holland and Elmore (2008) catégorisent un sédiment comme hétérométrique dès lors qu'un sédiment, qui est un mélange de deux classes de n'importe quelle granulométrie de la classification de Folk (Folk, 1980), a un rapport inférieur ou égale à 9/1. Autrement dit, lorsqu'un sédiment a une de ses fractions granulométriques supérieure à 90 % du total,

il n'est pas considéré comme hétérométrique. Ils estiment ainsi qu'entre 60 à 80 % des régions côtières abritent des sédiments hétérométriques. Ces populations de taille peuvent être soit des mélanges, soit elles caractérisent une structure litée, généralement de la vase sur un substrat sableux, représentatives de fortes variations dans l'énergie du milieu (action de plusieurs agents hydrodynamiques), de la présence de plusieurs sources ou d'un remaniement post-dépôt. Deux populations de tailles distinctes peuvent aussi caractériser deux origines différentes, donnant ainsi une caractéristique hétérogénique à l'échantillon.

En Manche, depuis les travaux de Larssonneur et al. (1982), il est bien connu que les sédiments présentent une hétérogénéité de nature (silice ou carbonates), de forme (quartz arrondis, silex anguleux, coquilles aplaties) et de taille des particules (large gamme de taille). Cependant, dans les notes prises lors des missions les plus anciennes, l'hétérométrie est essentiellement associée à la présence de graviers dans la matrice sédimentaire, tandis que la notion d'hétérogénéité est systématiquement associée à la notion de succession de couches de nature différente.

La couverture sédimentaire de l'estuaire et de la partie orientale de la Seine est soumise à de fortes variations de nature et de structure, et à des pas de temps d'ordre variable, de la saison au siècle (Lesourd, 2000; Lesourd et al., 2001, 2003, 2016). Les remaniements et évolutions de la couverture sédimentaire ont ainsi structuré de nombreux faciès caractérisés soit par une variation relative de la teneur en particules fines dans un matériel sédimentaire homogénéisé, soit par des alternances sable/vase correspondant, par exemple, à des apports fins de crue sur un substrat sableux. Les sédiments de l'estuaire de la Seine et des fonds proches sont ainsi très largement hétérométriques. Les faciès sédimentaires sont quelquefois spécifiques et souvent originaux, tels les graviers envasés (au large du pays de Caux) ou les sables à galets mous [chenal Nord, Rapport Colmatage, Dauvin et al. (2012a), Alizier (2011)]. Si ces derniers sont clairement des faciès de démantèlement d'anciennes vasières intertidales, les graviers de la partie nord de la baie de Seine ont été recouverts par des sédiments plus fins (sables et/ou vase) au cours du dernier siècle (Lesueur et al., 2003) et/ou sont caractérisés par une interaction avec le vivant [*Ophiotrix fragilis*, Murat et al. (2016)] impliquant une sédimentation fine d'origine biodétritique. Les faciès sédimentaires comportant, outre des sables ou des vases, des fractions très grossières, graviers, galets mous, ou débris coquilliers, sont des habitats originaux ; du point

de vue de la sédimentologie, ils sont difficiles à caractériser précisément et leur implication dans la dynamique des sédiments (mobilité, remise en suspension) est très mal connue, voire inconnue du point de vue des processus.

I.3 Relations faune-sédiment à l'échelle de l'individu

Les relations entre la faune et le sédiment sont depuis longtemps étudiées afin de comprendre la distribution du benthos dans les sédiments. Il est en effet communément admis que la distribution des organismes benthiques, et particulièrement les organismes de l'endofaune, vivant à l'intérieur de la colonne sédimentaire, soit liée à la nature du sédiment constituant un paramètre important de la niche écologique des espèces (Gray and Elliott, 2009) donnant un rôle déterminant à la granulométrie du sédiment (Snelgrove and Butman, 1994; Anderson, 2008). Cette affinité sédimentaire des organismes benthiques a conduit à la description d'unités biosédimentaires associant une communauté ou assemblage faunistique, nommé par certaines espèces représentatives de l'assemblage notamment par leur abondance, à un faciès sédimentaire. A partir des premières études des communautés macrobenthiques à l'échelle de la Manche (Holme, 1961; Cabioch et al., 1977) et de la baie de Seine (Gentil, 1976a), ces unités biosédimentaires ont été caractérisées liant communautés macrobenthiques et faciès sédimentaires. Ainsi, à l'échelle de la baie de Seine, six communautés identifiées ont été regroupées en deux grands ensembles biosédimentaires : les communautés des fonds grossiers, des cailloutis plus ou moins graveleux aux graviers plus ou moins ensablés, et les communautés des fonds sableux, des sables fins à moyens aux sables fins plus ou moins envasés et sédiments hétérogènes envasés et vases estuariennes. La distribution des organismes est donc régie selon un double gradient, hydrodynamique et sédimentaire, avec un affinement granulométrique du large vers la côte, caractérisant la baie de Seine (Gentil, 1976a; Gentil and Cabioch, 1997). A partir de ces deux grandes catégories, quatre principales communautés benthiques ont été identifiées à l'échelle de la baie de Seine orientale (figure I.2) : (i) la communauté des sables fins à moyens propres dunaires à *Ophelia borealis*, (ii) la communauté des sables fins à très fins envasés à *Abra alba* - *Lagis koreni*, (iii) la communauté des sédiments hétérogènes plus

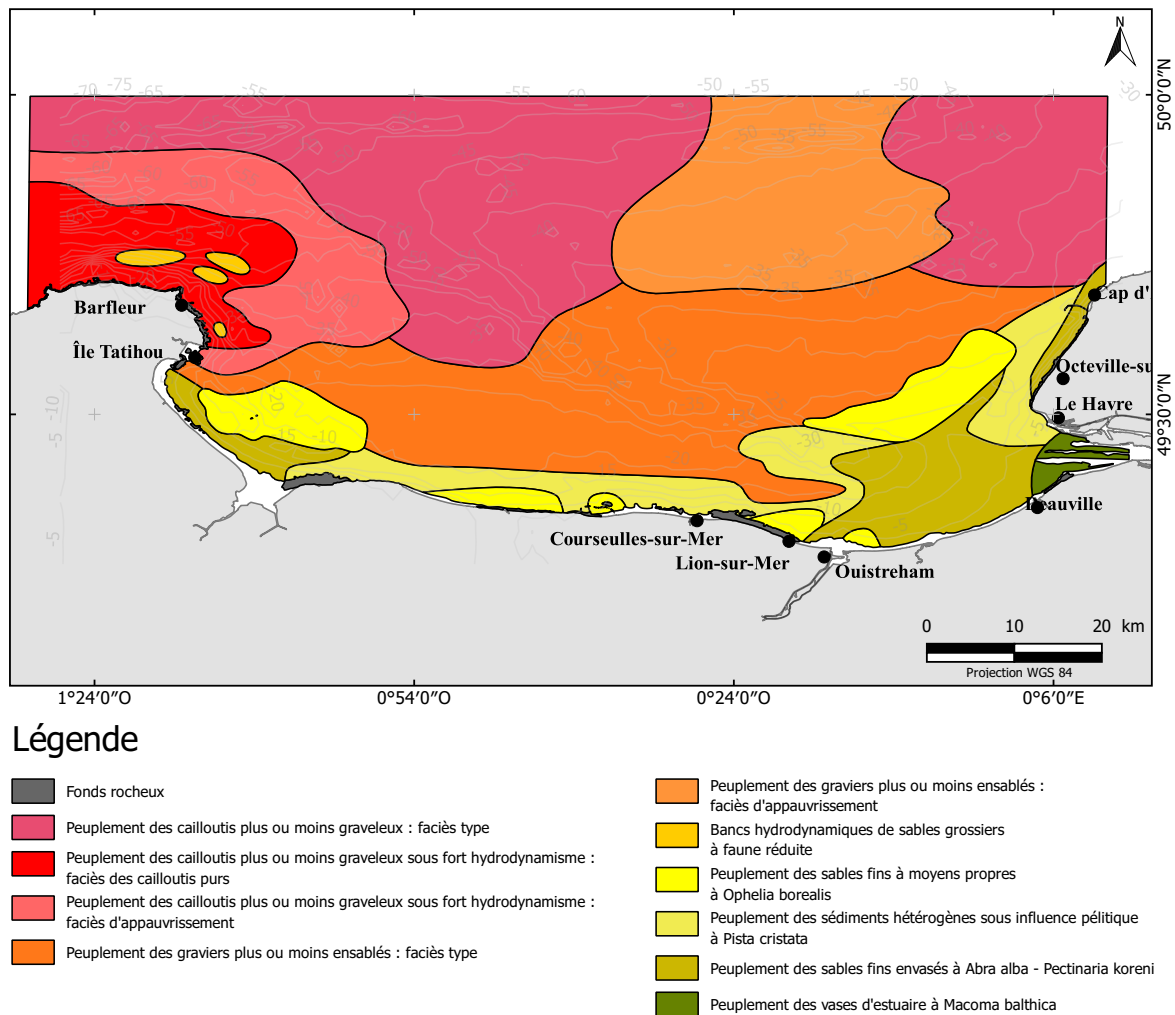


FIGURE I.2 – Carte des peuplements macrobenthiques à l'échelle de la baie de Seine, redessinée de Gentil and Cabioch (1997).

ou moins envasés du cap d'Antifer au cap de la Hève et (iv) la communauté des vases d'estuaire à *Macoma balthica* à l'embouchure de la Seine.

Dans le but d'affiner les relations faune-sédiment, des études plus récentes ont été menées en couplant les paramètres hydro-morpho-sédimentaires des environnements des communautés benthiques à l'échelle plus réduite de la baie de Seine orientale (Thiébaud et al., 1997; Janson, 2007; Alizier, 2011). Ces études ont permis la mise en évidence de fortes structurations spatiales des communautés avec la dominance de certaines espèces tels que les polychètes *Lagis koreni* et *Owenia fusiformis*, les bivalves *Abra alba* et *Phaxas pellucidus* et les échinodermes *Acrocnida brachiata* et *Echinocardium cordatum*. Les abondances de ces espèces dominantes ont mis en lumière des noyaux d'abondance localisés

dans trois zones principales de la baie de Seine : (i) en baie de Seine nord-orientale, (ii) en partie avale de l'embouchure en prolongement de la Fosse Nord et (iii) entre Cabourg et Ouistreham avec toutefois une fluctuation inter-annuelle des abondances de certaines espèces telles que *Abra alba* ou *Phaxas pellucidus* (Thiébaud et al. (1997), et résultats des campagnes PECTOW de 2001 à 2016). Cependant, bien que la distribution des espèces macrobenthiques semble être stable et liée à des unités sédimentaires majeures définissant les niches écologiques des espèces, ces études n'ont pu définir de relations structurantes fortes avec la granulométrie, ce qui suggère que d'autres paramètres entrent en jeu dans la structuration des communautés macrobenthiques (Snelgrove and Butman, 1994; Thiébaud et al., 1997; Janson, 2007) sans oublier le type d'analyses utiliser pour l'exploitation des données (Camañez, 2014). Ces études ont une approche classique de prélèvements des organismes benthiques, par l'utilisation de bennes de prélèvement. Ces engins ont l'avantage d'être maniabiles et très rapides dans leur utilisation mais ont l'inconvénient de ne pas conserver la structure sédimentaire. Ainsi, les analyses effectuées adoptent une vision globale du sédiment et des organismes présents dans la matrice sédimentaire sans tenir compte de l'éventuelle structuration du sédiment. Pourtant, les organismes peuvent occuper la colonne sédimentaire de manière différente en fonction de leur capacité à se déplacer, s'ils sont sédentaires ou mobiles, de la façon de se nourrir, s'ils sont suspensivores, dépositivores de surface ou dépositivores de subsurface. En fonction de leur mode de vie, les organismes vont ainsi avoir une occupation différente de la colonne sédimentaire (Reise et al., 1991; Reise, 2002; Dashtgard, 2011) (figure I.3).

Des études sur la distribution verticale de la macrofaune ont montré que la majorité des individus se situent dans les dix premiers centimètres de sédiment (Clavier, 1984; Hines and Comtois, 1985; Schaffner, 1990; Flach and Heip, 1996; Mucha and Costa, 1999; Mucha et al., 2004). Mais il n'est pas mentionné de relations directes entre le sédiment et la position des organismes dans la matrice sédimentaire. Si les interactions benthos/sédiment ont été étudiées sur des sédiments sableux ou sablo-vaseux, à l'échelle de la station (Desroy et al., 2007; Janson, 2007), de l'embouchure (Alizier, 2011) ou du large de la baie de Seine dans des sédiments grossiers (Lozach, 2011; Lozach et al., 2011), il n'existe pas d'études portant sur ces habitats spécifiques, à l'échelle de l'individu. De ce fait, les relations des espèces dans les habitats hétérométriques originaux sont mal connues. Par exemple, les

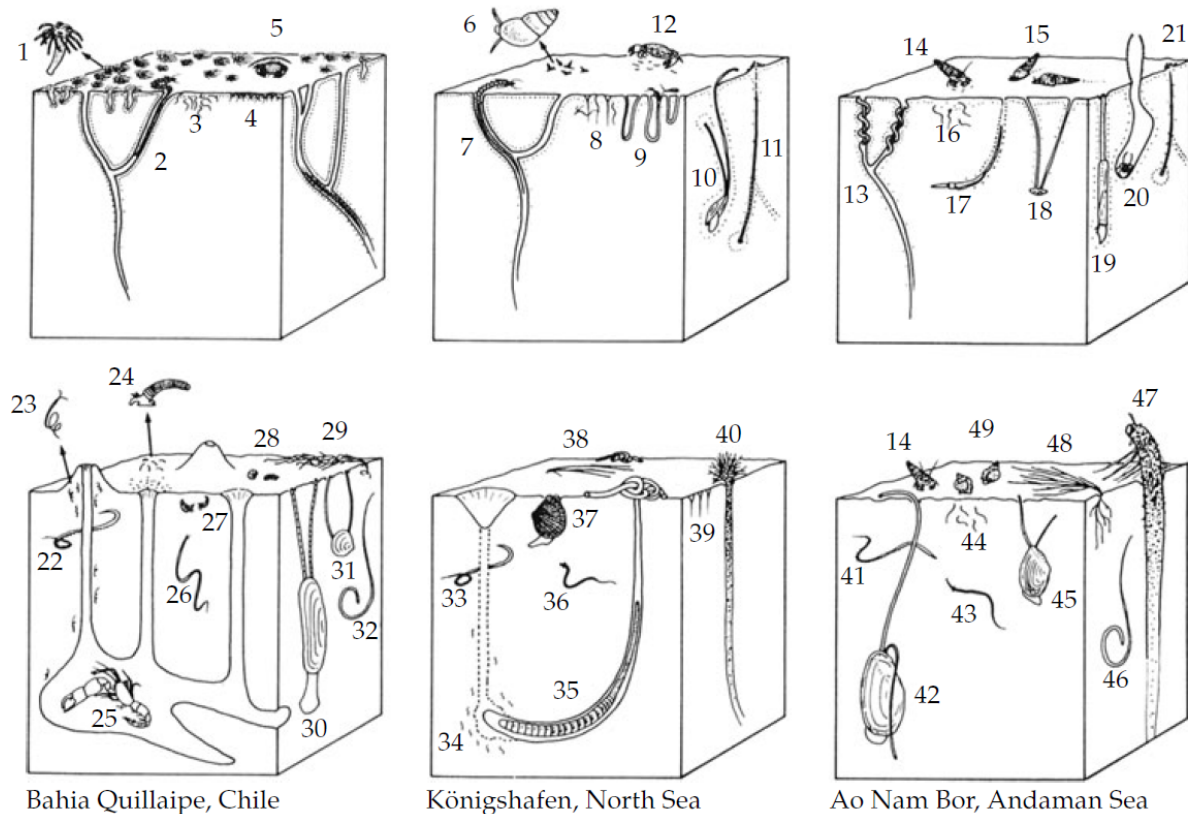


FIGURE I.3 – Vue tridimensionnelle d’organismes benthiques. Les numéros font références à différentes espèces de trois zones géographique d’après Reise et al. (1991).

parties les plus grossières (graviers et galets de roche ou de vase) forment des obstacles à la propagation d’un terrier en profondeur. En termes de stratification, si les sédiments sous-jacents sont de nature et/ou de texture différente de celles des sédiments de surface de surface, cela constitue deux habitats sédimentaires différents pour la faune. Au sein même d’un prélèvement benthique, des espèces dont les affinités sédimentaires sont théoriquement différentes peuvent se retrouver ensemble. De plus, l’hétérogénéité horizontale de certaines zones, visible d’après les répliquats d’une même station peut, amener à un résultat similaire. Il semble donc délicat d’aborder de façon rigoureuse les relations benthos-sédiments avec la seule considération de la granulométrie, et ceci particulièrement dans les sédiments hétérogènes.

Le sédiment semble avoir un impact sur la distribution de la macrofaune sans toutefois avoir été précisément défini. La réciproque a également été étudiée la modification de l’habitat par la macrofaune à travers les comportements de bioturbation par le remaniement sédimentaire. Il est communément admis que la macrofaune joue un rôle important

dans la modification de son habitat et ce depuis longtemps (Darwin, 1838; Reise, 2002; Kristensen et al., 2012). Par leurs différentes activités de remaniement sédimentaire et de bio-irrigation, les organismes benthiques vont avoir un impact sur la structure sédimentaire, les flux géochimiques, le prolongement de conditions favorables par la pénétration de l'oxygène plus en profondeur (Rhoads, 1974; Michaud et al., 2005; Murat et al., 2016), modifiant physiquement et chimiquement l'habitat (Aller, 1982; Rhoads and Germano, 1982). La bioturbation a été caractérisée comme un phénomène « parapluie » couvrant tous les processus de transport possible et les modifications physiques associées par un animal affectant son substrat (Kristensen et al., 2012) (figure I.4). Cependant, parmi les études sur la bioturbation des organismes benthiques, beaucoup s'orientent sur les modifications géochimiques induites par les organismes mais peu s'intéressent à l'effet de la granulométrie sur leur comportement bioturbateur.

Ainsi, les différentes activités des organismes macrobenthiques vont agir sur leur habitat, et ce même habitat agira sur la communauté benthique. Le schéma présenté par

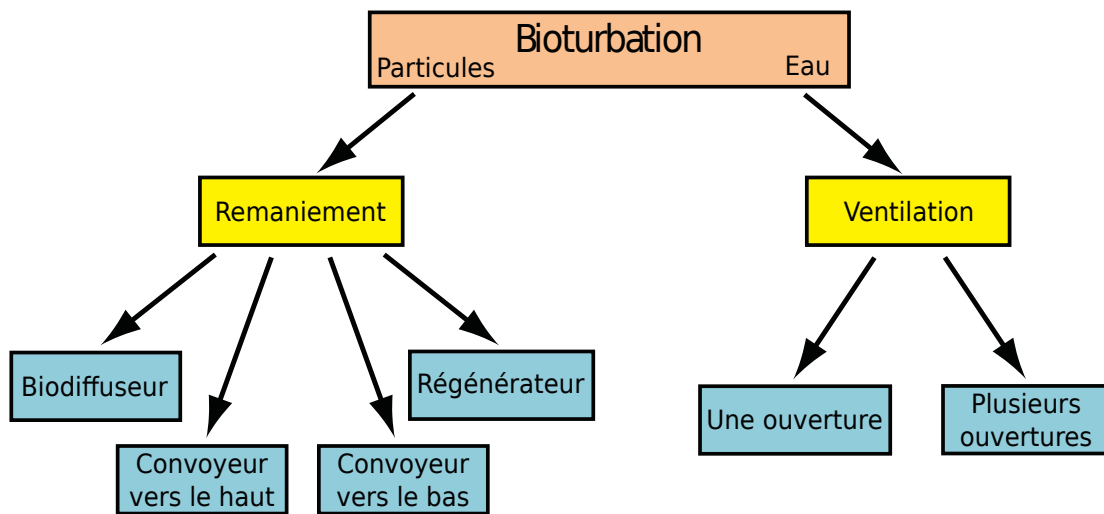


FIGURE I.4 – Schématisation de la bioturbation comme un phénomène « parapluie », divisé en deux catégories principales : le remaniement sédimentaire et la ventilation induite par les terriers, c'est-à-dire les mouvements d'eau. Ces deux catégories sont ensuite subdivisées en d'autres catégories selon les fonctions des organismes et des terriers (Kristensen et al., 2012).

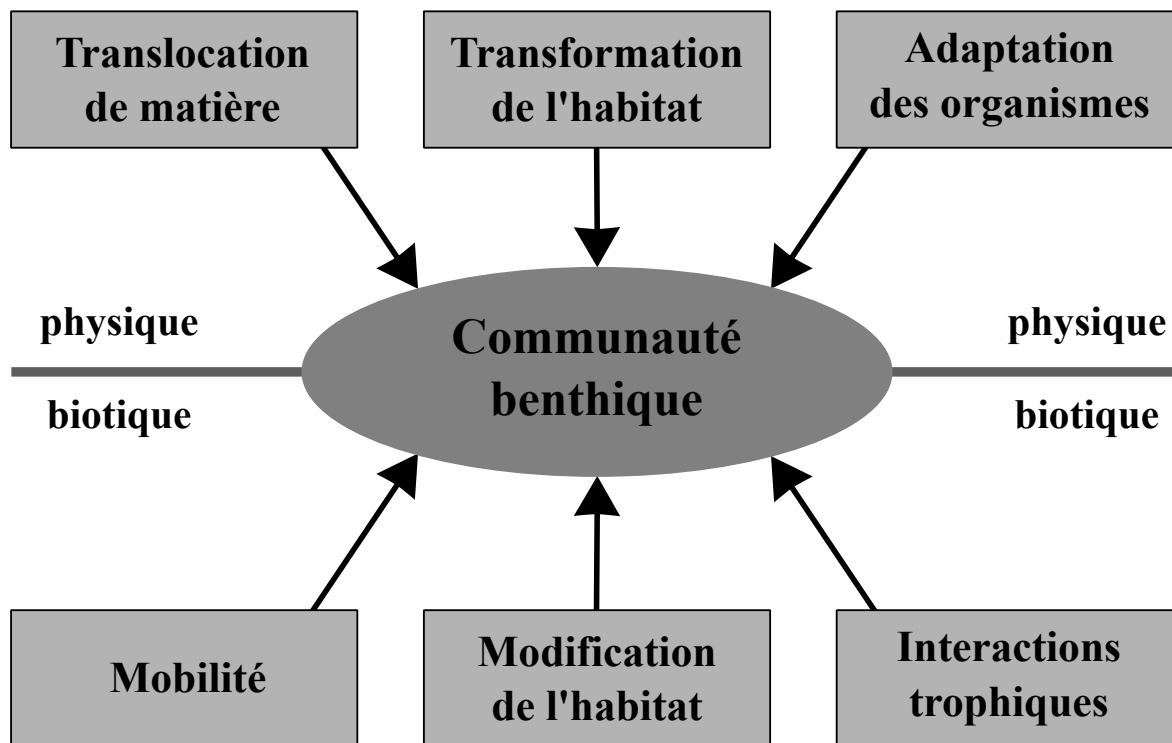


FIGURE I.5 – Principaux processus physiques et biotiques structurant l'écosystème marin côtier benthique d'après Reise (2002).

Reise (2002) (figure I.5), résume les principaux processus biotiques et abiotiques influençant l'écosystème sédimentaire.

I.4 Problématique

Ce travail a pour objectif principal d'affiner les connaissances sur les relations entre la macrofaune benthique et le sédiment de son habitat mais dans un contexte de sédiments hétérométriques. Afin d'apporter une vision nouvelle sur l'étude des relations faune-sédiment, le sujet se veut exploratoire en abordant des approches et techniques non utilisées dans les études précédentes sur la baie de Seine. Ainsi le travail se partage selon deux approches : une approche *in situ* et une approche expérimentale.

L'objectif de l'approche *in situ* est de caractériser les relations entre la faune et le sédiment à l'échelle de la carotte afin de s'intéresser à la relation non pas des assemblages faunistiques à l'échelle de la baie de Seine mais à l'échelle de l'individu et ainsi de caractériser la distribution verticale de la macrofaune dans la colonne sédimentaire. Il s'agira

donc d'apporter des éléments pour répondre à la question :

Comment la structure sédimentaire impacte la distribution verticale des organismes macrobenthiques dans un sédiment hétérométrique ?

Cette approche *in situ* se déroule en deux temps, avec une première démarche sur l'observation de la position des organismes au sein de la colonne sédimentaire à l'aide d'analyses d'images, puis ensuite caractériser de la colonne sédimentaire suivant différents paramètres abiotiques couplés à la distribution des organismes benthiques présents afin d'en dégager des informations sur les facteurs de présence des individus.

La deuxième approche expérimentale a pour objectif de répondre à la réciproque de la première question, c'est-à-dire :

Comment la macrofaune benthique impacte la structure sédimentaire de son habitat hétérométrique ?

Pour répondre à cette question, des expérimentations sont réalisées à la station marine de Luc-sur-mer, par l'utilisation de mésocosmes reconstituant des configurations sédimentaires choisis en conditions contrôlées. Des espèces choisies ont été introduites à l'intérieur des mésocosmes qui seront monospécifiques afin d'observer l'impact des organismes sur la matrice sédimentaire dans diverses configurations sédimentaires hétérométriques à travers leur comportement de bioturbation.

Ce chapitre introductif est suivi de trois autres chapitres et pour finir par une conclusion. Le chapitre 2 correspond à une revue bibliographique méthodologique sur les techniques de prélèvements et d'étude du macrobenthos ainsi que les méthodologies pour l'observation de la bioturbation.

Les deux chapitres suivant, 3 et 4, traitent respectivement des méthodologies et résultats de chacune des approches abordées dans ce sujet, l'approche *in situ* dans le chapitre 3, et l'approche expérimentale dans le chapitre 4.

Puis, le chapitre 5 apporte des éléments de discussion des résultats des deux approches avec un point de vue critique sur les méthodologies employées et les perspectives envisagées dans l'objectif de poursuivre ce travail préliminaire.

Enfin, pour clore ce mémoire, la conclusion générale résume les résultats obtenus durant ce travail et l'apport de cette nouvelle approche sur les relations entre la faune et le sédiment.

Chapitre II

Une recherche exploratoire : méthodologie générale

Introduction

Ce sujet de thèse se veut exploratoire sur la thématique des relations faune-sédiment afin d'aborder des points de vue et méthodes différentes. Comme vu dans la section I.3, bien que les études sur les relations faune-sédiment soient très nombreuses, ces relations n'ont cependant pas été clairement définies.

De plus, les stratégies et les échelles de prélèvements et d'analyses de ces études se concentrent dans la plupart des cas sur une échelle spatiale en deux dimensions, c'est-à-dire à l'échelle de la station d'échantillonnage. Mais rares sont les études sur la structure verticale de la communauté de la macrofaune. L'objectif de ce chapitre est de faire une revue bibliographique sur les méthodes de prélèvement du benthos et les techniques d'observation des organismes dans leur milieu de vie ainsi que sur les méthodes d'observation et de quantification de l'activité de la macrofaune sur son habitat physique, le sédiment, afin de trouver les techniques les plus adaptées à la problématique.

II.1 Les difficultés d'échantillonnage des milieux non cohésifs : cas des sédiments hétérométriques

Comme présenté dans la section I.2, les sédiments hétérométriques se caractérisent par une distribution granulométrique multimodale, donc avec au moins deux modes principaux.

Un autre paramètre structurant le sédiment est sa cohésion. La cohésion du sédiment se définit par la résistance au cisaillement et par sa rhéologie. Un matériel purement cohésif sera dépourvu de frottement. Une définition plus pratique se fera sur *la taille des grains qui composent le sédiment* (figure II.1). Un sédiment cohésif correspond à un mélange d'argiles ($< 4 \mu\text{m}$) et de silts ($[4 \mu\text{m} - 64 \mu\text{m}]$) avec un $d_{50} < 4 \mu\text{m}$ des argiles. Un sédiment non-cohésif sera donc un sédiment avec un $d_{50} > 64 \mu\text{m}$ (Wolanski and Elliott, 2016), en se basant sur l'échelle des tailles de Wentworth. A partir des classes de tailles des grains, la cohésion sera différente. C'est ce qui est reporté dans le tableau II.1.

Diamètre			Classification de Wentworth	Mode de transport	Cohésion		
mm	µm	phi					
<0.00045	<0.45	<11	colloïde	suspension			
0.00045	0.45	11	argile				
0.004	4	8	limons				
0.063	63	4	sablons				
0.125	125	3	sables fins	saltation			
0.25	250	2	sables moyens				
0.5	500	1	sables grossiers				
1	1000	0	granulats	chariage			
2	2000	-1	graviers				
4	4000	-2	blocs				
60	60000	-6	blocs				
256	256000	-8	blocs				

FIGURE II.1 – Relation entre le diamètre des particules, la typologie de Wentworth, le mode de transport des particules et leur cohésion (Lemoine and Verney, 2015).

Cependant, cette cohésion est également dépendante de la teneur en eau du sédiment. Il apparaît intuitif que les sédiments de type vase fluide ($< 64 \mu\text{m}$ avec une très forte teneur en eau) sont par définition très peu cohésifs.

Tableau II.1 – Taille et cohésion du sédiment d’après McNally and Mehta (2009)

Taille (μm)	Classification de Wentworth	Cohésion
< 2	Argiles très fines à moyennes	Cohésion très forte
2 - 20	Argiles grossières à silts très fins	Cohésion forte
20 - 40	Silts fins à moyens	Cohésion inversement proportionnelle à la taille
40 - 63	Silts moyens à grossiers	Cohésion négligeable
63 - 2000	Sables	Non-cohésif
> 2000	Graviers à cailloutis	Non-cohésif

II.2 Cas des milieux subtidaux

Les milieux subtidaux sont par définition les milieux non découverts par la marée. Ces milieux subtidaux se composent pour la partie supérieure de l’étage infralittoral, dont la frange infralittorale peut être exondée lors des très grandes marées des vives-eaux. Cet étage est le plus sensible aux variations climatiques telles que la luminosité et la température (Dauvin, 1997). Cet étage se limite à la zone euphotique contenant les organismes photosynthétiques. Suit ensuite l’étage circalittoral qui sont des milieux plus stables et de plus faible variabilité environnementale hébergeant les organismes sciaphiles.

Il va de soit que la difficulté et la stratégie d’échantillonnage varie selon les substrats, durs ou meubles, selon les étages et également selon l’hydrodynamisme.

Les échantillonnages sur substrats durs vont plutôt se faire à l’aide de quadrats avec un comptage des organismes dénombrables, type macrofaune, ou une estimation d’un pourcentage de recouvrement pour les organismes difficilement dénombrables, comme les organismes coloniaux, ou lorsque l’abondance est trop importante pour un dénombrement individuel (Eleftheriou and Moore, 2013). L’utilisation de l’imagerie en plongée, photo et vidéo, sera préférée sur les sites subtidaux (Munro, 2013; Smith and Rumohr, 2013), qui de plus présente l’avantage d’être non-destructive. Ces techniques d’échantillonnages directes sont précises et permettent d’avoir des observations qualitatives et quantitatives mais en revanche, sont chronophages et demandent une logistique importante notamment pour les observations en plongée. Une technique d’échantillonnage indirecte est l’utilisation de la drague Rallier du Baty (Foveau, 2009; Garcia, 2010; Dauvin, 2015), mais cet échantillonnage reste qualitatif.

Concernant les substrats meubles, beaucoup d'engins de prélèvements ont été inventés et utilisés selon le type de sédiment et selon les besoins scientifiques. Évidemment, comme pour les substrats durs, en domaine intertidal, les prélèvements sont plus simples à planifier et à réaliser. On retrouvera l'utilisation de quadrats, à l'intérieur desquels le sédiment sera prélevé jusqu'à la profondeur voulue, ou encore, l'utilisation d'un carottier à main.

Pour ce qui est des prélèvements subtidaux, l'utilisation du bateau est indispensable. Plusieurs types d'engins se dégagent en fonction de la stratégie d'échantillonnage, des moyens logistiques ou des questions posées. On retrouve les engins prélevant le compartiment au-dessus du sédiment tel que le suprabenthos et la faune démersale : ce sont les chaluts, les traineaux et les dragues, qui pour ces dernières prélèvent une partie de l'épifaune et de l'endofaune superficielle. Les bennes, box-corers (les carottiers-boîtes) et carottiers tubes prélèvent directement le sédiment et les individus de l'endofaune. Parmi ces engins, on retrouve deux types : ceux déstructurant la colonne de sédiment, les bennes au sens large, et ceux conservant la structure sédimentaire, les carottiers ou box-corers. Cependant, certains engins dénommés bennes, sont plus assimilés à des box-corers et conservent assez bien la structure sédimentaire, telle que la benne Ekman (Blomqvist, 1990) ou la benne Flucha. Un comparatif des différents engins de prélèvements du benthos est présenté par le tableau II.2.

Compte tenu du sujet de cette thèse et des questionnements vus dans la section I.4, il apparaît clairement que le choix du matériel de prélèvement s'oriente vers des engins prélevant directement dans le sédiment, type bennes, box-corers et carottiers.

Les bennes ont l'avantage d'être faciles à manipuler et rapides à mettre en œuvre. Selon le type de sédiment, toutes les bennes ne sont pas adaptées. On préférera les bennes van Veen, Simth-McIntyre, Shipek pour des sédiments fins et meubles de préférence et des bennes plus grosses, type benne Hamon pour des sédiments grossiers tels que les cailloutis (Dauvin, 1979; Boyd et al., 2006). Ce sont cependant des engins déstructurant la colonne sédimentaire et qui ne pénètrent pas en profondeur dans le sédiment. Ces engins vont prélever pour la majorité jusqu'à 10 cm de profondeur même si certains peuvent aller jusqu'à 15 cm.

Tableau II.2 – Les différents engins de prélèvement de macrofaune benthique

Type d'engin	Compartiment(s) prélevé(s)	Type de données	Profondeur de prélèvement
Chalut	Suprabenthos, mégafaune démersale, épifaune, endofaune superficielle	Qualitatives, semi-quantitatives	Surface du sédiment et interface eau-sédiment
Traineau	Suprabenthos, faune démersale, épifaune, plancton	Qualitatives, semi-quantitatives, quantitatives	Surface du sédiment et interface eau-sédiment
Dragues	Faune démersale, endofaune superficielle	Quantitatives	Surface et subsurface du sédiment
Bennes	Endofaune, sédiment	Quantitatives	Les 10 premiers centimètres environ 30 cm 40 cm Jusqu'à 80 m
Box corers	Endofaune et épifaune, sédiment	Quantitatives	
Multitubes	Endofaune et épifaune, sédiment	Quantitatives	
Carottiers	Endofaune et épifaune, sédiment	Quantitatives	

Eleftheriou and Moore (2013) présentent un tableau récapitulatif des principaux engins de prélèvements benthiques ainsi que leurs caractéristiques comme par exemple le type de substrat, la profondeur de prélèvement, la surface prélevée etc. Avec l'utilisation des bennes, il est possible de sous-estimer la macrofaune située en-dessous de 15 cm. De plus, la surface de prélèvement définie par la benne n'est applicable que pour la surface du sédiment et non en profondeur compte tenue que l'empreinte de la benne est semi-circulaire (Birkett, 1958; Riddle, 1989; Blomqvist, 1991). Riddle (1989) montre cet effet avec la forme de l'empreinte et la profondeur de prélèvement de six bennes de 0,1 m² de surface de prélèvement (figure II.2).

Les box-corers sont des « carottiers boîtes ». Ils se composent d'une boîte rectangulaire ouverte par dessous et par dessus. Ils sont fortement lestés afin de permettre la pénétration en profondeur sous leur propre poids dans le sédiment. Lorsqu'ils arrivent sur le fond, un mécanisme, comme pour les bennes, permet de libérer des mâchoires qui, lorsque le box-corer est relevé, ferment la boîte par le dessous afin de garder tout le prélèvement. Ils permettent des prélèvements de sédiments relativement profonds et non perturbés du fait de la pénétration verticale de la boîte (Barnett et al., 1984; Eleftheriou and Moore, 2013; Jamieson et al., 2013). La surface du sédiment prélevée, ainsi que l'eau surnageante conservée lors du prélèvement, semblent ne pas être perturbées comme le montre la présence des traces de macrofaune, les terriers encore présents ou les animaux sédentaires dans leur position de vie (Bouma, 1964; Hessler and Jumars, 1974). Les exemples types

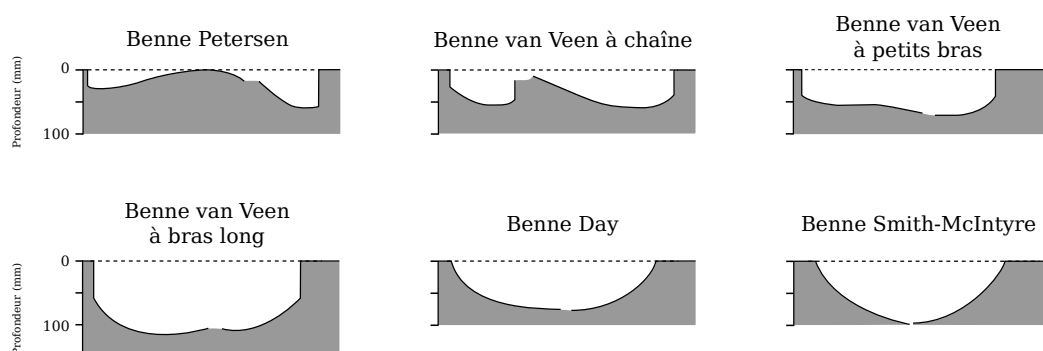


FIGURE II.2 – Profils de pénétration de bennes benthiques de 0,1 m², redessiné de Riddle (1989).

de box-corer sont le carottier Reineck, le GOMEX ou encore l'USNEL qui ont été modifiés à plusieurs reprises selon les besoins [voir tableau 5.2 de Jamieson et al. (2013)].

De manière générale, les box-corers peuvent prélever au-delà d'une trentaine de centimètres de profondeur (Eleftheriou and Moore, 2013) pour en moyenne des boîtes d'une cinquantaine de centimètres de hauteur (Jamieson et al., 2013). Bien évidemment la profondeur de prélèvement dépendra aussi du type de sédiment. Ils sont très efficaces dans des sédiments cohésifs et silto-sableux (Blomqvist, 1991). Cependant, certains auteurs ont développé d'autres box-corers afin de réaliser des prélèvements sédimentaires encore plus profonds, jusqu'à 4 m (Foster Johnson, 1988), des box-corers à plusieurs boîtes (Gerdes, 1990). Une stratégie commune et courante à l'utilisation des box-corers est le sous-échantillonnage des boîtes après prélèvements (Rosenberg et al., 2007, 2008). En effet, la quantité de sédiment étant importante lors du prélèvement brut, il est souvent nécessaire de réaliser un sous-échantillonnage à l'aide de tubes que l'on va insérer dans la boîte. Ceci permet (i) de réduire la quantité de l'échantillon aux besoins de l'étude et (ii) de réaliser plusieurs sous-échantillonnages dans le même prélèvement si d'autres analyses sont prévues sur l'échantillon. Il est cependant préférable de ne pas réaliser de sous-échantillonnage afin de minimiser les perturbations du prélèvement (Rutledge and Fleeger, 1988).

Il faut également noter qu'une comparaison entre l'efficacité de prélèvement à la benne Smith-Mc-Intyre et au box-corer USNEL montre une diversité, abondance et biomasse de macrofaune plus forte pour les prélèvements au box-corer, essentiellement dû au fait que le box-corer prélève les organismes plus en profondeur comme les crustacés *Callinassa* sp. (Smith and Howard, 1972).

Les carottiers au sens strict sont plutôt dédiés aux études géologiques avec la possibilité de réaliser des carottes de plusieurs mètres de longueur jusqu'à 80 m et une dizaine de centimètres de diamètre (Gersonde and Seidenkrantz, 2013). On retrouve deux grands principes de carottier : les carottiers gravitaires, aussi dit à piston, qui, lestés, sont déclenchés depuis le bateau et avec la vitesse acquise lors de la descente vont pénétrer le sédiment, comme le carottier Kullenberg, d'autres systèmes avec une pénétration mécanique du carottier (Kullenberg et al., 1947; University of Minnesota, 2010; Gersonde and Seidenkrantz, 2013). D'autres types de carottiers ont également été développés en fonction

des besoins (vibrants, rotatifs, etc.) (University of Minnesota, 2010; Gersonde and Seidenkrantz, 2013). Les inconvénients de ces carottiers sont qu'ils nécessitent une logistique importante pour leur mise en œuvre et par conséquent, la réalisation d'un échantillonnage prend du temps. Cependant, ils peuvent tout de même être utilisés pour des études des communautés benthiques. En effet, le fait d'obtenir de grandes carottes ($\simeq 60$ cm de profondeur) permet garder la fraction supérieure (30 cm) intactes et non perturbées (Perez et al., 1999).

Une alternative intéressante aux carottiers, qui prélèvent de grandes carottes, et aux box-corers qui obligent un sous-échantillonnage du prélèvement, lorsque l'on s'intéresse au benthos, est l'utilisation d'un carottier multitubes (Barnett et al., 1984). Ce carottier multitubes comporte à l'origine 12 carottes de 56,5 mm de diamètre et 400 mm de profondeur, mais plusieurs adaptations ont été faites de façon à avoir des diamètres de carottes jusqu'à 110 mm (Jamieson et al., 2013). Ce carottier multitubes a l'avantage de réaliser les prélèvements directement dans des carottes cylindriques transparentes permettant de voir directement la qualité du prélèvement et d'éviter le sous-échantillonnage nécessaire dans le cas de l'utilisation d'un box-corer. On minimise donc les possibles perturbations dues au sous-échantillonnage. Il a été montré, comme signalé avant, que les box-corers ont une meilleure qualité de prélèvement que les bennes en ce qui concerne le benthos, et de la même manière, les multitubes montrent une meilleure qualité de prélèvement par rapport aux box-corers qui sous-estimeraient l'abondance de macrofaune de 48 à 66 % selon Gage and Bett (2005).

L'inconvénient des multitubes réside dans le type de sédiment prélevé. Ils restent très efficaces dans des sédiments très fins et très cohésifs de type vase mais cependant, les prélèvements dans des sédiments non-cohésifs, les sables et sédiments grossiers ne sont pas convaincants (Barnett et al., 1984). De plus, dans des sédiments plus durs comme les sables fins propres, la pénétration des carottes du multitubes reste superficielle, de l'ordre de quelques centimètres (Grémare A. *comm. pers.*), par rapport à des prélèvements dans de la vase où l'on peut atteindre une trentaine de centimètres.

Une bibliographie détaillée des engins de prélèvements benthiques est présentée par Elliott and Tullet (1978).

Le principal inconvénient des prélèvements indirects par engin est que l'on ne contrôle pas l'arrivée de l'engin sur le fond. En effet, selon les courants, la houle, les mouvements du bateau, une inclinaison des engins de prélèvement peut se produire et conduire à l'échec du prélèvement, ou encore à une remise en suspension et une redistribution des particules de surface, ou à des distorsions des structures biogènes (tubes et terriers) ou sédimentaires (Blomqvist, 1991; Mazik et al., 2008; Eleftheriou and Moore, 2013).

La difficulté des prélèvements par carottage de sédiments meubles et non consolidés réside dans le fait de garder l'interface eau-sédiment non perturbée (Blomqvist, 1991), surtout à des échelles micrométriques, même avec des prélèvements de carottes d'un grand diamètre (> 10 cm) qui impliquent un certain degré de compaction de la matrice sédimentaire (Wiltshire et al., 1997). Pour éviter la perte de la couche superficielle de sédiment, limiter le tassement, la compaction et toute déformation de la carotte, une pénétration lente, en douceur est nécessaire (Blomqvist, 1991).

Pour éviter ces inconvénients, une solution est de réaliser des prélèvements directs, par plongeurs.

La technique classique consiste à utiliser un carottier à main que les plongeurs enfonce dans le sédiment [figure II.3 (a)]. Pour faciliter la pénétration du tube dans le sédiment, un mouvement rotatif peut être appliqué par le plongeur (Clavier, 1983). Le carottier doit être posé lentement sur le sédiment pour éviter tout effet de chasse qui peut expulser la fraction sédimentaire superficielle et la macrofaune mobile et nageuse tels les amphipodes. Il est ensuite enfoncé promptement dans le sédiment à la profondeur désirée afin d'éviter tout échappement latéral de la macrofaune. Pour des sédiments grossiers ou trop durs à la pénétration, il est possible d'utiliser un marteau pour aider le tube à s'enfoncer (Gage, 1975; Munro, 2013). Le carottier est ensuite dégagé à la main en creusant autour du tube et fermé en haut et en bas à l'aide de bouchons avant d'être retiré du sédiment (Munro, 2013). Les carottes sont ensuite remontées dans une caisse à la surface à l'aide d'un parachute de relevage [figure II.3 (b)] ou encore signalisées par une bouée en surface qui permettra au bateau de les remonter depuis la surface (Munro, 2013).

L'avantage des carottages en plongée est bien entendu la qualité du prélèvement. On évite d'abord l'effet de chasse à l'arrivée de l'engin sur le fond et on se rend compte de la réalisation du prélèvement, par exemple s'il n'y a pas d'inclinaison du tube.

Néanmoins, les prélèvements en plongée comportent quelques inconvénients. Tout d'abord, la profondeur de travail est limitée à 60 m dans les meilleurs cas, sinon une zone de travail de moins de 30 m de profondeur est préférable. De plus, il faut que les conditions de mer soient confortables, c'est-à-dire sans trop de courant, ce qui vaut également pour les engins de prélèvements indirects. Pour les mers à marée comme la Manche qui est mégatidale, on optera pour des plongées aux étales en privilégiant les marées de mortes-eaux. Par ailleurs, il n'est possible, pour des raisons de sécurité, de ne réaliser que deux plongées par jour et par plongeur, ce qui fait donc deux fenêtres de prélèvements. Alors qu'avec les engins de prélèvements indirect, il n'y a pas de contraintes de temps si ce n'est les limites légales du travail, et selon les conditions de mer d'une manière générale, que soit pour des plongées ou des prélèvements par des engins lourds type benne Hamon devenant trop dangereuse à manipuler dès que la mer est formée (vent ≥ 5 sur l'échelle de Beaufort).

Il est évident que, quelque soit la technique de prélèvement, indirectement par carottier ou directement par plongeurs, à partir du moment où un objet de la taille d'une carotte

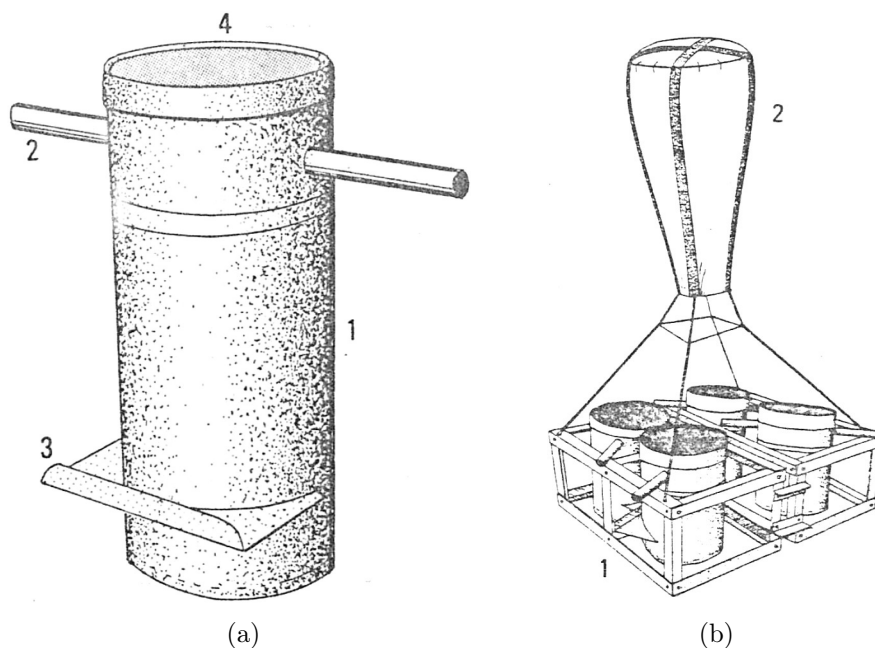


FIGURE II.3 – (a) Carottier à main avec en 1) le corps en P.V.C., 2) barres de manutention, 3) plaque métallique de rétention du sédiment et 4) un couvercle grillagé ; (b) le système de remontée des prélèvements avec en 1) le bac de stockage et 2) le parachute de levage (Clavier, 1983).

est inséré dans le sédiment, il va créer un stress pour les organismes présents et donc une perturbation de la structure de la carotte (Clavier, 1984; Somerfield and Clarke, 1997).

Parmi tous les engins et techniques cités précédemment, il semble que les box-corers ou les plongeurs soient les techniques de prélèvements les plus adaptés à la problématique *in situ* (section I.4) et la conservation de la structure sédimentaire sachant que le but de ces prélèvements de carottes est de conserver au mieux la structure sédimentaire du sédiment et la position de la macrofaune ainsi que ses structures biogènes dans la matrice sédimentaire. Les comparaisons entre les différents moyens de prélèvements montrent que les box-corers et carottages par plongeurs sont les plus efficaces (Gage, 1975; Clavier, 1983; Blomqvist, 1991; Somerfield and Clarke, 1997).

II.3 Recherche vers une observation tridimensionnelle des organismes : comment observer la macrofaune dans son milieu de vie ?

Comme il a été montré dans la section I.4, les organismes benthiques occupent la structure sédimentaire dans son ensemble et pas seulement la partie superficielle. Ils évoluent dans la colonne sédimentaire selon leurs modes de vie, nutrition, déplacements ou encore les stress subits, qu'ils soient naturels comme la prédation (Esselink and Zwarts, 1989; Persson and Svensson, 2006) ou anthropiques. Il est donc important de s'intéresser à la distribution verticale de la macrofaune selon leur environnement (Hines and Comtois, 1985). La section précédente (section II.2) a montré l'utilité des prélèvements par box-corers pour obtenir des carottes de sédiments avec une structure et une interface sédimentaire la moins perturbée possible.

La première idée venant à l'esprit lorsque l'on s'intéresse à la distribution et répartition verticale de la macrofaune est de découper une carotte selon la profondeur et de dénombrer et identifier les individus trouvés dans chaque tranche (section II.3.1), mais il existe également d'autres techniques pour observer la macrofaune dans son milieu.

II.3.1 Distribution verticale

De manière générale, les études sur la distribution verticale de l'endofaune suivent approximativement le même protocole. Une fois les carottes de sédiment prélevées, elles sont découpées dans la largeur en tranche d'épaisseur variable ou selon des profondeurs définies. Ces tranches sont ensuite fixées au formol 10% puis tamisées sur 500 μm . L'épaisseur de découpe est variable en fonction des études et des objectifs scientifiques. Bouchet et al. (2009), pour l'étude des foraminifères, ont procédé à une découpe de 0,5 cm entre 0 et 1 cm, de 1 cm pour des profondeurs entre 1 et 5 cm, 2,5 cm entre 5 cm et 10 cm et 5 cm de 10 cm à 30 cm, et d'autres tous les 10 mm (Clavier, 1984; Mermillod-Blondin et al., 2003). Noffke et al. (2009), dans le but d'étudier la faune associée aux polychètes *Owenia fusiformis*, divisent verticalement le prélèvement du box-corer en deux parties. La première pour conserver les tubes d'*Owenia fusiformis* entier, et la deuxième partie est sectionnée en neuf parties de 2 cm. D'autres réalisent des découpent selon quatre épaisseurs :

- 0-2 cm, 2-5 cm, 5-10 cm, 10-15 cm, 15-20 cm et ainsi de suite (Dauwe et al., 1998; Hines and Comtois, 1985; Mucha et al., 2004; Schaffner, 1990; Simonini et al., 2004) ;
- 0-1 cm, 1-5 cm, 5-10 cm et 10-20 cm (Flach and Heip, 1996; Witte, 2000) ;
- 0-5 cm, 5-10 cm, 10-20 cm et 20-30 cm (Clavier, 1984) ;
- 0-1 cm, 1-3 cm, 3-10 cm (Persson and Svensson, 2006).

Clavier (1984) a développé deux méthodes pour l'étude de la distribution verticale. La première consiste à utiliser un carottier à main de 30 cm de longueur et 16 cm de diamètre (figure II.4 a)). Ce carottier est incisé sur la moitié de sa circonférence pour insérer des plaques métalliques selon quatre sections. La seconde méthode, plus précise, utilise un support afin de procéder au découpage des carottes tous les centimètres [figure II.4 (b)]. Des carottiers ont été conçus spécialement en fonction des objectifs scientifiques et permettent l'ouverture de la boîte en deux moitiés pour ensuite découper chaque carotte en 15 tranches, de 1 cm pour les 10 premiers centimètres puis tous les 2 cm pour les tranches suivantes jusqu'à 15 cm de profondeur (Cardoso et al., 2010).

Pour les plus gros et plus grands individus qui se situent à plusieurs centimètres de profondeur tels les polychètes et les bivalves, cette technique comporte l'inconvénient de les sectionner en plusieurs fragments. Dans les cas présents, la présence de ces individus

vivant sur plusieurs centimètres de profondeur est attribuée à la section contenant la tête et si les biomasses sont mesurées, elles sont basées sur les portions (ou l'animal entier) présent dans chaque tranche (Hines and Comtois, 1985). Différentes méthodes sont utilisées pour le découpage des carottes. Il y a la méthode de découpe directe de la carotte par des lames insérées dans le tube (Clavier, 1984) mais dans la plupart des cas, la carotte est sortie progressivement de son tube et découpée au fur et à mesure que le sédiment est poussé hors du tube. La technique principale consiste à utiliser un fil en nylon ou métallique, pour découper la carotte en tranche sur le principe du fil à couper le beurre. Mais certains (Rosenberg and Ringdahl, 2005) développent des outils spéciaux comme une lame en fer rotative afin de couper des tranches d'une épaisseur précise. Même si cette technique de découpage transversal est facile à mettre en œuvre et demande peu de logistique, elle ne permet pas d'avoir une visualisation globale des individus dans la structure sédimentaire. Bien que l'information verticale de la présence des individus est obtenue, on perd l'information des positions spatiales relatives entre individus pour chaque tranche. La question se pose donc de savoir comment observer la macrofaune dans son

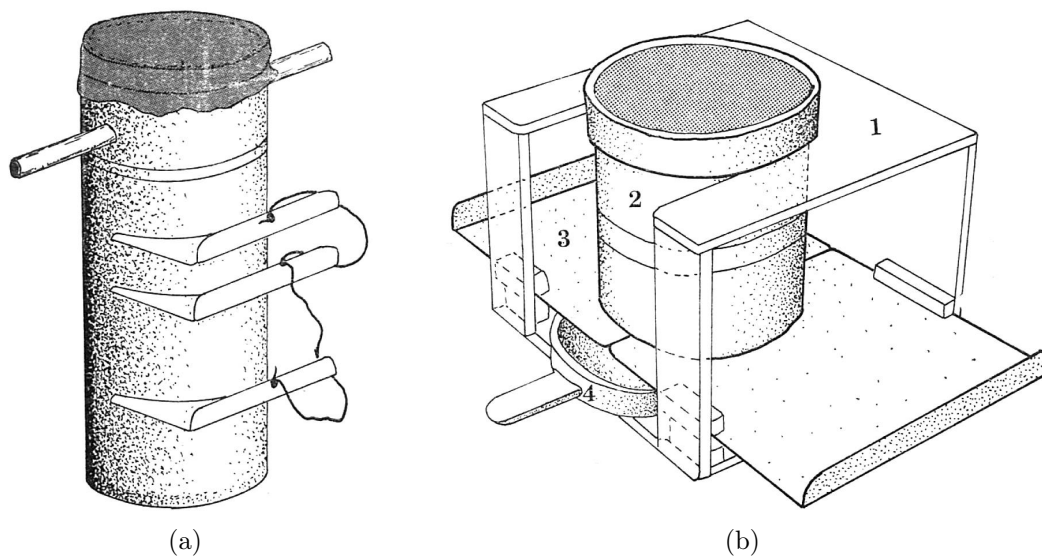


FIGURE II.4 – (a) Carottier manœuvré en plongée muni de ses plaques séparatrices pour l'étude de la distribution verticale pour un échantillonnage de 30 cm de profondeur ; (b) dispositif permettant de séparer une carotte de sédiment en fraction régulière de 1 cm avec en 1) le boîtier en plexiglas, 2) le carottier en P.V.C., 3) les plaques séparatrices métalliques et 4) le godet amovible (hauteur 1 cm) (Clavier, 1984).

milieu. Quelles techniques permettent de visualiser les organismes en place dans la colonne sédimentaire avant la destruction de la carotte pour les dénombrer ?

II.3.2 Observation 3D

II.3.2.1 Techniques indirectes

Une première technique a consisté à congeler les carottes afin de figer les organismes et la structure sédimentaire de la carotte. Stocker and Williams (1972) ont utilisé un tube perforé sur la longueur qu'ils ont enfoncé dans le sédiment dans lequel de l'azote liquide est versé à l'intérieur du tube. L'azote liquide se déverse et permet la congélation du sédiment environnant. L'inconvénient de la technique réside dans le fait qu'elle est semi-quantitative. De plus, il est difficile d'utiliser une telle méthode en domaine subtidal. Par conséquent, la congélation s'est réalisée une fois les carottes prélevées, soit en étant placées dans un congélateur, soit à l'aide d'azote liquide ou de CO₂ liquide (Marchant, 1988). De plus, la congélation n'est pas recommandée pour l'identification des organismes benthique et génère également des déformations de la structure sédimentaire (figure II.5) (Rutledge and Fleeger, 1988; Blomqvist, 1991).

Une technique de congélation des carottes développée par Wiltshire et al. (1997), *The Cryolander*, se veut être non perturbatrice, même sur des sédiments non consolidés et à des échelles de structure sédimentaire millimétrique. La méthode consiste à déposer du coton à la surface du sédiment et de verser de l'azote liquide dessus. Ainsi, les vapeurs d'azote liquide vont congeler la surface du sédiment sans créer de perturbations. L'azote liquide peut ainsi être versé sur un filet en nylon déposé à la surface du sédiment ce qui permet la répartition de l'azote liquide en petite goutte pour une meilleure congélation de la carotte de la surface vers le fond. L'absence de protubérance au centre de la carotte (Rutledge and Fleeger, 1988) (figure II.5), visible lorsque les bords externes de la carotte se congèlent en premier, montre que la technique du Cryolander minimise les perturbations sédimentaires.

Une méthode utilisée pour caractériser l'hétérogénéité du sédiment est la résistivité, correspondant à l'enregistrement d'un courant électrique ou magnétique au travers d'une couche de sédiment dans laquelle sont disposées des électrodes (émettrices et réceptrices)

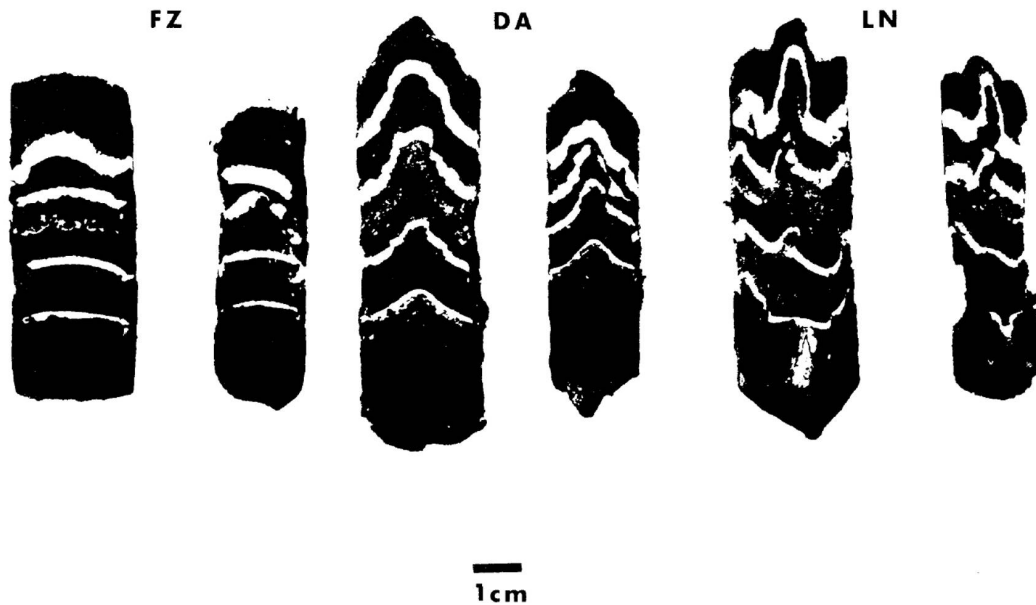


FIGURE II.5 – Perturbation verticale des couches sédimentaires suite à la congélation dans un congélateur du commerce (FZ), à de la neige carbonique et de l’acétone (DA) et de l’azote liquide (LN) (Rutledge and Fleeger, 1988).

de part et d’autre de cette couche. Plusieurs échelles spatiales peuvent être analysées par ce procédé, microrésistivité ou macrorésistivité (Cojan and Renard, 1999). Le développement de l’imagerie par microrésistivité a permis la quantification de l’hétérogénéité 2D du sédiment plus efficacement que les méthodes existantes pour déterminer les fluctuations de porosité de carottes (Jackson et al., 1996). Comparée à des images obtenues à partir de radiographies aux rayons X, la microrésistivité, en plus de donner une information sur la porosité, est sensible à plusieurs classes d’hétérogénéité du sédiment, aux couches de différentes densités, à la bioturbation, aux coquilles et aux échantillons perturbés (Jackson et al., 1996).

Une autre technique, dans le but de visualiser les structures biogènes en 3 dimensions consiste à réaliser des moulures de ces structures grâce à de la résine époxy (Shinn, 1968; Gerino and Stora, 1991; Miron et al., 1991; Lee and Koh, 1994; Atkinson et al., 1998; Coelho et al., 2000; Wang et al., 2014). Les moulures par résine se réalisent par un versement abondant de résine directement à la surface du sédiment. La technique peut également être utilisée en plongée (Coelho et al., 2000; Munro, 2013). Un petit cylindre posé sur le sédiment à l’entrée d’une galerie peut être utilisé pour guider la résine dans les

galeries (Coelho et al., 2000). La résine étant légèrement plus dense et plus visqueuse que l'eau, une fois déversée sur le sédiment, va remplir les galeries et terriers. Il existe deux principaux types de résine (Munro, 2013). La résine polyester (Atkinson and Chapman, 1984; Atkinson et al., 1998), plutôt utilisée dans les régions tempérées et polaires, et la résine époxy (Coelho et al., 2000), plutôt utilisée dans les régions tropicales du fait qu'elle a tendance à moins se durcir avec les basses températures.

Une fois que les résines sont versées, il faut attendre quelques heures à quelques jours selon la quantité versée et le type de résine utilisé. Une fois dures, les moulures sont retirées du sédiment en creusant autour. Même si cette technique est qualifiée comme proche du parfait (Coelho et al., 2000), elle permet certes d'obtenir une représentation des galeries faites par la macrofaune et essentiellement d'organismes creusant de grosses galeries comme les crustacés *Thalassinidés*, mais montre une vision partielle des terriers. En effet, les individus ou une occlusion par le sédiment empêcheraient la résine de combler la totalité du terrier (Koretsky et al., 2002). De plus, un autre inconvénient réside dans le manque de résolution et de précision pour déterminer l'espace occupé par les structures biogènes en prenant en compte que les structures les plus volumineuses et en omettant les plus petits individus et les plus petites structures (Dufour et al., 2005). Il faut également être conscient que pour une bonne observation des structures, l'observateur doit bien localiser les ouvertures des terriers et tubes à la surface du sédiment pour introduire la résine, et par conséquent, les plus petites structures et structures secondaires ne sont pas forcément ciblées, et d'autant plus en plongée (Rosenberg et al., 2007).

II.3.2.2 Imageries

Bien qu'intéressantes, les techniques mentionnées ci-dessus ne permettent pas une visualisation des organismes dans leur milieu, ou que partiellement avec les moulures de résine. Avec les évolutions technologiques, la miniaturisation de l'électronique et l'aire du numérique, les techniques de prise d'images se sont développées dans la fin du XX^e siècle et notamment pendant les 40 dernières années (Solan et al., 2003).

II.3.2.2.i) Sediment Profile Imaging : SPI

Créé et amélioré depuis les années 1970-1980, le *Sediment Profile Imaging* (SPI) est un appareil permettant d'observer l'interface eau-sédiment. Le système est composé d'un prisme s'enfonçant dans le sédiment sur les 20-30 premiers centimètres de profondeur. Le prisme est composé d'une partie transparente en plexiglas (la face verticale) et d'un miroir à 45° (la face oblique) qui renvoie ainsi l'image de l'interface eau-sédiment à un appareil photo ou une caméra (figure II.6). Un flash ou une lumière est monté à l'intérieur pour obtenir une image 2D, claire et nette du sédiment. La chambre du prisme est remplie d'eau distillée permettant à la caméra d'être dans des conditions optiques constamment claires, évitant toutes réfractions et/ou distorsions de la lumière pour de meilleures prises de vue (Patterson et al., 2006). Le SPI est relié au bateau par un câble qui maintient le prisme en position relevée. Lorsque le SPI touche le fond, le câble se détend et le prisme, contrôlé par un piston hydraulique, descend dans le sédiment à faible vitesse [$\leq 7 \text{ cm.s}^{-1}$, Rhoads and Cande (1971)] afin de ne pas perturber l'interface eau-sédiment (Germano, 1995; Solan and Kennedy, 2002). Le SPI peut être laissé en place dans le sédiment entre 10 et 20 secondes (Rumohr and Schomann, 1992) voire 30 secondes (Labrune et al., 2012) afin d'obtenir des images propres et détaillées. Selon la caméra adaptée, des images peuvent-être obtenues jusqu'à 11 000 m de profondeur (Germano, 2012). On obtient ainsi une image instantanée du sédiment et de son interface (figure II.7). Le système d'analyse d'image peut identifier jusqu'à 16,7 millions de nuances de couleurs différentes permettant entre autre la mesure et numérisation précise de caractéristiques du sédiment et jusqu'à 25 paramètres individuels (Germano, 1995; Solan and Kennedy, 2002).

L'utilisation du SPI permet d'acquérir rapidement des images de l'interface eau-sédimentaire et sans perturbations notables de la colonne sédimentaire (jusqu'à plus de 100 images par jour) avec un retour direct sur le pont en temps réel (Rhoads and Germano, 1982). A partir de ces images, il est possible d'analyser plusieurs paramètres physiques, biologiques, comme la gamme et le mode granulométrique, la présence de poche de gaz, la zone redox, la présence de faune, les structures biogènes, la profondeur de bioturbation et d'observer les relations faune-sédiment *in situ* (Germano, 2012), plus facilement et plus rapidement qu'avec d'autres méthodes telles que le carottage (Rumohr and Schomann, 1992) ou d'autres engins destructeurs comme les dragues et bennes (Germano, 1995).

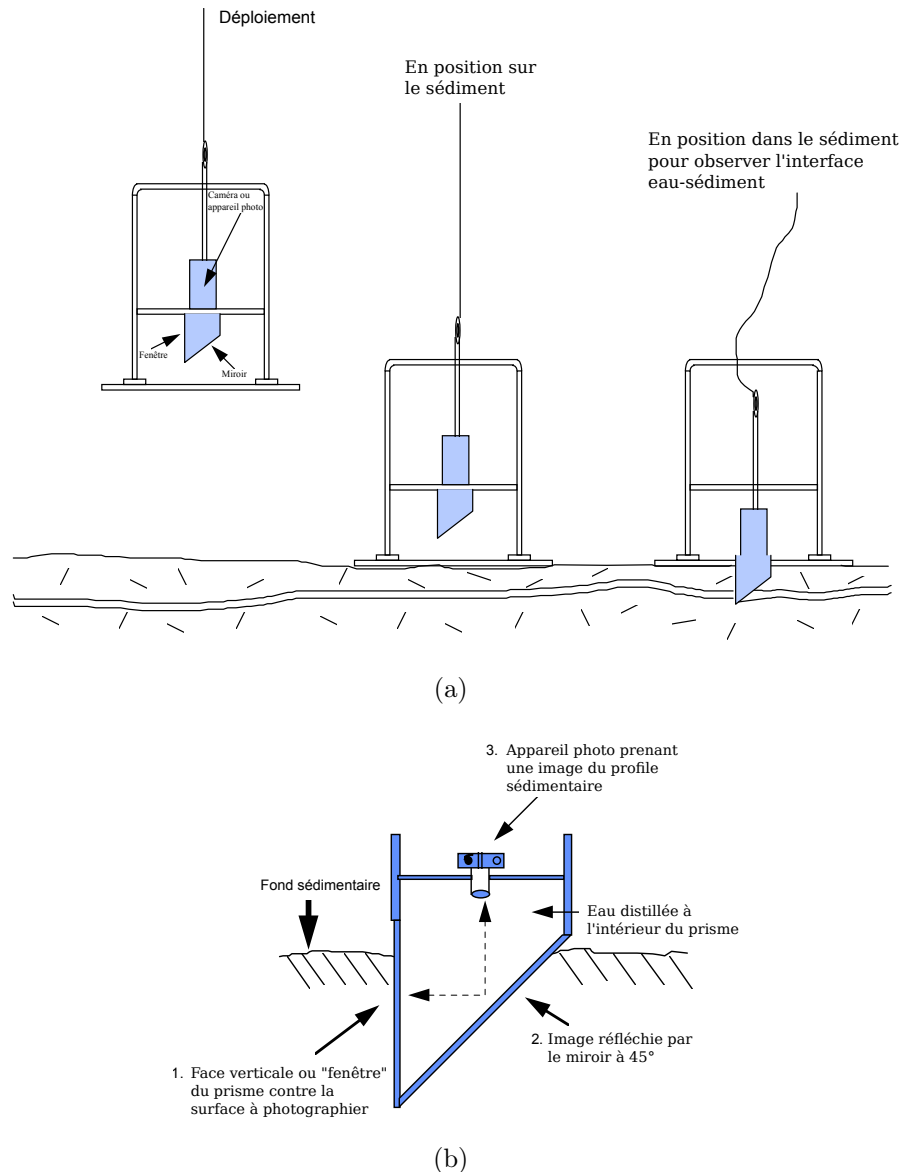


FIGURE II.6 – (a) Principe d'utilisation du Sediment Profile Imagery (SPI) et (b) le détail du prisme pénétrant dans le sédiment pour la prise de vue de l'interface eau-sédiment (Germano, 1995).

Depuis ces premières utilisations par l'équipe de Rhoads (Rhoads and Cande, 1971), de nombreuses études ont employé cet engin. En janvier 2010, pas moins de 300 rapports et publications mentionnent l'utilisation du SPI pour des études benthiques à travers le monde, des eaux subtidales peu profondes aux plaines abyssales (Germano et al., 2011). Ainsi, cet outil est utilisé pour de multiples applications [voir une revue historique de l'utilisation du SPI par Germano et al. (2011)] et même en routine. Il a, par sa large utilisation, été modifié à plusieurs reprises pour répondre aux attentes scientifiques.



FIGURE II.7 – Exemples de trois images que l'on peut obtenir avec le SPI (Germano, 2012).

Les images obtenues se limitent à l'observation de l'épifaune et de l'endofaune peu profonde [les 20 premiers centimètres (Germano, 1995)] et donne un aperçu à un instant *t*. Le SPI est donc adéquat pour une observation sur une longue échelle de temps (semaine et plus) mais est limité pour une observation sur des échelles de temps courtes (minute ou heure). Pour y remédier, Solan and Kennedy (2002) ont utilisé le SPI avec une succession d'images prises sur une durée de 24h afin d'observer les relations faune-sédiment. La prise de photos à un intervalle régulier permet de donner une vision de phénomènes à courte échelle de temps tout en étant une méthode *in situ* non destructrice et continue. Pour ce faire, un intervalomètre a été placé dans le SPI permettant de prendre une photo toutes les 30 minutes sur 24h soit un total de 49 photos. Le système a été rebaptisé t-SPI pour *time-lapse SPI*. Dans la même idée d'un suivi temporel de la bioturbation, Solan et al. (2004) ont utilisé le SPI modifié pour observer la fluorescence des luminophores (voir section II.4) et l'ont eux ainsi rebaptisé par f-SPI.

Patterson et al. (2006) ont également modifié le SPI en remplaçant le prisme par un scanner et l'ont donc nommé SPIScan. Le but était d'acquérir une meilleure pénétration dans le sédiment et de réduire le coût de fabrication. Le SPIScan dispose d'un scanner au format A4 dans un boîtier étanche avec une des faces en verre. Ils obtiennent ainsi une meilleure résolution avec un pixel de 85 μm de résolution. Ils ont aussi réduit le poids de 510 kg pour le SPI traditionnel à 430 kg, ce qui permet une utilisation plus aisée, ainsi

qu'un coût plus faible. La contre partie est la profondeur d'utilisation. La scanner étant dans de l'air et non de l'eau distillée comme le SPI traditionnel, la profondeur d'utilisation est limité à 90-100 m.

Très utilisé, le SPI reste un outil « operator-dependency ». Afin de réduire la subjectivité de l'interprétation des images obtenues, un logiciel d'analyse semi-automatique des images, le SpiArcBase, a été développé (Romero-Ramirez et al., 2013). Ce logiciel, gratuit pour les chercheur et enseignant chercheur, est disponible sur le site <http://spiarcbase.epoc.u-bordeaux1.fr>. Le but du logiciel est de réduire le biais dû à l'utilisateur, de standardiser l'analyse pour de futurs comparaisons et de fournir une vitesse de travail plus rapide. Le logiciel offre plusieurs caractéristiques :

- reconnaissance automatique de l'interface eau-sédiment ;
- calcul automatique de la discontinuité redox apparente ;
- analyse et classement des structures biogènes ;
- stockage des données dans une base de données.

Le logiciel est également modulable, ce qui laisse la liberté à l'utilisateur de dessiner manuellement les zones d'intérêts si la détection automatique est erronée ou imprécise. De plus, si une structure biogène est inconnue par le logiciel, l'utilisateur peut enrichir le logiciel avec de nouvelles catégories. Le logiciel donne également la surface, le périmètre, la largeur, la hauteur et les coordonnées des structures biogènes détectées, le tout stocké dans la base de données et pouvant être exporté en fichier texte pour d'autres analyses.

Le SPI, ainsi que tous ses dérivés, apporte une vision *in situ* de l'interface eau-sédiment tout en étant un outil rapide à mettre en place et à utiliser et non destructeur. Il donne une bonne observation des relations faune-sédiment (Rhoads and Germano, 1982). Il a l'avantage d'être utilisable même dans des eaux très turbides (Rhoads and Germano, 1982; Germano, 1995; Germano et al., 2011) par rapport aux autres systèmes d'imagerie classique. Cependant, même si Rhoads and Germano (1982) donnent le SPI comme étant utilisable dans n'importe quel type de fond meuble en utilisant un système de pompe injectant de l'eau à la base du prisme, Blanpain et al. (2009) et Germano et al. (2011) précisent que son utilisation est limitée pour des fonds sableux et grossiers. Pour pallier à cette contrainte, le DySPI a été mis au point, permettant par un mouvement lent et pivotant, de faire pénétrer une carène supportant le module de prise d'image (Blanpain

et al., 2009). Une revue des différentes variantes du SPI est présentée par Germano et al. (2011).

Il reste tout même difficile d'interpréter les structures biogènes ainsi que les traces produites par les organismes qui sont souvent coupées par le prisme du SPI lors de sa pénétration dans le sédiment ; de plus les images obtenues restent du 2D (Dufour et al., 2005).

II.3.2.2.ii) Vidéo

L'emploi de systèmes vidéo est également une approche intéressante dans l'observation *in situ*. Les ROV (Remote Operator underwater Vehicle) à caméra embarquée sont des moyens très intéressants notamment par leur maniabilité, leur facilité de transport, leur autonomie d'utilisation ainsi que leur qualité vidéo. Cependant, ce type de prise de vue ne permet pas une vision à l'intérieur du sédiment mais uniquement de sa surface. Comme pour les prélèvements en plongée, les ROV doivent s'utiliser à l'étape de marée et sont limités pour des mers mégatidales à forts courants comme la Manche. Ils sont en effet limités dans leur utilisation lorsque les courants de marée sont importants et par la turbidité des eaux ; ils sont de plus très fragiles et demandent une maintenance soutenue. Une autre approche a été développée dans des sédiments hétérogènes : la vidéo-prospection (Datry et al., 2003). La technique, qui s'affranchit de prélèvements, consiste à insérer un tube en plexiglas transparent directement dans le sédiment puis d'insérer une caméra à l'intérieur. La caméra permet l'observation en direct et des prises de photos dans le but de réaliser des panoramas des sections du cylindre de plexiglas. Des traitements d'images permettent par exemple d'estimer la proportion de structures biogènes dans le sédiment. Bien qu'intéressante, la technique ne permet pas d'avoir une vision tridimensionnelle des structures sédimentaires.

II.3.2.2.iii) Rayon X

Pour passer du 2D à la vision tridimensionnelle en 3D, les rayons X présentent des propriétés intéressantes. Détournés de leur utilisation primaire pour la médecine et l'observation interne du corps humain, les rayons X ont montré un intérêt particulier dans des domaines tels que les géosciences et notamment pour l'observation des structures internes

du sédiment comme des faciès, des dépôts, des traces de bioturbation et des structures biogènes (Bentley et al., 2006). Les rayons X sont utilisés depuis une cinquantaine d'années en tant que méthode non destructive pour analyser les structures sédimentaires et en géosciences (Cnudde and Boone, 2013). Ils permettent de mettre en évidence des structures sédimentaires et rendent leurs interprétations plus claires qu'à l'œil nu. Le principe est le suivant, plus un objet ou un matériau est dense, plus les rayons X seront atténués par ce matériau. Les images sont restituées en niveaux de gris correspondant à la densité des matériaux. Howard (1968) les a utilisés pour le suivi des comportements de bioturbation et d'enfouissement d'organismes benthiques ou encore pour observer les structures biogènes (Howard et al., 1977). Pour répondre à certains besoins spécifiques, des outils utilisant les rayons X ont spécialement été conçus.

SCOPIX

Le SCOPIX a été mis au point par l'UMR EPOC de l'Université de Bordeaux (Migeon et al., 1998) pour pallier au manque de qualité des films radiographiques, aux variations de contraste d'une radiographie à l'autre et du temps d'acquisition. Il permet d'acquérir des images numériques des radiographies sur lesquelles des analyses ultérieures pourront être réalisées. Le SCOPIX est un système composé d'un instrument radioscopique, d'un amplificateur d'intensité, d'une caméra CCD et d'un banc pour le passage des échantillons (figure II.8). Il permet d'accueillir des carottes entières de 1,5 m maximum et de 10 cm de diamètre, une moitié de carotte ouverte ou de fines tranches de sédiment de 1 cm d'épaisseur avec lesquelles la résolution est la meilleure. Il est ainsi possible d'observer les structures physiques et biologiques et ce directement sur ordinateur. Les paramètres peuvent ainsi être ajustés pour une meilleure lecture de la carotte. Le logiciel couplé donne une courbe d'intensité des niveaux de gris [figure II.8 (b)]. Cette courbe traduit la réponse du sédiment à la pénétration des rayons X, qui donne théoriquement des informations sur la teneur en eau, la compaction du sédiment et la porosité. Mais selon le type de sédiment, les niveaux de gris varient et une validation par analyse texturale ou autre est nécessaire. Ainsi, les pics des courbes vers les valeurs hautes et basses montrent un changement de faciès sédimentaire.

II.3. Recherche vers une observation tridimensionnelle des organismes : comment observer la macrofaune dans son milieu de vie ?

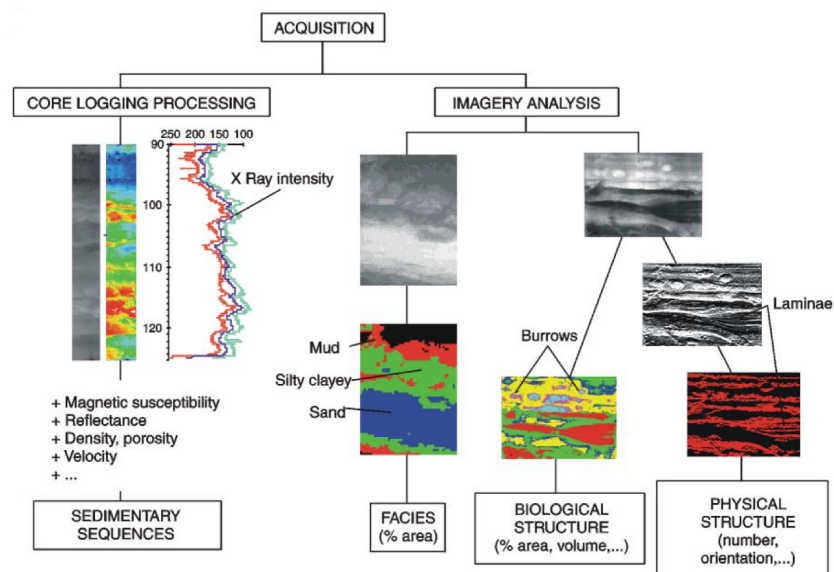
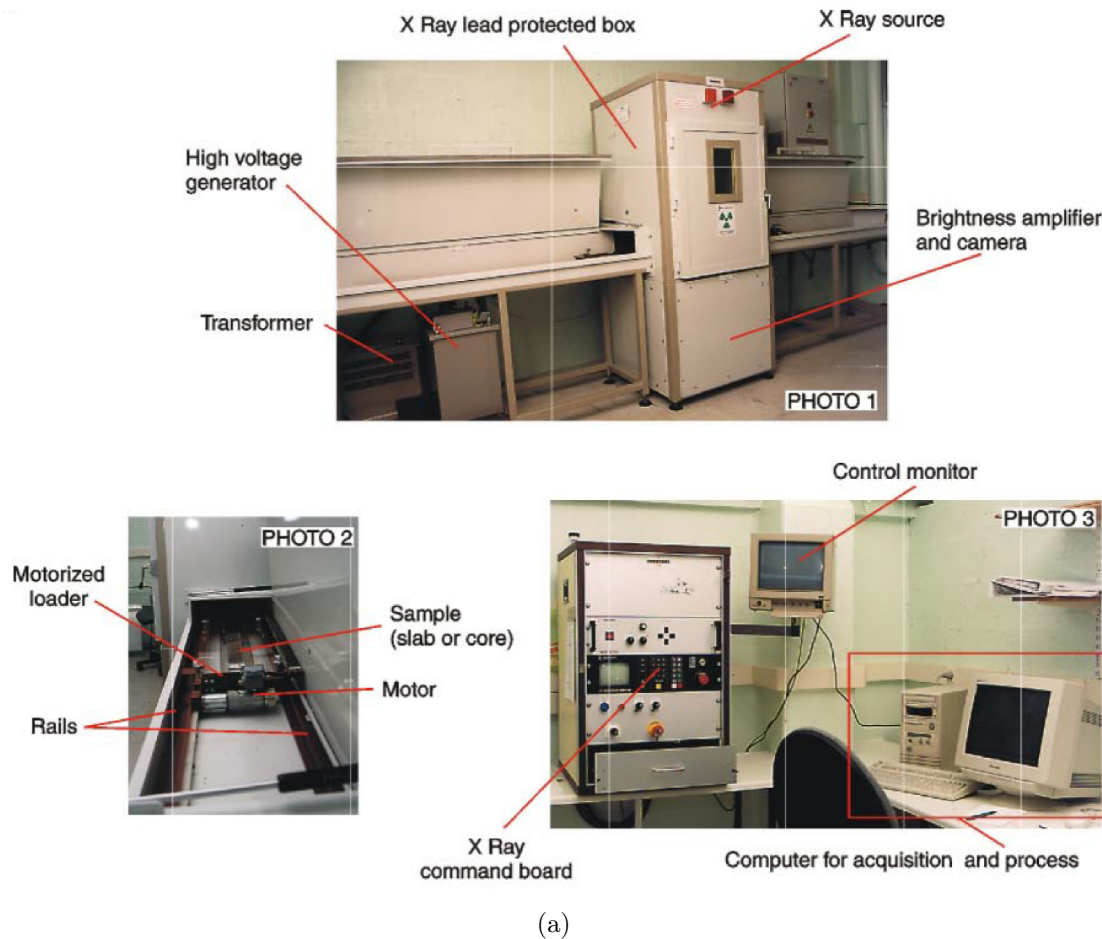


FIGURE II.8 – (a) Photos du système SCOPIX avec en photo 1, le système de rayons X, en photo 2 le chargeur d'échantillons, en photo 3, la commande de contrôle. (b) Schéma des deux principales méthodes d'analyses radioscopiques : à gauche, l'enregistrement de la carotte avec la courbe d'intensité de gris et à droite, les analyses d'images déterminant les faciès et structures sédimentaires (Migeon et al., 1998).

A partir des images obtenues, il est donc possible de distinguer différentes structures sédimentaires, de mettre en évidence des structures physiques et biologiques qui ne sont pas visibles à l'œil nu. Le logiciel permet également d'identifier les terriers et structures biogènes et de les quantifier (Lofi and Weber, 2001). Le SCOPIX est donc une technique très efficace de haute résolution pour réaliser des analyses en détails avec une observation interne de la composition de chaque structure sédimentaire et biologique (Migeon et al., 1998).

Cependant, même si la technique permet de produire des résultats avec une bonne précision, les échantillons doivent respecter les mêmes dimensions surtout dans le cas où se sont des tranches de carottes qui sont passées aux rayons X afin que les résultats soient comparables. En effet, la projection des rayons X sur un objet, qui est en 3D, sur un plan 2D entraîne une perte d'information en intégrant l'épaisseur de l'objet sur un seul plan et peut mener à une mauvaise interprétation des résultats (Cnudde and Boone, 2013). De plus, il n'y a pas de technique rapide pour déterminer les volumes des structures biogènes à partir des images obtenues (Dufour et al., 2005).

CAT-Scan

La radiographie classique en 2D, bien qu'intéressante, présente deux inconvénients majeurs. Le premier est le fait que la radiographie d'une carotte entière est projetée sur un seul et même plan perdant ainsi l'information de profondeur et donc les informations sur les volumes. Le deuxième inconvénient correspond à la réponse non linéaire des rayons X par les objets. C'est-à-dire qu'entre la densité optique et les coefficients linéaires d'atténuation des rayons X, il y a une dépendance non linéaire et donc une source d'erreurs pour la détermination quantitative de la densité de l'échantillon passé (Duliu, 1999). Dans le but de pallier ces inconvénients, une technique a été développée dans les années 1970 (Hounsfield, 1973) appelée tomographie axiale transverse informatisée abrégée par *CAT-scan* ou *CT-Scan* pour respectivement Computed Aided Tomography Scan et Computed Tomography Scan (Cnudde and Boone, 2013).

Le principe général reste le même qu'avec l'utilisation classique de la radiographie mais en utilisant une source de rayons X rotative (figure II.9). Il y a eu plusieurs générations de scanner rotatifs et les scanners de 4^{ème} génération ont une rotation hélicoïdale de la

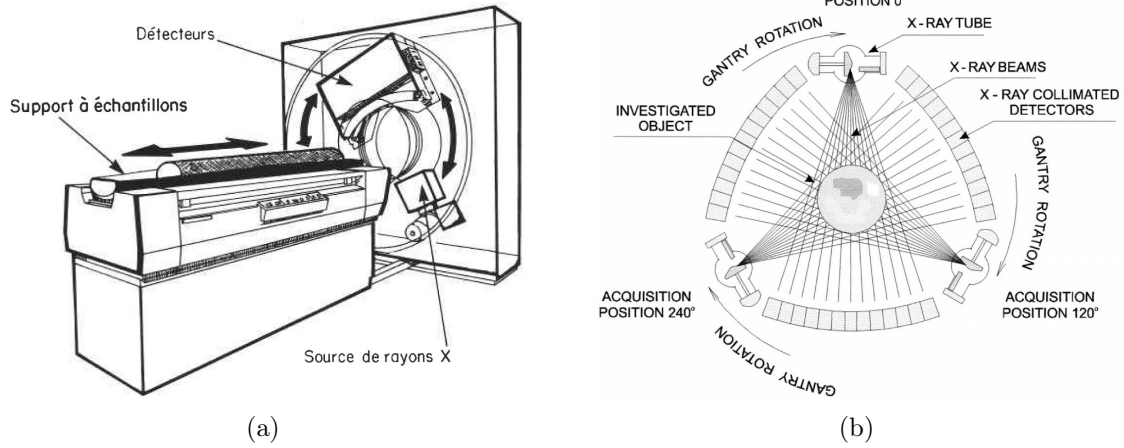


FIGURE II.9 – (a) Schéma d'un scanner rotatif (Boespflug et al., 1994). (b) Principe de la tomographie par ordinateur d'un scanner de 3^{ème} génération (Duliu, 1999).

source de rayons X permettant une analyse des objets scannés dans toutes les directions et produisent des images sans artefacts (Duliu, 1999). Les rayons X sont atténués en traversant l'objet scanné et réceptionnés par les détecteurs en sortie de l'objet. L'intensité du rayonnement est ainsi analysée informatiquement, ce qui permet la reconstitution en 3D de l'objet à partir de l'ensemble des signaux reçus. Ainsi, chaque élément de l'image reconstituée correspond à une valeur de l'absorption des rayons X par l'objet (Crémer et al., 2000). Cette absorption des rayons X est définie par la loi de Beer :

$$I = I_0 e^{-\mu x}$$

où I_0 est l'intensité initiale du faisceau, I l'intensité du faisceau à la sortie de l'objet, x l'épaisseur de l'objet et μ le coefficient d'absorption (Boespflug et al., 1994). Ce coefficient est ensuite exprimé en unité Hounsfield (HU pour Hounsfield Unit) ou Intensité Tomographique (TI) d'après l'équation suivante (Hounsfield, 1973) :

$$TI = \left(\frac{\mu}{\mu_{eau}} - 1 \right) \times 1000$$

où TI correspond à l'intensité tomographique (*Tomographic Intensity*, μ est le coefficient d'absorption défini par l'atténuation des rayons X par l'objet scanné une fois traversé, μ_{eau} , le coefficient d'absorption de l'eau (Boespflug et al., 1995). L'image est ensuite resti-

Tableau II.3 – Densité et IT d’après Boespflug et al. (1994)

	Air	Eau	Quartz	Calcite
<i>densité</i> (kg.m ⁻³)	0	1	2,67	2,7
IT	-1000	0	1700	2500

tuée en niveau de gris et plus un matériau est dense, plus son coefficient d’absorption sera important. Ceci est dû à l’effet Compton qui traduit une relation linéaire entre la densité et l’Intensité Tomographique (IT) (Tableau II.3). Ainsi, sur les images reconstituées par un algorithme avec une échelle de gris de 4096 valeurs, les matériaux denses seront représentés avec des nuances de gris proches du blanc, la totalité des rayons X ayant été absorbée, et les matériaux moins denses seront représentés par des nuances de gris proches du noir, jusqu’à complètement noir pour l’air (Holyer et al., 1996; Michaud et al., 2003). Les images généralement sont des matrices de 512×512 pixels. Mais l’avantage du CAT-scan est d’avoir des images en volume et donc les images sont composées de voxels, c’est-à-dire des pixels avec une profondeur, en 3D. Chaque voxel de l’image est une valeur moyenne du coefficient d’atténuation.

Par ses avantages de restitution en 3D et ses caractéristiques, le CAT-scan a été détourné dans plusieurs domaines d’application en dehors de la médecine. Il a été utilisé dans des domaines tels que la paléontologie, les sciences du sol, les géosciences de manière générale etc. (Duliu, 1999; Taina et al., 2008; Cnudde and Boone, 2013). Il a également trouvé son intérêt pour l’étude des organismes benthiques et notamment dans l’observation de ces organismes directement dans leur milieu de vie, c’est-à-dire dans la matrice sédimentaire, étant donnée que l’utilisation des rayons X est une méthode non destructive. Dès les années 1990, cette méthode intéressante a été utilisée pour l’observation des structures biogènes (Holler and Kögler, 1990; Fu et al., 1994; Orsi et al., 1994).

La quantification des structures internes du sédiment comme les événements et faciès sédimentaires (Crémer et al., 2000, 2002; St-Onge and Long, 2009), les variations de compaction des sédiments dues aux activités biogéniques (de Montety et al., 2003), les structures biogènes (Perez et al., 1999; de Montety et al., 2003; Mermillod-Blondin et al., 2003; Michaud et al., 2003; Dufour et al., 2005; Rosenberg and Ringdahl, 2005; Rosenberg et al., 2007; Mazik et al., 2008; Rosenberg et al., 2008; Bouchet et al., 2009;

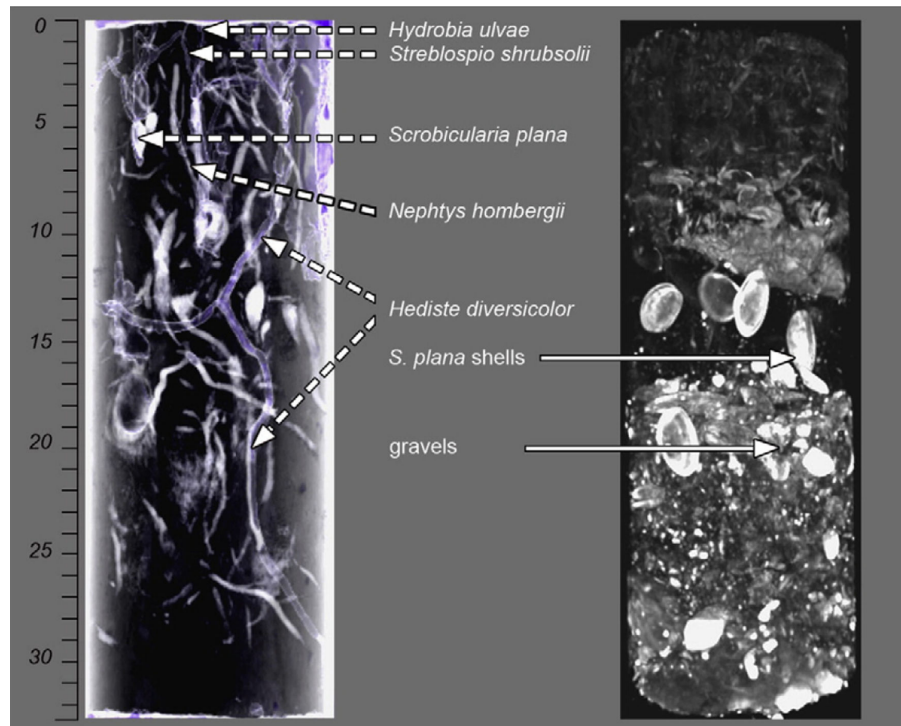


FIGURE II.10 – Représentation d'image obtenue par CAT-Scan avec à gauche les structures de faible densité et à droite la représentation des coquilles pour la même carotte (Bouchet et al., 2009).

Gagnoud et al., 2009; Salvo et al., 2013) ou encore des cas précis comme les rhizomes dans les prés salés (Davey et al., 2011), a été simplifiée par l'augmentation de la puissance informatique et l'accès à des logiciels de traitement. Grâce à des logiciels permettant la lecture des fichiers DICOM (format des fichiers de sortie du CAT-Scan), il est possible de mettre en évidence les structures d'intérêt telles que les structures biogènes visibles par leur plus faible densité qu'elles soient remplies d'eau ou par l'organisme vivant composé de tissus mous (figure II.10). OSIRIS® (Ligier et al., 1994) est un des logiciels dédiés à l'analyses d'imagerie médicale utilisé dans les études des structures biogènes (Mermillod-Blondin et al., 2003; Michaud et al., 2003; Dufour et al., 2005; Rosenberg et al., 2007; Bouchet et al., 2009). Ainsi, à partir des IT données par le CAT-Scan, le logiciel permet de réaliser plusieurs calculs destinés à quantifier les structures observées en terme de surface, de volume. Il est donc également possible de seuiller les images et de faire ressortir uniquement les objets intéressants (figure II.11). Connaissant le volume des structures biogènes, ou du moins des structures d'une densité sélectionnée, le ratio des pixels de ces structures sur le total de pixel détermine l'espace occupé par ces structures. Il est donc

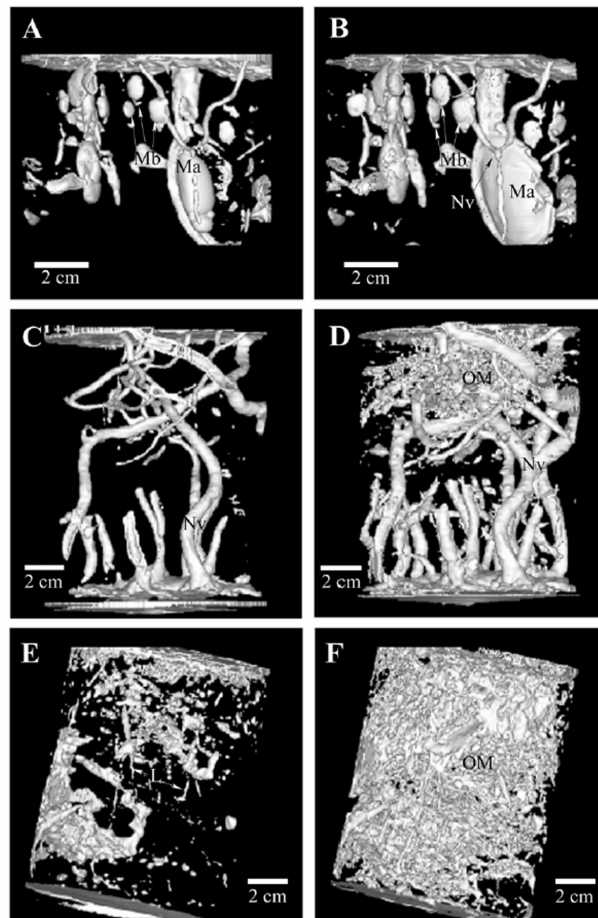


FIGURE II.11 – Exemple d’images issues de CAT-Scan seuillées sur les densités de l’air (A) et de la matière organique (B) (Dufour et al., 2005).

possible de connaître ce pourcentage en fonction de la profondeur si le calcul est effectué pour chaque tranche. Appliqué aux structures biogènes, ce pourcentage d’espace occupé en fonction de la profondeur permet d’en déduire la distribution verticale de la macrofaune. L’inconvénient de la méthode est donc qu’il faut répéter l’opération manuellement pour chaque section. Afin d’éviter cette manipulation fastidieuse, Dufour et al. (2005) ont développé un programme de calcul automatique sous Matlab[®] (disponible sur demande) pour quantifier les structures biogènes sur toute une carotte. Osiris a également l’inconvénient d’être sous licence et seulement disponible pour les systèmes d’exploitation Macintosh[®].

Il y a plusieurs autres logiciels permettant d’analyser les données issues de CAT-Scan (Cnudde and Boone, 2013). Davey et al. (2011) ont utilisé ImageJ, logiciel libre, dédié à l’analyse et le traitement d’image. Il a l’avantage d’être Open source, d’être automatisable par l’intermédiaire de macro et de fournir de multiples « plugins ». A l’aide de l’un d’entre

eux, « particle analyser », dans leur étude sur les rhizomes des prés salés, ils ont déterminé l'abondance et le diamètre (au millimètre) des racines et rhizomes présents dans la carotte. Une évolution de ImageJ, FiJi a été développée sur la spécificité d'analyse et de traitement d'image pour la biologie (Schindelin et al., 2012).

Les images au CAT-Scan ont l'autre avantage d'avoir une bonne résolution jusqu'à 100 μm par pixel (Dufour et al., 2005). Cette très bonne résolution permet de mettre en évidence des structures biogènes invisibles à l'œil nu et donc non prises en compte avec d'autres techniques de rayons X. Toutefois, selon l'appareil utilisé, la résolution n'est pas la même. Perez et al. (1999) ont analysé, sur des carottes en position verticale, environ 100 sections verticales de 1,5 mm d'épaisseur pour obtenir la résolution maximale de chaque voxel. Ils ont utilisé le rayonnement d'intensité et d'énergie maximale du scanner du fait de la forte densité du sédiment qui requière une pénétration maximale des rayons X. Ils ont ainsi pu observer des tubes d'organismes jusqu'à 1,5 mm de diamètre. En effet, plus un matériau est dense et plus l'énergie nécessaire pour l'observer doit être grande (Boespflug et al., 1994; Dului, 1999). Par exemple, une carotte constituée à plus de 81,5 % de sable ne permettra pas d'acquérir d'image au scanner du fait de la trop haute atténuation des rayons X par les particules les plus grosses (Perez et al., 1999). L'atténuation du signal due aux interactions avec les matériaux traversés comme le type de sédiment représente un inconvénient de la technique. Par conséquent, les atténuations sont le résultat de l'absorption cumulée de tous les constituants du sédiment et donc il faudrait connaître la densité, les compositions chimiques et minérales de chacun d'entre eux pour appliquer une correction et retrouver les valeurs d'HU, ce qui apparaît irréaliste dans le cas d'études sédimentologiques (Duchesne et al., 2009). Les scanners médicaux disposent de pré-réglages en fonction du type de tissus que l'on souhaite observer. Pour des os, le réglage du scanner sera autour de 140 KeV et 100 à 265 mA. On retrouvera la même gamme de réglage pour les analyses de carottes sédimentaire (Dufour et al., 2005; Mermillod-Blondin et al., 2003; Davey et al., 2011).

La tomographie assistée par ordinateur est très puissante pour l'observation des structures macroscopiques mais est limitée pour des échelles micrométriques. Une technique dérivée de l'histomorphométrie (mesure des tissus et des organes) en médecine a été utilisée pour apporter des informations détaillées des terriers et structures biogènes. Cette

technique, la micro-tomographie assistée par ordinateur a été mise en place par Mazik et al. (2008). Le principe reste le même que la tomographie assistée par ordinateur mais à très haute résolution. La carotte déposée verticalement est radiographiée tous les $0,36^\circ$ sur 360° . Ainsi 1000 radiographies en 2D sont obtenues pour une carotte. Les images sont ensuite compilées informatiquement. Après reconstruction, une image en 3D de la carotte est obtenue. La méthode permet l'observation de la méiofaune de $200\ \mu\text{m}$ de diamètre. Les mêmes calculs qu'avec le CAT-Scan peuvent être faits comme déduire les volumes, les surfaces des galeries et les structures biogènes.

Le CAT-Scan a prouvé son efficacité dans l'observation des structures internes d'une carotte sédimentaire et notamment dans la quantification des volumes de vie et structures biogènes. Non destructive et rapide, cette technique s'avère incontournable pour l'étude des organismes macroscopiques dans leur milieu.

Les méthodes citées ci-dessus possèdent chacune leurs avantages et inconvénients. L'inconvénient des méthodes 2D est bien évidemment l'absence de profondeur et elles ne permettent pas l'observation des structures internes du sédiment dans son ensemble. La méthode par moulures de résine, par son manque de précision ne prend pas en compte les terriers reliques qui peuvent créer des micro-environnements (Michaud et al., 2003), ni les structures de petite taille. Les radiographies, qui permettent l'observation d'une carotte entière sans sa destruction, n'identifient pas les structures perpendiculaires au plan d'observation, ni le chevauchement des structures et intègrent toutes les structures sur un seul et même plan. Un scanner, ou CAT-Scan, possède une meilleure précision. Il permet l'observation de structures biogènes jusqu'à $200\ \mu\text{m}$. C'est un outil apte à quantifier les structures sédimentaires et biogènes ainsi que leur visualisation en 3D dans toutes les directions de l'espace.

II.4 Interactions faune-sédiment : observation de la bioturbation sur la structure sédimentaire à petite échelle

Comme mentionné dans la section I.3, la bioturbation est une modification active du substrat par les animaux selon leurs déplacements et leur nutrition, notamment à travers le remaniement sédimentaire. Celui-ci est facilement observable sur la structure du sédiment que ce soit directement sur la plage avec par exemple les déjections des polychètes *Arenicola marina* ou par imagerie comme avec le CAT-Scan [voir II.3.2.2.iii)]. La caractérisation et la quantification de la bioturbation apparaît comme essentielle afin de mieux comprendre les relations entre la faune et son habitat, le sédiment, et le fonctionnement de l'écosystème.

L'étude des mécanismes de bioturbation peut se faire selon une approche *in situ* ou expérimentale, pour une communauté ou une espèce cible. Il existe de multiples méthodes et techniques pour étudier les phénomènes de bioturbation. Maire et al. (2008) ont détaillé les principales méthodes pour la quantification du remaniement sédimentaire. Elles se divisent en deux catégories, 1) les méthodes directes qui consistent à quantifier le volume ou masse de sédiment déplacé par les organismes benthiques et 2) les méthodes indirectes qui utilisent des traceurs afin de suivre le remaniement sédimentaire. Il y a cinq principales méthodes directes pour quantifier le remaniement sédimentaire (Maire et al., 2008) :

- Utilisation de moulage du sédiment rejeté par les organismes afin de le quantifier (Cadée, 1976) ;
- Piégeage du sédiment remanié par un dispositif déposé autour des terriers, tubes, galeries ou siphon des organismes. Le piège récupère le sédiment rejeté qui peut être quantifié (Berkenbusch and Rowden, 1999; Rhoads, 1963, 1967) ;
- Changement du niveau de l'interface eau-sédiment supposé comme la résultante du remaniement sédimentaire (Rhoads, 1967; Suchanek et al., 1986) ;
- Microtopographie qui consiste également à la mesure des variations de l'interface eau-sédiment à l'aide de laser à haute résolution, jusqu'à 15 μm en vertical et 200 μm en horizontale (Maire et al., 2007b) ;

- Comparaison d'images de la surface du sédiment enregistrées au cours du temps (Hollertz and Duchene, 2001; Lohrer et al., 2005; Maire et al., 2007a).

Les méthodes indirectes impliquant des traceurs permettent de suivre le remaniement sédimentaire mais cette fois-ci sur la composante verticale, ce qui manque aux méthodes directes. Le principe de base est de déposer les traceurs en surface du sédiment, qui seront ensuite déplacés par les organismes benthiques en même temps que les autres grains du sédiment. Ainsi, des profils de concentration des traceurs en fonction de la profondeur sont obtenus. A partir de ces profils verticaux, des modèles mathématiques sont ajustés aux profils verticaux et permettent d'obtenir un coefficient du remaniement sédimentaire. On retrouve deux types de traceurs, les traceurs naturellement présents et les traceurs ajoutés artificiellement. Maire et al. (2008) présentent également les différents types de traceurs.

Parmi les traceurs naturellement présents, il y a les radionucléides provenant de l'atmosphère (^{210}Pb , ^{234}Th , ^{228}Th , ^{32}Si , ^{14}C et ^7Be) (Aller, 1982), la chlorophylle *a* qui est un traceur non-conservatif, c'est-à-dire qu'il se dégrade rapidement (Sun et al., 1991; Gerino et al., 1998), des billes de verre qui proviennent de chute de météorites (Glass et al., 1973), ou encore des grains de pollen (Davis, 1974). En fonction de la rapidité de dégradation, ces traceurs vont permettre de mesurer le remaniement sédimentaire selon différentes échelles de temps, du mois pour les traceurs comme la chlorophylle *a* jusqu'à l'année (Schmidt et al., 2007).

Les traceurs artificiels peuvent également être utilisés en laboratoire. Une fois déposés à l'interface eau-sédiment, ils permettent une quantification du remaniement sédimentaire à courte échelle temporelle. On retrouve des particules de sables de minéraux lourds qui seront ensuite visibles par rayons X (D'Andrea et al., 2004), des particules de sédiment ou de matière organique marquées par des radioisotopes (White et al., 1987; Blair et al., 1996), ou de métaux nobles pour les particules sédimentaires (Wheatcroft et al., 1994), des billes de verre (Shull and Yasuda, 2001), des particules recouvertes de peinture fluorescentes baptisées microtaggants (Wheatcroft, 1991), des particules de plastique ou luminophores pour des particules sédimentaires (Mahaut and Graf, 1987). Ces dernières sont donc des particules de sédiment d'une densité autour de $2,5 \text{ g.cm}^{-3}$, à partir d'une taille de $10 \mu\text{m}$ et recouvert d'une peinture fluorescente aux ultra-violet (UV). Se comportant comme

des particules sédimentaires classiques, les luminophores se montrent intéressants pour la quantification du remaniement sédimentaire sur la composante verticale.

La méthode classique pour quantifier la distribution verticale des traceurs dans la colonne de sédiment consiste, après un temps donné, à procéder à un découpage transversal des carottes et à dénombrer les traceurs pour chaque tranche de carotte. A partir de ces tranches, les profils des traceurs en fonction de la profondeur vont permettre l'ajustement des modèles mathématiques pour obtenir le coefficient de bioturbation (figure II.12). La quantification des traceurs comme les luminophores peut se faire sous microscope et lampe UV mais les progrès en analyse d'image permettent un comptage automatique des luminophores sous UV (Gilbert et al., 2003; Solan et al., 2004; Maire et al., 2006).

D'autres techniques ont été utilisées comme le colorant Sudan III mais ce colorant ne se fixe uniquement qu'aux lipides ou autres films organiques sur le sédiment. Par conséquent, la résistance de ce type de produit est moindre, que ce soit dans le temps ou par des processus physiques, par la dissolution et détérioration du produit ou par les activités digestives de la faune et des microorganismes (Mahaut and Graf, 1987).

Les luminophores sont actuellement les traceurs indirects les plus utilisés dans l'étude du remaniement sédimentaire (Maire et al., 2008). Il sont très appropriés pour des organismes provoquant un déplacement vertical des particules sédimentaires. Cependant, la technique de découpe en tranche des carottes comporte quelques inconvénients (Maire et al., 2008) :

- Un manque d'une vue dynamique du remaniement sédimentaire et la destruction de la carotte pour obtenir le profil vertical des luminophores ;
- La résolution verticale des luminophores est limitée par l'épaisseur des tranches du sédiment ;
- L'évaluation du remaniement sédimentaire à une échelle spatiale plus petite que la carotte entière (chaque tranche est horizontalement moyennée) ;
- Le mélange et débordement possible avec le sédiment adjacent des tranches durant la collection et le découpage des tranches ;
- L'absence d'information concernant le transport latéral des particules.

Ces inconvénients peuvent être contournés en utilisant des suivis à travers des supports transparents comme des aquariums et ou le SPI [voir II.3.2.2.i)], en combinant la prise de

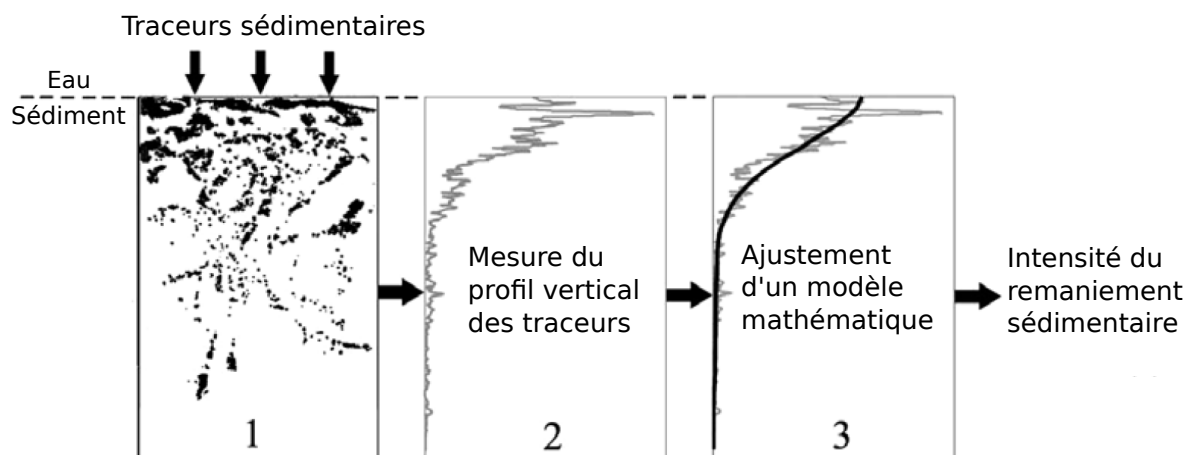


FIGURE II.12 – Principe général de quantification du remaniement sédimentaire par la méthode de mesure de profils verticaux de traceurs sédimentaires. (1) Les traceurs déposés à la surface du sédiment sont mélangés dans la colonne sédimentaire par l'activité des organismes. (2) Un profil vertical des traceurs est obtenu par dénombrement des traceurs en fonction de la profondeur. (3) Calcul du coefficient de bioturbation par ajustement d'un modèle mathématique (line noire) par rapport au profil des traceurs (ligne grise). Modifié de Maire et al. (2008) tiré de Bernard (2013).

photos à intervalle régulier et l'analyse d'images, qui ont également l'avantage d'avoir une résolution verticale et temporelle plus fines (Solan et al., 2004; Maire et al., 2006, 2008).

II.5 Conclusion et application à la baie de Seine

Les méthodes présentées précédemment ont toutes leurs avantages et leurs inconvénients. Pour répondre à la problématique de cette étude (section I.4) sur les interactions entre la faune et le sédiment, avec de fortes contraintes environnementales et logistiques, certaines techniques sont plus appropriées que d'autres.

En raison de leur cohésion et la présence de sédiments grossiers, les sédiments hétérométriques rendent leur échantillonnage difficile et compliqué.

De prime abord, il apparaît intéressant de réaliser les prélèvements directement en plongée afin d'obtenir une qualité de prélèvement optimale et une conservation de la structure sédimentaire maximale. Cependant, les conditions hydrodynamiques de la Manche et de la baie de Seine rendent les plongées difficiles mais pas impossibles. De plus, l'absence de structure de plongeurs scientifique à l'Université de Caen Normandie complexifie l'éventualité de l'organisation de prélèvements en plongée. La création d'une équipe de

plongeur scientifique a été lancée courant 2015 ce qui a permis de la rendre opérationnelle en avril 2016. Or, tous les prélèvements programmés dans le cadre de cette étude ont été effectués en 2015.

Par conséquent, la stratégie d'échantillonnage s'est orientée vers des box-corer (voir section II.2). C'est l'engin de prélèvement qui semble le plus approprié pour le prélèvement de carottes sédimentaires et la conservation des structures internes en présence de sédiments grossiers. Le carottier multitubes aurait également été une bonne option mais la difficulté de pénétration en-dehors des sédiments vaseux le rend inefficace pour la baie de Seine et l'étude des sédiments hétérométriques comme les graviers envasés. Des essais au carottier Reineck (figure II.13) n'ont pas été concluants. Le manque de lest ($\simeq 250$ kg) et la dureté du sédiment n'ont pas permis au carottier de s'enfoncer suffisamment et de se refermer correctement pour garantir une qualité de prélèvement acceptable. Par conséquent, le choix de l'engin de prélèvement s'est orienté vers la benne Flucha qui est en réalité un box-corer. Il a l'avantage d'être suffisamment lourd ($\simeq 600$ kg) et de plus, de fournir un visuel des prélèvements effectués grâce à trois des côtés de la boîte de prélèvement avec une partie en plexiglas. Par conséquent, un sous-échantillonnage est nécessaire pour obtenir une carotte de sédiment. La question du diamètre de la carotte se pose légitimement. Il faut avoir une surface de prélèvement ni trop petite pour échantillonner les gros individus comme par exemple les ophiures, très étendues par la longueur de leurs bras, ni trop grande pour répondre à la faisabilité du prélèvement, à sa qualité et représentativité par rapport aux objectifs scientifiques du prélèvement et au traitement de l'échantillon ainsi qu'à sa logistique. Beaucoup d'études sur la macrofaune et la bioturbation *in situ* et *ex situ* utilisent un diamètre autour de 10 cm (Mermillod-Blondin et al., 2003) (tableau II.4). Cependant, l'inconvénient des faibles diamètres réside dans la surface d'échantillonnage. Un diamètre de 10 cm échantillonnera une surface d'environ 79 cm^2 , alors qu'une carotte de 15 cm de diamètre échantillonnera une surface de 177 cm^2 . Ce qui représente une augmentation de la surface d'échantillonnage de 124 % et par conséquent une augmentation d'échantillonnage des gros individus de macrofaune. De plus, même si l'effet de bord absolu est plus important pour un grand diamètre puisque la surface de contact avec le sédiment est plus importante qu'un plus petit diamètre, l'effet de bord relatif, c'est-à-dire la perturbation observable du sédiment sur la carotte entière est moins



FIGURE II.13 – Prélèvement raté au carottier Reineck dans un sédiment sablo-vaseux. On peut apercevoir la présence d’organismes dans le prélèvement comme des bivalves *Abra alba* ou des polychètes *Owenia fusiformis*.

important. Cet effet de bord se produit lors de la pénétration du cylindre dans le sédiment, lorsque celui-ci rencontre des fragments de coquilles ou autres grosses particules qui vont procéder à un mélange artificiel du sédiment et de l’eau interstitielle (Perez et al., 1999) ou lorsque le sédiment est très cohésif et est emporté avec la pénétration du tube. Cet effet peut donc être réduit en augmentant le diamètre de la carotte, ce qui limite le tassement du sédiment (Blomqvist, 1991) et devient également plus représentatif de l’habitat.

Le choix pour le sous-échantillonnage par carotte s’est donc porté sur un grand diamètre externe de 16 cm pour les carottes des prélèvements *in situ* et 15 cm de diamètre externe pour les carottes expérimentales en plexiglas. Ce choix se justifie par le type d’espèces présentes et ciblées telles que les ophiures comme les *Acrocnida brachiata*. De plus, il est rarement mentionné dans la bibliographie si le diamètre utilisé est le diamètre interne ou le diamètre externe. Le choix entre les deux options, 15 cm de diamètre interne ou 14,4 cm (soit 15 cm de diamètre externe) pour les carottes expérimentales en plexiglas, s’est orienté sur le diamètre de 14,4 cm de diamètre interne qui est le diamètre standard dans le commerce, alors qu’un tube de 15 cm de diamètre sera à réaliser sur mesure et sera

donc plus onéreux. Il est à noter qu'il y a une perte de 13,855 cm² par rapport au tube de 15 cm de diamètre interne, soit 7,84 % de surface de moins, ce qui peut être considéré comme négligeable. Pour les carottes des prélèvements *in situ*, le choix s'est orienté sur des tubes en PVC afin de réduire la dispersion des rayons X au CAT-Scan (Perez et al., 1999) et le commerce propose des tubes de 12,5 cm ou 16 cm de diamètre externe. Il faut cependant être conscient que l'IT diminue avec l'augmentation du diamètre des carottes du fait de l'épaisseur de l'échantillon à traverser (Boespflug et al., 1994).

Les analyses par tomographie [CAT-Scan, voir section II.3.2.2.iii)] présentent les meilleures caractéristiques pour l'observation de la macrofaune dans son habitat et sans destruction de la carotte. Bien que l'utilisation du SPI apparaît être intéressante, son utilisation semble compromise en baie de Seine, surtout dans les sédiments durs et les graviers envasés [voir section II.3.2.2.i)].

Un des problèmes du CAT-Scan est que l'on utilise le plus souvent des scanners médicaux (Perez et al., 1999; Michaud et al., 2003; Dufour et al., 2005; Bouchet et al., 2009). Donc dans la plupart des cas, ce sont des bancs horizontaux sur lesquels les patients s'allongent et le banc passe dans l'anneau du scanner tournant autour d'eux figure II.9 (a)]. Par conséquent, dans la plupart des cas, les carottes sont disposées horizontalement et il n'y a donc peu de contraintes de longueur des carottes. Cependant, pour des carottes de sédiment contenant de l'eau, sans dispositifs particuliers, il n'est pas possible de disposer des carottes horizontalement sans les déstructurer (Perez et al., 1999). La première idée serait de congeler les carottes afin de les figer puis de les scanner horizontalement mais la congélation cause de grosses distorsions des rayons X (Perez et al., 1999). De plus, la congélation peut causer des perturbations du sédiment (figure II.5) et rend l'identification des organismes difficile (Blomqvist, 1991). Une autre solution proposée par Rosenberg et al. (2008) est de recouvrir la surface du sédiment par un mélange de crème de riz et d'eau de mer. D'autres ont scellé la carotte avec un bouchon de paraffine mélangée à de la vaseline pour préserver l'interface eau-sédiment et les structures biogènes et éviter la migration de l'eau (de Montety et al., 2003; Mermillod-Blondin et al., 2003; Michaud et al., 2003; Bouchet et al., 2009). La comparaison entre ces deux méthodes, crème de riz *vs.* paraffine, montre que même s'il n'y a pas de différences et d'impact significatif sur la surface du sédiment, le mélange de paraffine/vaseline disloque les tubes de polychètes qui

sont pressés ou recourbés sous le poids du mélange et qui, de plus, peut tuer ou perturber la faune à cause de sa haute température (60°C) lors du dépôt (Rosenberg et al., 2007). Dufour et al. (2005) ont eux utilisés des bouchons en caoutchouc pour boucher les carottes.

Le CAT-Scan a le gros avantage de ne pas être une méthode destructive mais nécessite un échantillon rigide et stable sans quoi il faut consolider ou fixer l'échantillon (Cnudde and Boone, 2013). Mais pour des échantillons de sédiment hétérométrique non cohésifs, même avec l'utilisation de bouchons, le sédiment pourrait s'affaisser. Donc afin de conserver au mieux la structure sédimentaire des carottes, la meilleure solution pour des résultats de bonne qualité est de scanner les carottes verticalement (Perez et al., 1999).

La hauteur disponible entre le banc et le haut de l'ouverture du scanner étant d'environ 40 cm, il a été choisi une hauteur de carotte d'environ 35 cm pour les passer verticalement.

Pour la partie expérimentale, l'utilisation des luminophores comme traceurs du remaniement sédimentaire apparaît la méthode la plus appropriée aux objectifs de l'étude (section I.4). De plus, les luminophores commercialisés par la société Partrac sont disponibles en six couleurs différentes à partir de 45 μm . Beaucoup d'études sur la bioturbation avec des luminophores utilisent des aquariums fins pour les expérimentations (Maire, 2006; Maire et al., 2007b,c, 2008). L'utilisation des aquariums plats permet de réaliser une cinétique du remaniement sédimentaire en photographiant les faces de l'aquarium sous lampe UV. Les aquariums sont congelés pour être découpés en tranches. Les luminophores ont été ensuite dénombrés pour chaque tranche préalablement lyophilisées. L'évaluation des deux méthodes, photos à partir de l'aquarium et dénombrement des luminophores dans chaque tranche, a montré des profils verticaux semblables (Maire, 2006). Cependant, l'objectif de la partie expérimentale de l'étude étant de comparer l'effet du sédiment sur le remaniement sédimentaire d'espèces cibles, notamment une ophiure, l'utilisation de carotte au lieu d'aquarium plat s'avère plus adaptée pour les espèces cibles et également parce qu'il n'est pas nécessaire de réaliser une cinétique du remaniement sédimentaire mais de comparer ce remaniement après un laps de temps donné.

Tableau II.4 – Tailles des carottes utilisées pour l'étude de la distribution de la macrofaune d'après la bibliographie.

Références	Diamètre des carottes (mm)	Longueur des carottes (mm)	Analyse	Objectifs
Bolam and Fernandes (2002)	100	120	Congélation	Colonisation
Bouchet et al. (2009)	95	300	CAT-Scan	Bioturbation, distribution verticale
Cardoso et al. (2010)	110	200	Découpage vertical	Distribution verticale
Clavier (1984)	160	300	Découpage vertical	Distribution verticale
Dauwe et al. (1998)	310	jusqu'à 500	Découpage verticale	Distribution verticale, bioturbation
Davey et al. (2011)	150	300	CAT-Scan	Quantification de racines
de Montety et al. (2003)	100	600	CAT-Scan	Variation des IT, structures biogènes
Dufour et al. (2005)	100	80 à 250	CAT-Scan	Structures biogènes
Mazik et al. (2008)	70	300	Micro tomographie	Structures biogènes
Mermillod-Blondin et al. (2003)	100	200	CAT-Scan	Structures biogènes
Michaud et al. (2003)	150	400	CAT-Scan	Macrofaune benthique, événements sédimentaire
Migeon et al. (1998)	100	1500	SCOPIX	Structures sédimentaires
Perez et al. (1999)	152	600	CAT-Scan	Structures biogènes
Rosenberg and Ringdahl (2005)	135	400	The Cryolander	Structures biogènes
Rosenberg et al. (2007, 2008)	153	340	CAT-Scan	Structures biogènes
Salvo et al. (2013)	100	200 à 300	CAT-Scan	Structures biogènes

!

Chapitre III

Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

Introduction

Ce chapitre a pour but de répondre aux questions concernant les relations faune-sédiment dans des sédiments hétérométriques à l'échelle de l'individu, autrement dit, à l'échelle d'une carotte. En effet, comment la structure sédimentaire peut-elle influencer la présence d'un organisme à une certaine profondeur ? Un individu va-t-il sélectionner préférentiellement une zone sédimentaire pour y vivre ou est-ce la distance par rapport à l'accès à l'oxygène, la nourriture, la facilité pour se protéger des prédateurs etc., qui vont plutôt définir la présence d'un individu à une certaine profondeur ? Pour répondre à ces questions, l'analyse de la distribution verticale des individus ainsi que la quantification des volumes de vie en fonction de paramètres environnementaux telles que la granulométrie, la teneur en eau et matière organique, et les caractéristiques géochimiques des sédiments ont été étudiés. Pour réaliser les prélèvements, le projet a disposé de 12 jours de mer répartis en 4 campagnes pendant l'année 2015 : 4 jours en mars (17 au 20 mars), 3 jours en juin

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

et en août (1^{er} au 3 juin et août) et 2 jours en octobre (le 1^{er} et 2 octobre). Toutes les campagnes en mer ont été réalisées à bord du navire océanographique de l'INSU CNRS, le Côtes de la Manche (figure III.1). Les sections suivantes présentent les méthodes utilisées pour la partie *in situ* de l'étude puis, dans un premier temps, les résultats d'un point de vue habitat, dans un second temps, les résultats de l'analyse de la macrofaune, et enfin, la relation entre les deux.



FIGURE III.1 – Navire océanographique de l'INSU CNRS utilisé pour les campagnes en mer : le Côtes de la Manche

III.1 Zone d'étude

III.1.1 Sites de prélèvements

La zone d'étude se cantonne à la baie de Seine orientale, du sud du port d'Antifer à la hauteur d'Octeville-sur-mer, jusqu'à l'embouchure de la Seine, au sud du chenal de navigation au niveau des Ratelets (figure III.2). Cinq zones ont été préalablement définies selon les types de faciès, par leurs contrastes sédimentologiques, tels que les graviers envasés, et les transitions entre faciès d'après la carte des sédiments superficiels de Lesourd et al. (2016) :

- Zone 1 : zone la plus au nord, de faciès à dominante sableuse avec transition de la côte vers le large de sables moyens à des vases sableuses, observation de l'affinement granulométrique ;
- Zone 2 : faciès à dominance sableuse et des sables à galets mous avec présence de sables moyens à bioclastes ;
- Zone 3 : faciès très contrastés de sables vaseux à graviers envasés ;
- Zone 4 : faciès de vases et sables vaseux en bordure de fonds durs à graviers envasés ;
- Zone 5 : zone la plus au sud face à l'embouchure de la Seine, de faciès fins de sables vaseux et vases sableuses avec une langue de vase entre ces deux faciès.

III.1.2 Stratégie d'échantillonnage

A partir de ces cinq zones, une première prospection à la benne Shipek lors de la première campagne (du 17 au 20 mars 2015) a été réalisée dans le but de cibler les sites de prélèvements des carottes. Toutes zones confondues, 149 points Shipek ont été échantillonnés selon un maillage de 250 m de largeur et 390 m de longueur (figure B.1 en annexe B). Ces 149 prélèvements ont permis l'observation et la confirmation des faciès sédimentaires issus de la carte de Lesourd et al. (2016). La sélection des points pour les prélèvements des carottes s'est faite sur la base des observations granulométriques des prélèvements de la benne Shipek afin de sélectionner des points représentatifs de chaque zone et présentant des caractéristiques favorables à la problématique de l'étude : hétérométrie du sédiment et présence de macrofaune. Ainsi, 11 points ont été définis pour les prélèvements des carottes : 4 points dans la zone 1, 2 points dans la zone 3, 1 point dans la zone 4 et 3 points dans la zone 5 (figure III.3). Aucun point n'a été choisi dans la zone 2. La proximité de la côte contraint un échantillonnage à marée haute du fait de la faible hauteur d'eau, l'incapacité de prélèvement à la benne sur un substrat trop dur sur le point sud-est de la zone et la ressemblance granulométrique des prélèvements avec la zone 3 ont permis d'exclure la zone 2 des prélèvements de carottes (figure III.3).

Les prélèvements de carottes ont été réalisés à la benne Flucha de l'INSU (figure III.4). Pour chaque point, 3 prélèvements ont été effectués afin d'avoir 3 carottes par point. Les carottes ont été obtenues par sous-échantillonnage des boîtes de prélèvements de la benne Flucha. Dans chaque boîte (27 cm de longueur, 24,5 cm de largeur, 42,5 cm de hauteur

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

effective à partir de la lame de fermeture), une carotte pour l'étude de la macrofaune (16 cm de diamètre) et une carotte (8 cm de diamètre) pour les paramètres abiotiques [granulométrie, teneur en eau et matière organique, analyses des éléments chimiques par XRF (Fluorescence par Rayon-X)] sont prélevées (figure III.5). Les carottes de macrofaune sont placées en circuit ouvert d'eau de mer afin de conserver une température et une

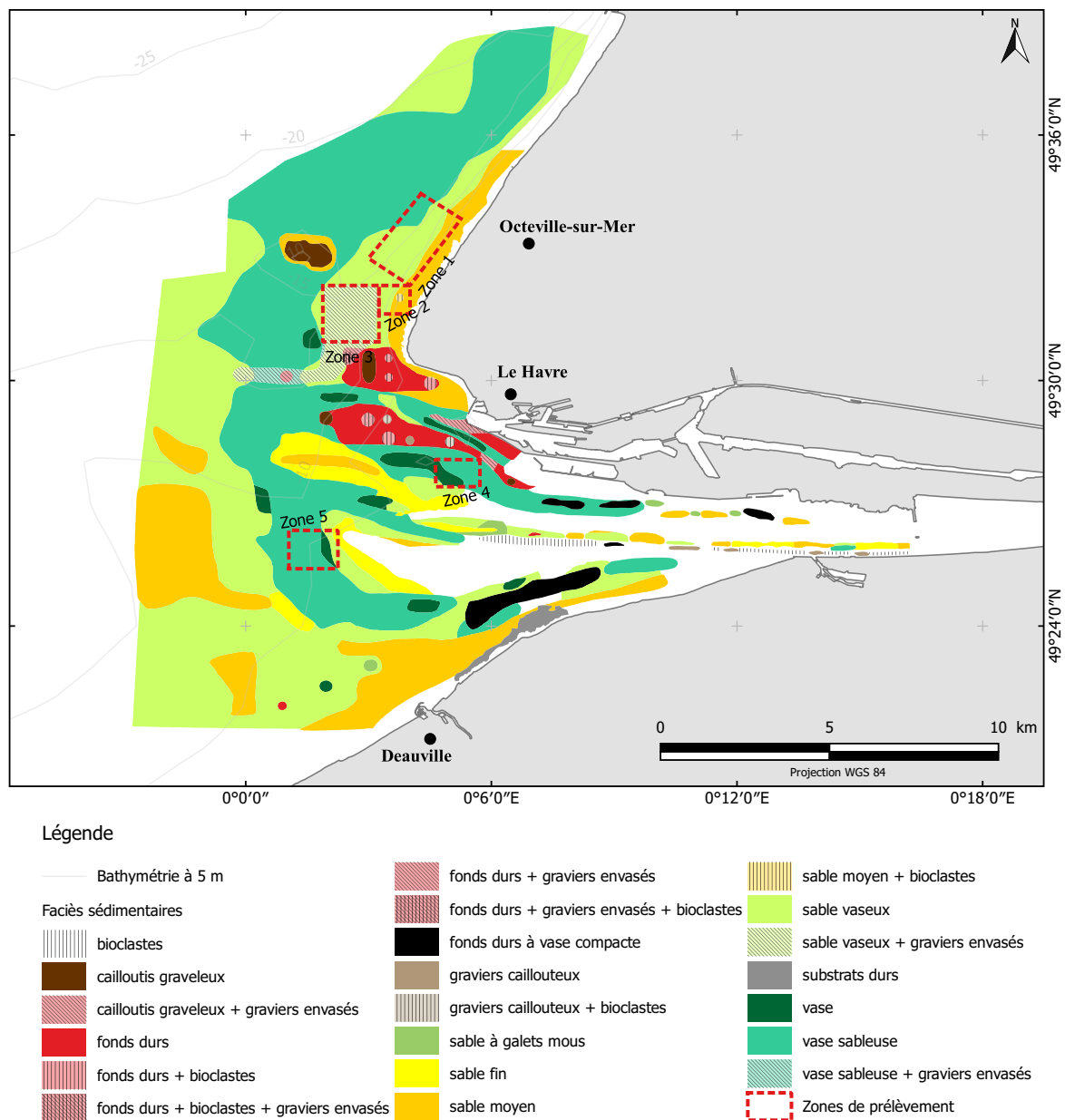


FIGURE III.2 – Carte des zones de prélèvements avec les faciès sédimentaires de surface (Dauvin et al., 2012b; Lesourd et al., 2016)

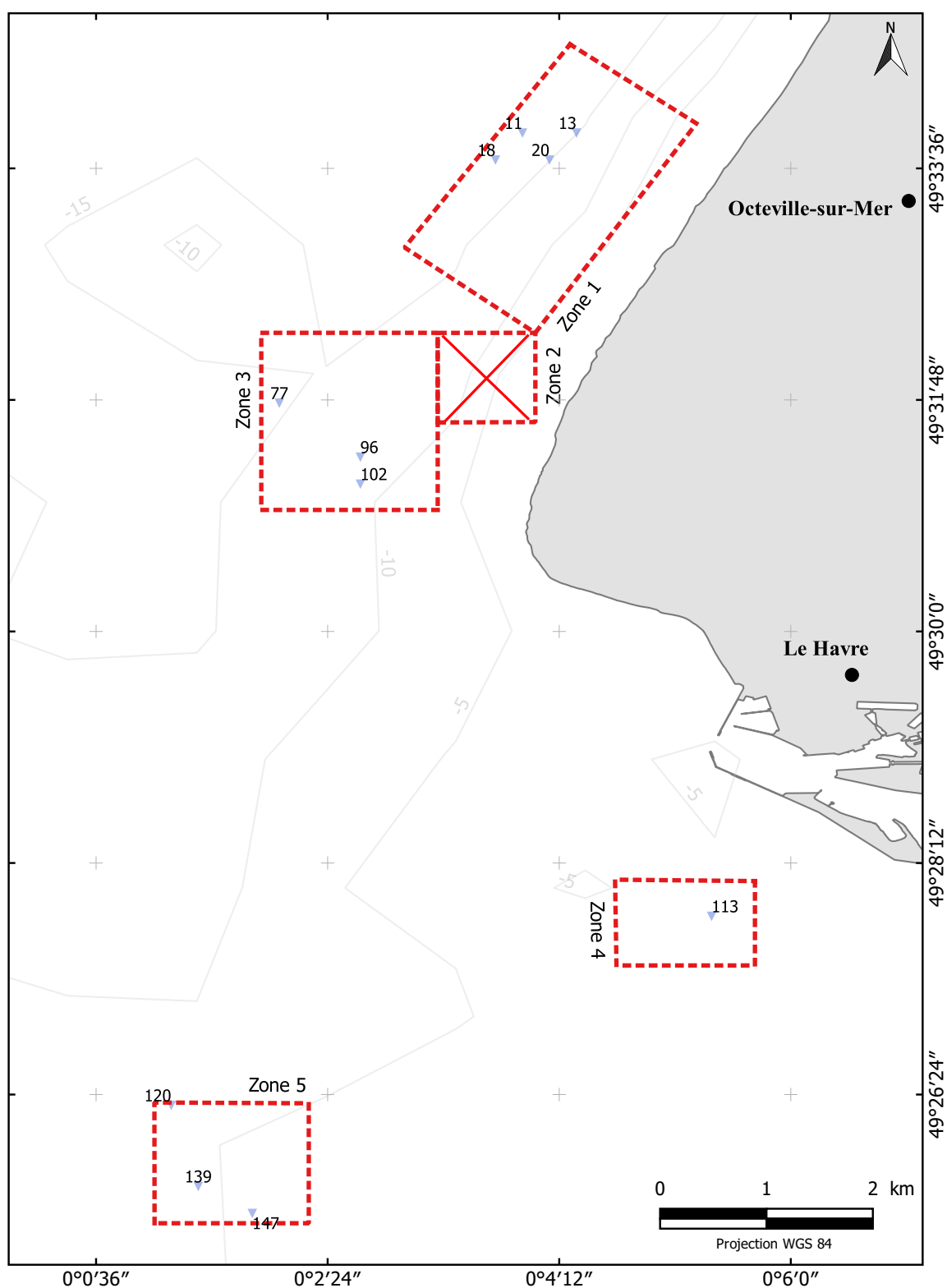


FIGURE III.3 – Carte des points sélectionnés pour les prélèvements de carottes à la benne Flucha.

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

oxygénation continues pour maintenir les organismes en vie et limiter leur remontée vers la surface [figure III.6 (a)].

Les carottes des paramètres abiotiques sont directement découpées à bord tous les centimètres afin d'éviter la modification de leurs paramètres jusqu'au retour au laboratoire. Chaque tranche est homogénéisée et sous-échantillonnée en 3 sous-échantillons : 1 pour l'analyse de la granulométrie avec un granulomètre laser Beckman Coulter LS 13 320, 1 pour l'analyse des éléments chimiques par XRF et 1 autre pour l'analyse de la teneur en eau et de la matière organique (totale par la technique de la perte au feu)(figure III.6). Ce dernier est directement congelé à bord pour stopper les processus de modification de la matière organique.

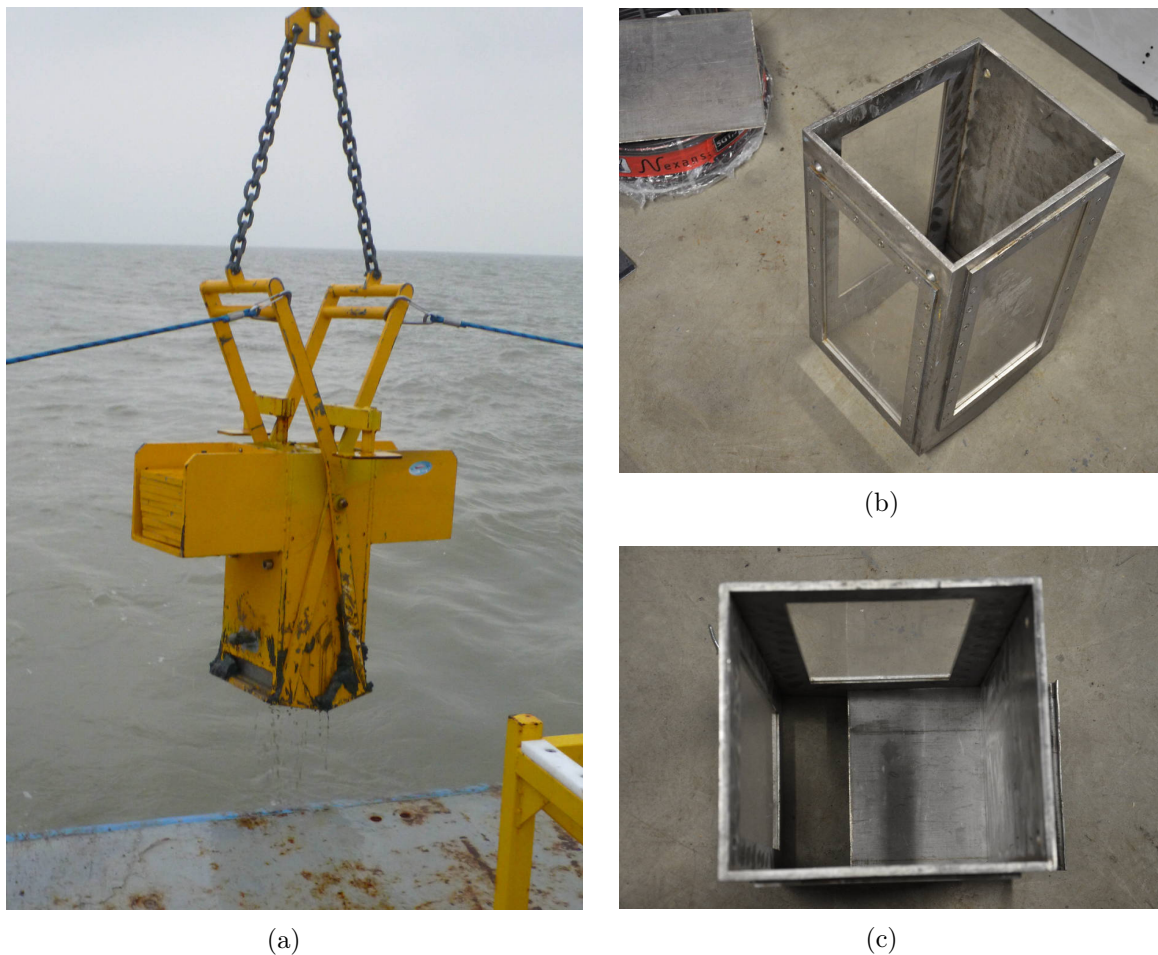


FIGURE III.4 – Benne Flucha (a) avec sa boîte de prélèvement amovible où l'on voit les 3 faces transparentes (b) et la même boîte avec la lame de fermeture de la boîte (c).

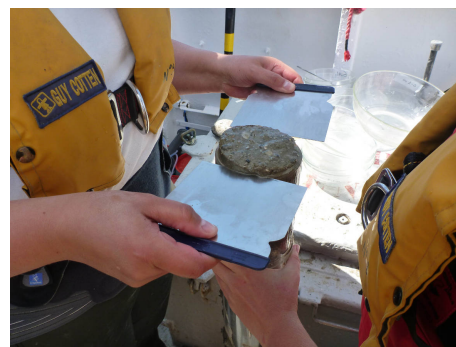
Les carottes de macrofaune sont déposées à la station marine de Luc-sur-mer et mise en circuit d'eau de mer ouvert en attendant d'être scannées en position verticale au scanner



FIGURE III.5 – Sous-échantillonnage dans une boîte de la benne Fluscha. Le cylindre gris correspond aux carottes en PVC d'un diamètre de 16 cm pour l'étude de la macrofaune et le tube transparent correspond aux carotte de 8 cm de diamètre pour l'étude des paramètres abiotiques (granulométrie, teneur en eau et en matière organique, analyse des éléments chimiques par XRF).



(a)



(b)



(c)



(d)

FIGURE III.6 – Étapes de conditionnement des carottes prélevées avec (a) la mise en circuit d'eau de mer ouvert des carottes de macrofaune, (b) le découpage des carottes des paramètres abiotiques, (c) l'homogénéisation de ses tranches et (d) le sous-échantillonnage dans des piluliers pour chaque paramètre abiotique.

du laboratoire de Cyceron, sur le site du Ganil du campus 2 de l'Université de Caen Normandie. Les carottes sont passées dans un scanner General Electric. Les carottes sont ensuite découpées en tranche de 1 cm d'épaisseur de la surface à 5 cm de profondeur, de 2 cm d'épaisseur de 5 cm à 11 cm de profondeur, puis tous les 5 cm jusqu'à la fin de la carotte. Chaque tranche est tamisée sur une maille de 500 μm et fixées au formol 10 %. Les échantillons sont triés, conservés à l'alcool 96 % et identifiés à l'espèce dans la mesure du possible. Les organismes identifiés sont comptés et mesurés sur papier millimétré. Un schéma récapitulatif du protocole sur les carottes prélevées à l'aide de la benne Flucha est présenté en figure III.7. Ce protocole présenté est le protocole définitif qui a été suivi sauf pour la première campagne, celle du 17 au 20 mars. Pour cette campagne, seules les carottes de macrofaune ont été échantillonnées et découpées comme précisé ci-dessus. Les sous-échantillonnages pour les paramètres abiotiques ont été prélevés dans les tranches homogénéisées des carottes de macrofaune. Donc afin d'avoir une vision plus précise des paramètres abiotiques, le protocole a évolué en ajoutant le prélèvement d'une carotte dédiée aux paramètres abiotiques de 8 cm de diamètre dans la même boîte de prélèvement que la carotte de macrofaune associée.

III.2 Relation macrofaune-habitats en contexte hétérométrique

Parmi les 12 jours de mer effectués, 5 ont été dédiés aux prélèvements de carottes à la benne Flucha. Durant la campagne de mars (du 17 au 20 mars), les 3 premiers jours ont permis la prospection des 5 zones à la benne Shipek afin de sélectionner les futurs points pour les prélèvements Flucha (section III.1.2 et figure B.1 en annexe B). Du fait des conditions météorologiques et du temps restant, seul 1 point de la zone 5 a pu être échantillonné et a permis d'obtenir 4 carottes. En effet, un des principaux inconvénients de la benne Flucha, qui est également son avantage, est son poids. Sa lourde charge ($\simeq 600$ kg) permet des prélèvements dans des sédiments grossiers et compacts mais implique de bonnes conditions météorologiques. A partir de 70 cm de houle, les mouvements de balancier que peut avoir la benne Flucha deviennent trop dangereux pour son utilisation. De ce fait, aucun prélèvement n'a pu être effectué durant la campagne de

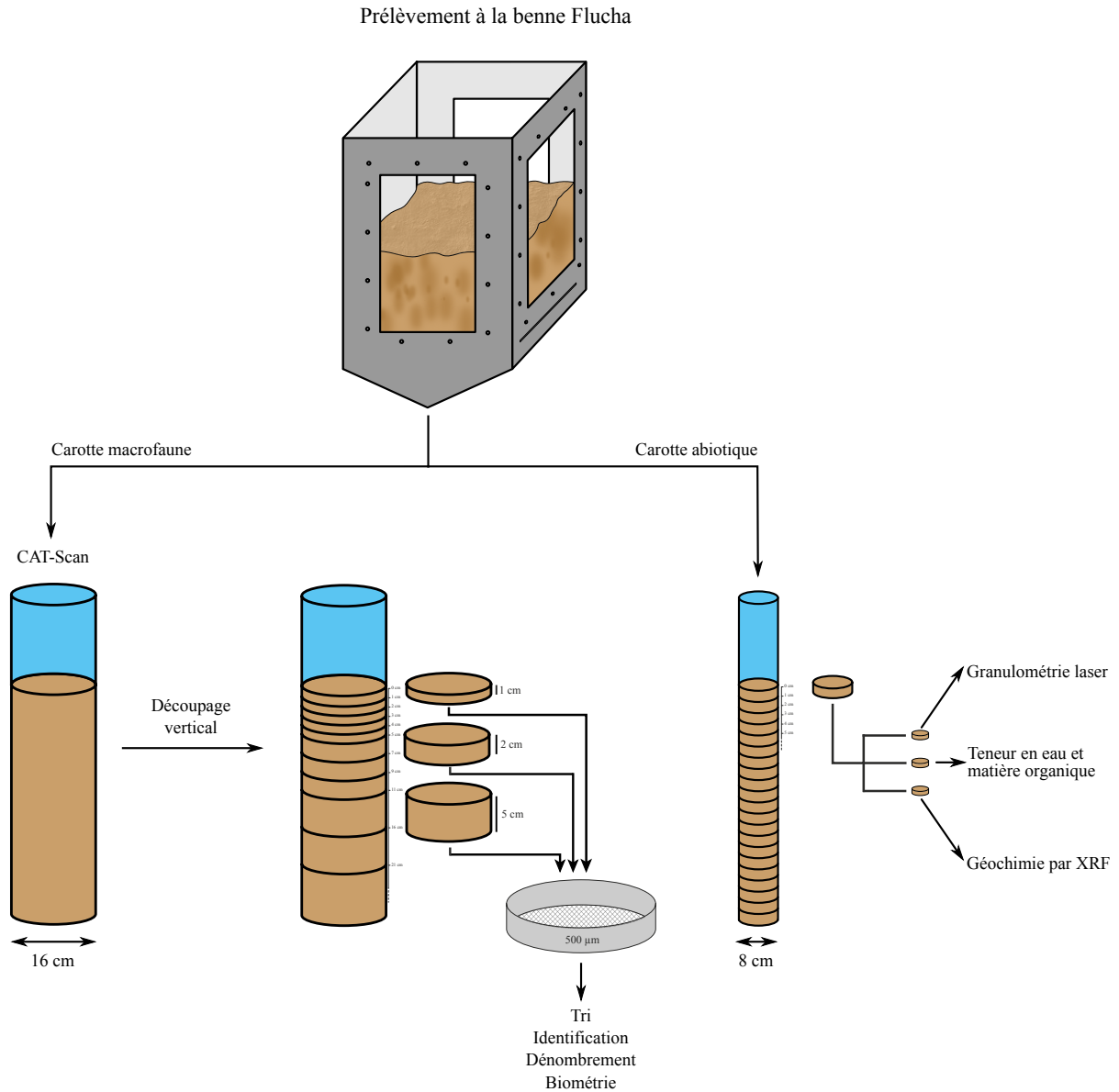


FIGURE III.7 – Schéma récapitulatif du protocole d'échantillonnage des carottes prélevées à l'aide de la benne Flucha.

juin qui a été annulée à cause de trop mauvaises conditions de mer. Seule la campagne du 1^{er} au 3 août a été un succès avec un total de 30 carottes prélevées sur 10 points dans les 4 zones. Tous les points initialement prévus ont été échantillonnés excepté les points 96 et 102 (figure III.3). Face aux échecs des prélèvements, ces points ont été décalés à l'ouest et les prélèvements de 3 carottes ont été réussis entre les points 94 et 100. Pour la campagne du 1^{er} et 2 octobre, les prélèvements n'ont pu s'effectuer seulement que le deuxième jour, également pour cause de mauvaise météo. Durant cette journée, 9 carottes ont été prélevées dans les zones 1, 4 et 5. Par manque de temps, la zone 3 n'a pu être

échantillonnée. Au total, 43 carottes ont pu être prélevées lors des 3 campagnes et sur l'ensemble des 4 zones avec dix des onze points initialement prévus (figure III.8).

Avec 43 prélèvements réussis sur 130 essais, un taux de réussite de 33 % a été atteint avec une efficacité variable en fonction des zones échantillonnées. Le tableau III.1 résume les taux de réussite des prélèvements à la benne Flucha selon les 4 zones échantillonnées pour toutes les campagnes confondues. Cette différence entre les zones réside principalement dans le type de sédiment prélevé avec des sédiments grossiers pour les zones 1 et 3 et des sédiments vaseux pour les zones 4 et 5 qui ne posent que très peu de résistance à la pénétration (figure III.2) ainsi que l'absence de galets pouvant empêcher la fermeture de la benne. Bien que les zones 4 et 5 présentent des faciès vaseux, le taux de réussite des prélèvements n'est pas de 100 % pour tous les points. Les échecs sont attribués au fort courant qui inflige une dérive à la benne qui, par son volume, offre une grande prise aux courants. Ainsi, la benne peut arriver inclinée sur le sédiment et se coucher, empêchant la réalisation du prélèvement. Ce cas de figure s'est produit à plusieurs reprises lorsque la benne est remontée avec le câble coincé sur l'une des pattes de soutien de la partie supérieure de la benne. Pour des raisons de logistiques et de calendrier, 17 carottes sur les 43 ont été sélectionnées pour être analysées. Les 4 carottes prélevées en mars ont été conservées. Une carotte par point de la campagne d'août et d'octobre ont été sélectionnées, ce qui fait un total de 10 carottes pour la campagne d'août et 3 carottes pour la campagne d'octobre (figure III.9).

III.2.1 Distribution granulométrique et autres paramètres abiotiques

Les analyses des paramètres abiotiques ont pour objectif de caractériser l'habitat des carottes et d'observer les variations de ces paramètres en fonction de la profondeur et des faciès. Ces paramètres sont représentés par la composition granulométrique analysée par granulométrie laser, la composition géochimique obtenue par Fluorescence au Rayons X (XRF) et la teneur en eau et matière organique. Les analyses de ces paramètres ont été effectuées pour chaque sous-échantillonnage de chaque tranche (voir figure III.6 (d) et

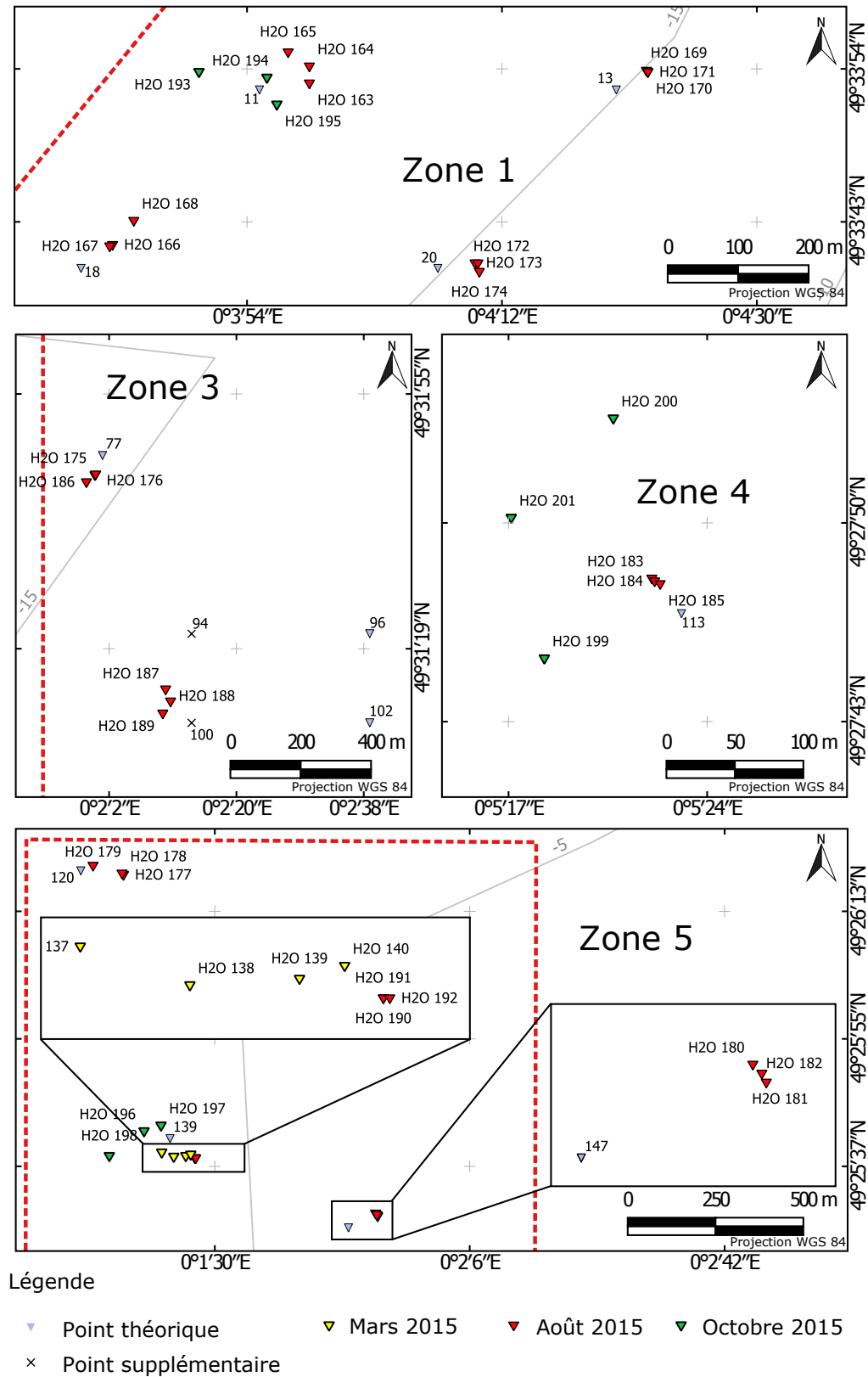


FIGURE III.8 – Carte de tous les prélèvements réalisés à l'aide de la benne Flucha pour les 3 campagnes.

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

Tableau III.1 – Efficacité des prélèvements à la benne Flucha selon les différents points d'échantillonnage pour toutes les campagnes confondues.

Point d'échantillonnage	Echec	Réussite	Total d'essais	Taux de réussite
Zone 1	17	15	32	47 %
Point 11	5	6	11	55 %
Point 13	2	3	5	60 %
Point 18	4	3	7	43 %
Point 20	3	3	6	50 %
Point 41	3		3	0 %
Zone 3	57	6	63	10 %
Point 77	19	3	22	14 %
Point 94	8	3	11	27 %
Point 95	4		4	0 %
Point 96	7		7	0 %
Point 100	5		5	0 %
Point 102	14		14	0 %
Zone 4	7	6	13	46 %
Point 113	7	6	13	46 %
Zone 5	6	16	22	73 %
Point 120		3	3	100 %
Point 139	6	10	16	63 %
Point 147		3	3	100 %
Total	87	43	130	33 %

figure III.7). Pour les 17 carottes sélectionnées, un total de 242 tranches pour les analyses abiotiques ont été découpées, ce qui représente 242 échantillons pour chaque paramètre.

III.2.1.1 Analyses granulométriques

Du fait de la grande quantité d'échantillon et de la petite quantité de sédiment disponible pour les analyses, l'analyse de la granulométrie par granulométrie laser s'est avérée la méthode la plus appropriée même si cette technique est limitée pour des faciès de sédiment grossier supérieur à 2 mm. En effet, la gamme de taille analysée par le granulomètre laser Beckman Coulter LS 13 320 s'étend de 0,04 μm à 2 mm. Le granulomètre permet donc d'avoir une haute résolution dans les particules fines mais un manque d'information pour les fractions au-delà de 2 mm. Mais avant de s'intéresser aux résultats des analyses par granulométrie laser, les carottes qui ont été préalablement scannées avant leur destruction

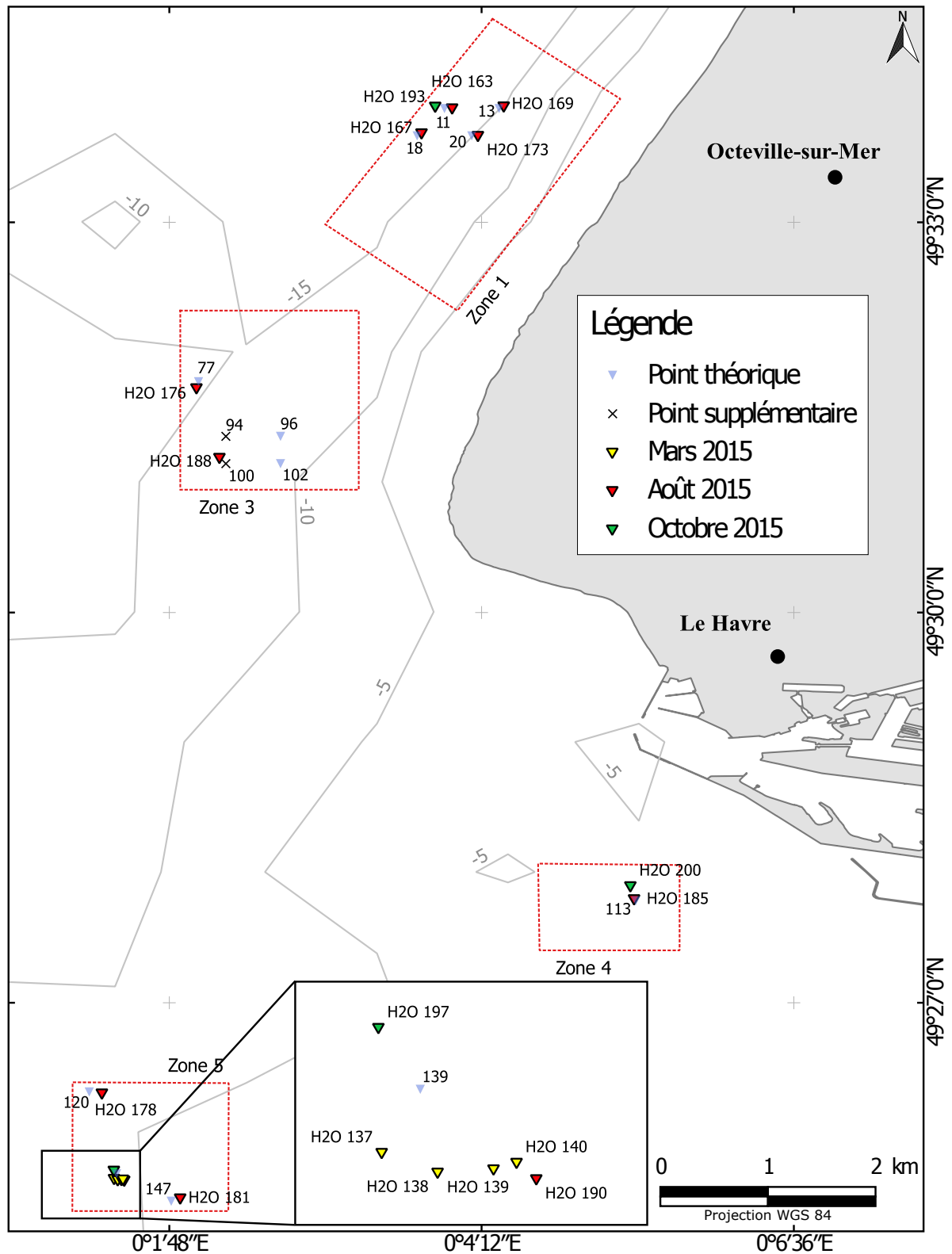


FIGURE III.9 – Carte des 17 prélèvements réalisés à l'aide de la benne Flucha sélectionnés pour analyse.

lors de la découpe permettent d'avoir une visualisation de leur structure interne dans leur ensemble.

III.2.1.1.i) Visualisation de la structure interne des carottes de macrofaune

A partir de ces scans, il apparaît que 3 faciès sédimentaires sortent de l'ensemble des 17 carottes. La figure III.10 présente un scan d'une carotte type de chaque zone. Les carottes de la zone 1 et 3 [respectivement figure III.10 (a) et (b)] montrent une configuration sédimentaire très proche avec une matrice sédimentaire parsemée de graviers représentés par les parties blanches et bien distinctes sur les scans. Étant plus denses que le reste de la matrice sédimentaire, ces graviers ressortent parmi le reste du sédiment. Il n'apparaît pas y avoir de structures régulières à l'intérieur de cette matrice sédimentaire. Ces carottes correspondent au faciès des graviers envasés, et même si elles n'appartiennent pas à la même zone initiale ni aux mêmes faciès décrits d'après la carte de Lesourd et al. (2016) (figure III.2), les carottes de ces 2 zones présentent le même faciès sédimentaire de graviers envasés.

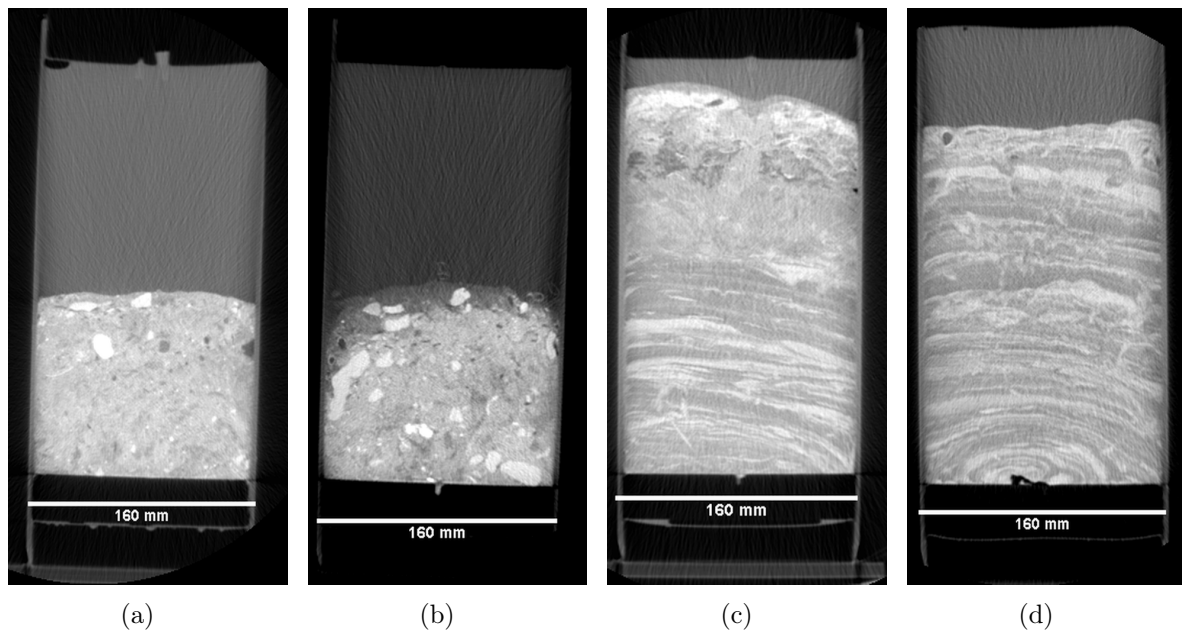


FIGURE III.10 – Résultats des CAT-Scan de 4 carottes types de chaque zone avec en (a) la carotte H2O 163 de la zone 1, en (b) la carotte H2O 188 de la zone 3, en (c) la carotte H2O 200 de la zone 4 et en (d) la carotte H2O 197 de la zone 5.

A *contrario*, les carottes des zones 4 et 5 [respectivement figure III.10 (c) et (d)] présentent des structures sédimentaires régulières en litage. On observe une alternance de bandes blanches représentant les sédiments plus denses et donc plus grossiers, les sables, avec des bandes noires représentant les sédiments fins comme les vases au sens large. Même si certaines irrégularités sont visibles, ces litages montrent une dominance horizontale avec quelques ruptures verticales sans doutes attribuables à la macrofaune. Quand bien même ces carottes présentent un faciès en litage, les carottes de la zone 4 présentent en partie supérieure une zone sans litages qui semble être en mélange alors que les carottes de la zone 5 présentent un litage depuis l'interface eau-sédiment. Ainsi, les 3 faciès sédimentaires se dégagent et sont représentés par :

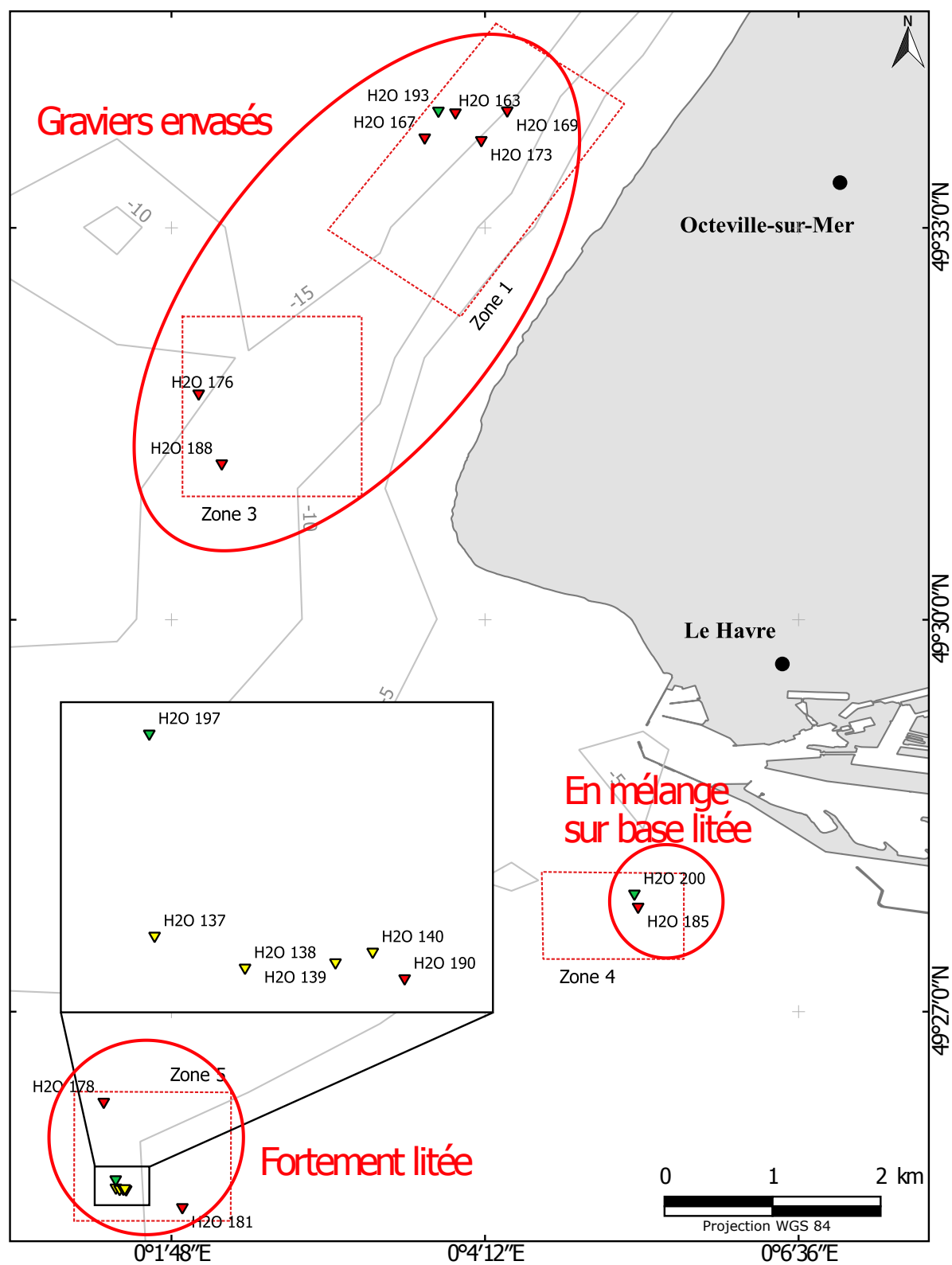
- Les *graviers envasés* (zone 1 et 3) ;
- Sédiment présentant un mélange en surface et une base litée, dénommé par la suite faciès *en mélange sur une base litée* (zone 4) ;
- Sédiment *Fortement lité* pour un litage depuis l'interface eau-sédiment (zone 5).

La carte présentée en figure III.11 montre la répartition de ces 3 faciès sur les zones de prélèvement. Il y a ainsi 7 carottes prélevées dans le faciès des *graviers envasés*, 2 dans le faciès *en mélange sur base litée* et 8 dans le faciès *fortement lité*. Les CAT-Scans de chaque carotte sont présentés en annexe C par la figure C.1.

III.2.1.1.ii) Analyses par granulométrie laser

Lorsque l'on regarde la distribution granulométrique globale de toutes les tranches de toutes les carottes (figure III.12), 4 populations majeures de tailles se dégagent de l'ensemble granulométrique. Sur la figure III.12, en arrière plan, la classification granulométrique de Wentworth (Wentworth, 1922) est figurée par une représentation colorée. En vert foncé sont représentés les silts et argiles, communément appelés vase par la communauté des écologues marins, de $0,4\ \mu\text{m}$ à $63\ \mu\text{m}$. Il y a ensuite les sables très fins de $63\ \mu\text{m}$ à $125\ \mu\text{m}$, les sables fins de $125\ \mu\text{m}$ à $250\ \mu\text{m}$, les sables moyens de $250\ \mu\text{m}$ à $500\ \mu\text{m}$, les sables grossiers de $500\ \mu\text{m}$ à $1000\ \mu\text{m}$ et enfin les sables très grossiers de $1000\ \mu\text{m}$ à $2000\ \mu\text{m}$.

La première population se situe entre les fractions les plus fines de $1,5\ \mu\text{m}$ avec les argiles grossières, jusqu'à $18\ \mu\text{m}$ avec les silts moyens et centrée autour de $6-7\ \mu\text{m}$. En-



suite, la deuxième population est centrée autour de $60\ \mu\text{m}$ et se compose des vases (plus précisément des silts) depuis $18\ \mu\text{m}$ aux sables très fins jusqu'à $150\ \mu\text{m}$, la troisième population se compose des sables fins ($150\ \mu\text{m}$) aux sables moyens ($450\ \mu\text{m}$), centrée autour de $300\ \mu\text{m}$ et enfin la dernière population, centrée autour de $800\ \mu\text{m}$, même si la dispersion des courbes est très importante, se compose des sables grossiers ($450\ \mu\text{m}$) aux sables très grossiers ($2000\ \mu\text{m}$) et plus, comme on peut le distinguer avec certaines courbes granulométriques non fermées qui suggèrent la présence de particules de tailles supérieures à $2\ \text{mm}$ non analysables par le granulomètre laser. Parmi ces 4 populations de taille, la population des vases grossières et sables très fins et la population des sables fins à moyens (respectivement la 2^{ème} et 3^{ème} population) se détachent comme les populations principales de toutes les carottes confondues.

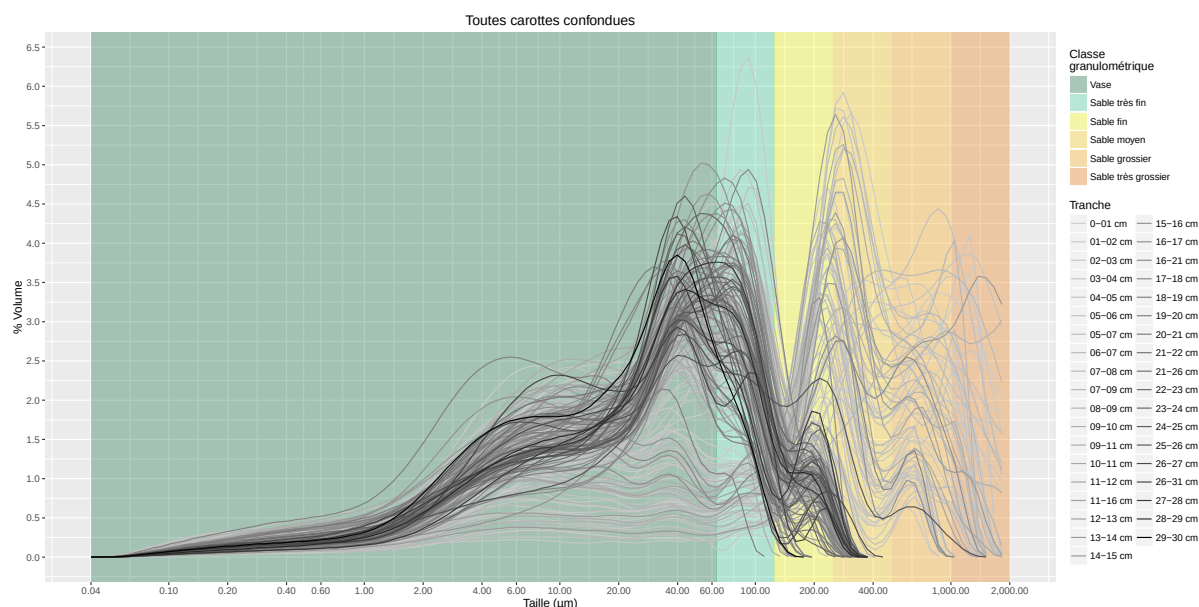


FIGURE III.12 – Courbes des analyses par granulométrie laser de toutes les tranches de toutes les carottes confondues avec leur profondeur, du gris clair pour les tranches de surface au noir pour les tranches les plus profondes. En arrière plan des courbes, la classification granulométrique selon Wentworth (1922) est en représentation colorée.

A partir de ces courbes, des diagrammes ternaires de Shepard (Shepard, 1954) sur 3 fractions granulométriques, argiles, silts et sables au sens large permettent de discriminer les tranches (figures III.13). Ce diagramme ternaire [figure III.13 (a)] met en évidence 2 groupes granulométriques distincts plus sableux correspondant aux carottes des zones 1 et 3 et un groupe de grains plus fins proche des silts correspondant aux carottes des zones

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

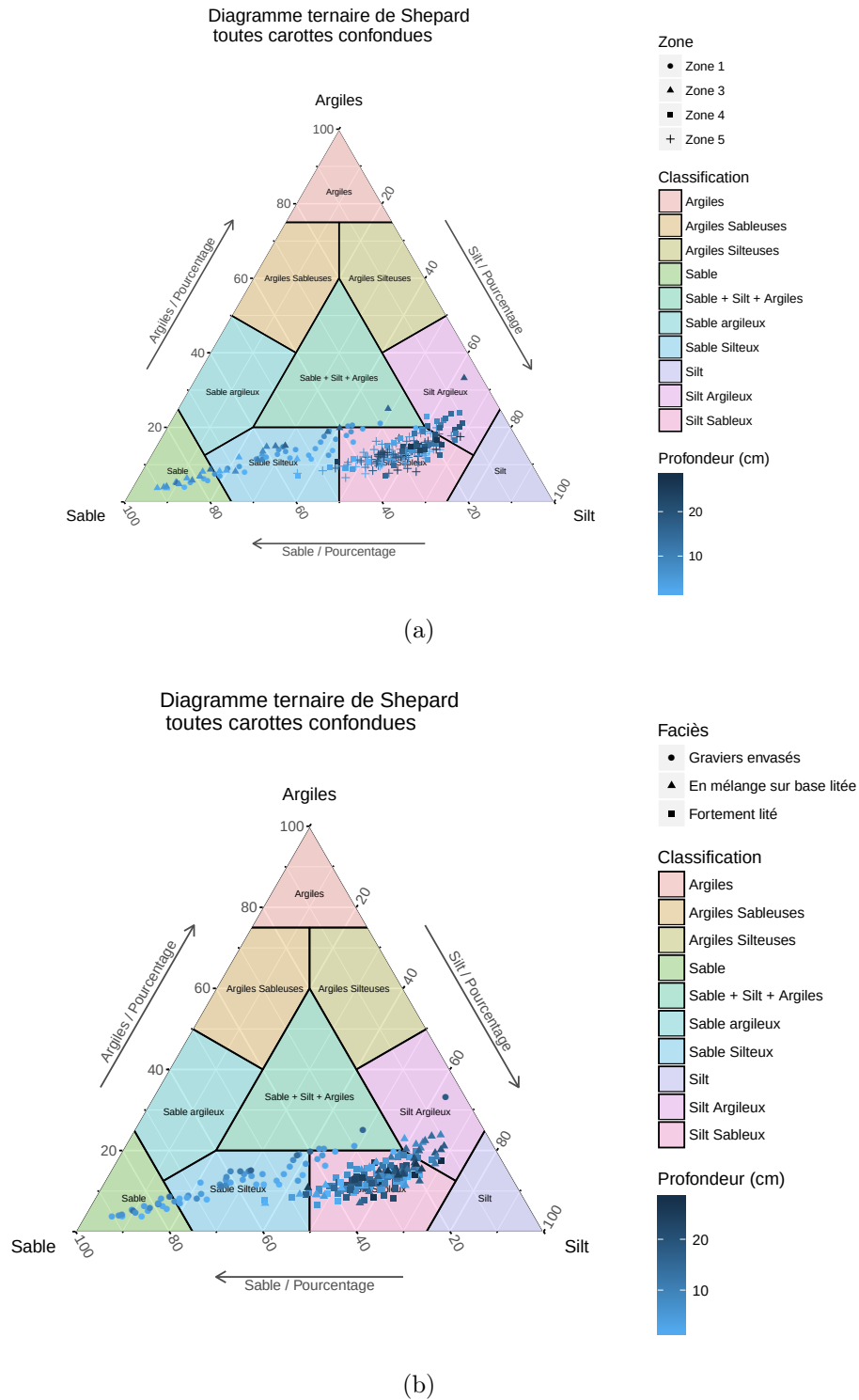


FIGURE III.13 – Diagramme ternaire de Shepard représentant la répartition granulométrique selon les proportions en argiles, silt et sable. Toutes les tranches de toutes les carottes analysées sont représentées avec leur profondeur par un dégradé de bleu depuis la surface en bleu clair aux plus profondes en bleu foncé avec en (a) leur zone de prélèvement et en (b) leur faciès symbolisés.

4 et 5. Ces deux groupes correspondent également aux faciès identifiés par les images du CAT-Scan [voir section III.2.1.1.i)] avec les carottes les plus grossières correspondant aux *graviers envasés* et le groupe plus fin des carottes des faciès *en mélange sur base litée* et *fortement lité*. Ces deux dernier faciès sont regroupés et ne se distinguent pas sur ces figures III.13 (a) et (b).

Le diagramme de Shepard possède une bonne résolution au niveau des particules fines représentées par les argiles et les silts, mais regroupe l'ensemble des sables, qu'ils soient fins ou grossiers dans une seule et même catégorie. Par conséquent, les tranches des carottes du faciès *graviers envasés* ne se distinguent pas très bien entre elles spécialement pour les tranches des sables. Le diagramme ternaire de Folk (?) permet la projection des échantillons sur les 3 pôles des granulométries des vases ($< 62,5 \mu\text{m}$), des sables ($62,5 \mu\text{m}$ à $2000 \mu\text{m}$) et des graviers ($> 2000 \mu\text{m}$). Cependant, ce diagramme présente plusieurs inconvénients comme le fait de ne pas être à l'échelle, de donner un poids plus important au pourcentage des graviers et considère les fractions de vase $< 5\%$ comme trace (Farrell et al., 2012). De plus, les analyses par granulométrie laser ne permettent pas d'avoir des mesures au-delà de $2000 \mu\text{m}$, ce qui rend l'utilisation du diagramme ternaire de Folk avec les graviers comme l'un des pôles inadaptée à cette étude. Dans l'objectif d'affiner la vision de ces tranches, leur représentation a été effectuée sur un nouveau diagramme ternaire selon les vases (argiles et silts donc $< 63 \mu\text{m}$), les sables fins (de $63 \mu\text{m}$ à $200 \mu\text{m}$) et les sables grossiers (de $200 \mu\text{m}$ à $2000 \mu\text{m}$). La figure III.14 représente la répartition granulométrique de toutes les tranches de toutes les carottes sur ce nouveau diagramme ternaire. Bien évidemment, cette fois-ci se sont les carottes des faciès lités, *en mélange sur base litée* et *fortement lité*, riches en vase, qui sont moins distinguées, même si l'on retrouve quelques tranches du faciès *en mélange sur base litée* (figurées par les triangles) plus sableuses par rapport au reste de l'ensemble des tranches de ces faciès.

La comparaison entre les deux types de diagrammes ternaire faciès par faciès permet une vision complémentaire de ces types de diagrammes ternaires (Farrell et al., 2012) (figure III.15). A partir de ces représentations, le faciès des *graviers envasés* prend tout son sens avec une répartition granulométrique des tranches le long de l'axe vase - sable grossier, et donc un mélange de particules fines $< 63 \mu\text{m}$ avec des particules plus grossières des sables moyens à grossiers regroupés sous l'appellation sable grossier pour ces diagrammes

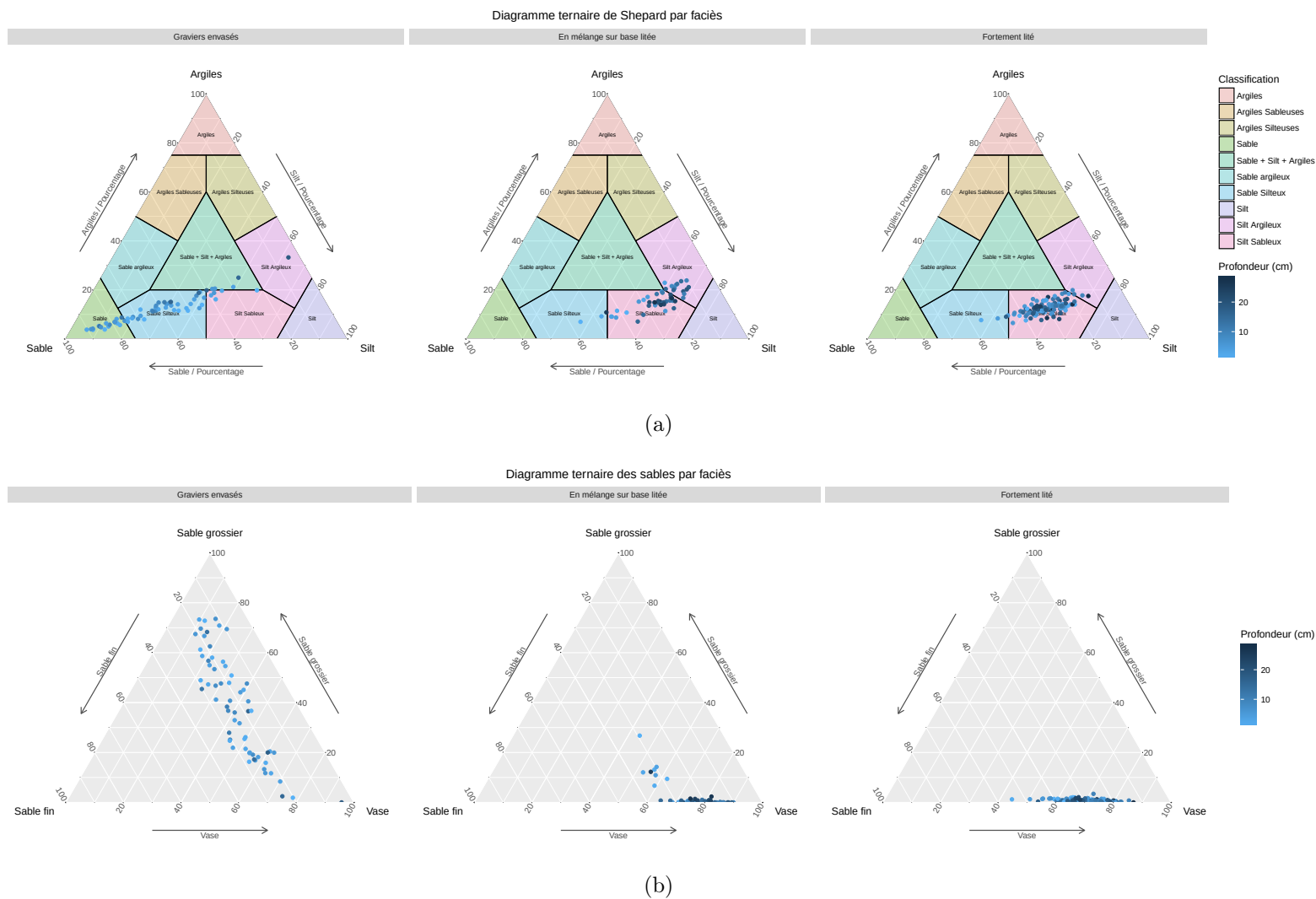


FIGURE III.15 – Comparaison des granulométries des tranches par faciès entre les diagrammes ternaires de Shepard (a) et les diagrammes ternaires modifiés des sables (b).

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

diagramme ternaire des sables est peu informatif mais leur répartition sur le diagramme de Shepard montre l'ensemble des tranches du faciès *fortement lité* appartenant aux silts sableux (figure III.15). Les deux diagrammes ternaires de chaque carotte sont présentés en annexe D.

Bien que les diagrammes ternaires permettent d'avoir une vue d'ensemble de la répartition granulométrique des échantillons et de caractériser leur texture sédimentaire, ils réduisent néanmoins la vision granulométrique complète des échantillons par le groupement en 3 classes. La figure III.16 présente l'étendue du spectre granulométrique issue de la granulométrie laser de chaque tranche selon les 3 faciès en fonction de la profondeur. Les populations granulométriques identifiées sur la figure III.12 peuvent ainsi être associées aux faciès identifiés.

La première population des fines ($1,5 \mu\text{m}$ à $18 \mu\text{m}$) se retrouve dans les 3 faciès. La deuxième population ($18 \mu\text{m}$ à $150 \mu\text{m}$) représente la population dominante des faciès lités (*en mélange sur base litée* et *fortement lité*) mais n'est pas représentative pour le faciès des *graviers envasés*. Au sein de cette population, il semble que deux sous-populations granulométriques soient présentes en mélange. Ces deux sous-populations semblent se

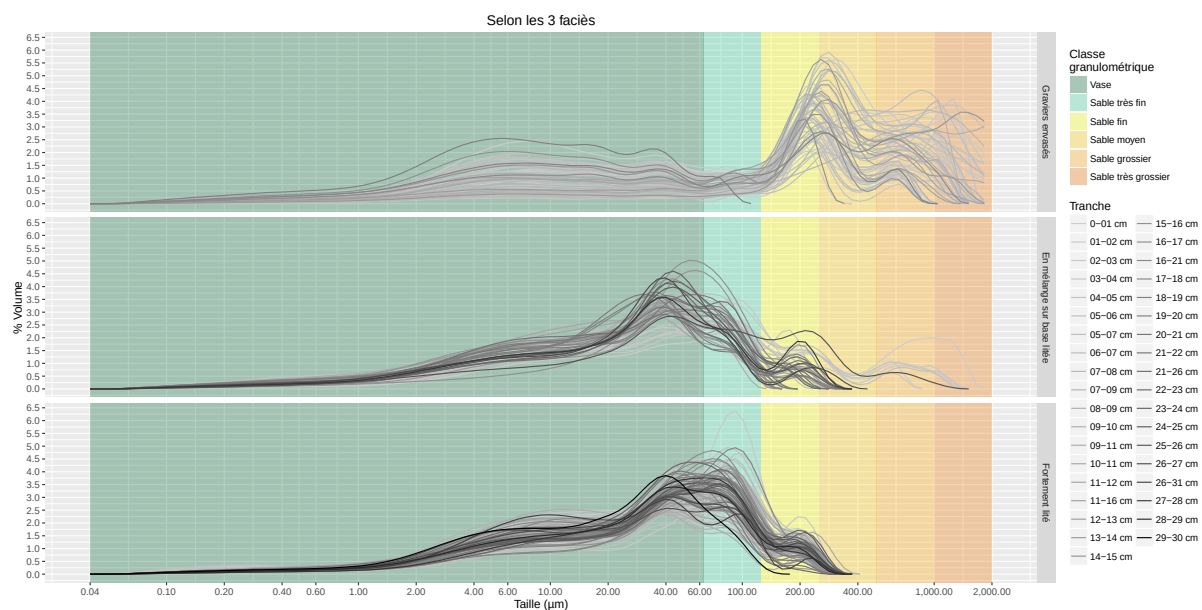


FIGURE III.16 – Courbes des analyses par granulométrie laser de toutes les tranches de toutes les carottes confondues groupées par faciès avec leur profondeur, du gris clair pour les tranches de surface au noir pour les tranches les plus profondes. En arrière plan des courbes, les classifications granulométriques selon Wentworth (1922) est en représentation colorée.

séparer à $63\ \mu\text{m}$ avec la première de $18\ \mu\text{m}$ à $63\ \mu\text{m}$ centrée autour de $40\ \mu\text{m}$ et la deuxième sous-population de $63\ \mu\text{m}$ à $150\ \mu\text{m}$ centrée autour de $80\ \mu\text{m}$. La troisième population ($150\ \mu\text{m}$ à $450\ \mu\text{m}$) est la population dominante du faciès des *graviers envasés*. Elle est également présente pour les faciès lités mais demeure minoritaire. La quatrième population ($> 450\ \mu\text{m}$) est uniquement présente pour le faciès des *graviers envasés* même si l'on note quelques tranches en partie supérieure appartenant à cette 4^{ème} population pour le faciès *en mélange sur base litée*. Pour l'ensemble des tranches analysées, 5 populations granulométriques sont discernables par rapport aux 4 populations initiales :

- 1^{ère} population [$1,5\ \mu\text{m}$; $18\ \mu\text{m}$];
- 2^{ème} population [$18\ \mu\text{m}$; $63\ \mu\text{m}$];
- 3^{ème} population [$63\ \mu\text{m}$; $150\ \mu\text{m}$];
- 4^{ème} population [$150\ \mu\text{m}$; $450\ \mu\text{m}$];
- 5^{ème} population [$450\ \mu\text{m}$; $2000\ \mu\text{m}$].

Ainsi, à partir de ces 5 populations, 6 nouvelles classes granulométriques sont définies afin de correspondre à ces populations. En effet, la classification classique de Wentworth (Wentworth, 1922) n'est pas optimale par rapport aux distributions granulométriques observées avec par exemple la coupure entre les sables fins à moyens à $250\ \mu\text{m}$ qui se situe sur la population centrée à $300\ \mu\text{m}$ (figure III.17). Ces 6 nouvelles classes coïncident avec les classes des 5 populations granulométriques de l'ensemble des tranches avec une classe de plus sur les particules les plus fines de $0,04\ \mu\text{m}$ à $1,5\ \mu\text{m}$. Ces 6 nouvelles classes granulométriques sont donc :

- Classe 1 [$0,04\ \mu\text{m}$; $1,5\ \mu\text{m}$];
- Classe 2 [$1,5\ \mu\text{m}$; $18\ \mu\text{m}$];
- Classe 3 [$18\ \mu\text{m}$; $63\ \mu\text{m}$];
- Classe 4 [$63\ \mu\text{m}$; $150\ \mu\text{m}$];
- Classe 5 [$150\ \mu\text{m}$; $450\ \mu\text{m}$];
- Classe 6 [$450\ \mu\text{m}$; $2000\ \mu\text{m}$].

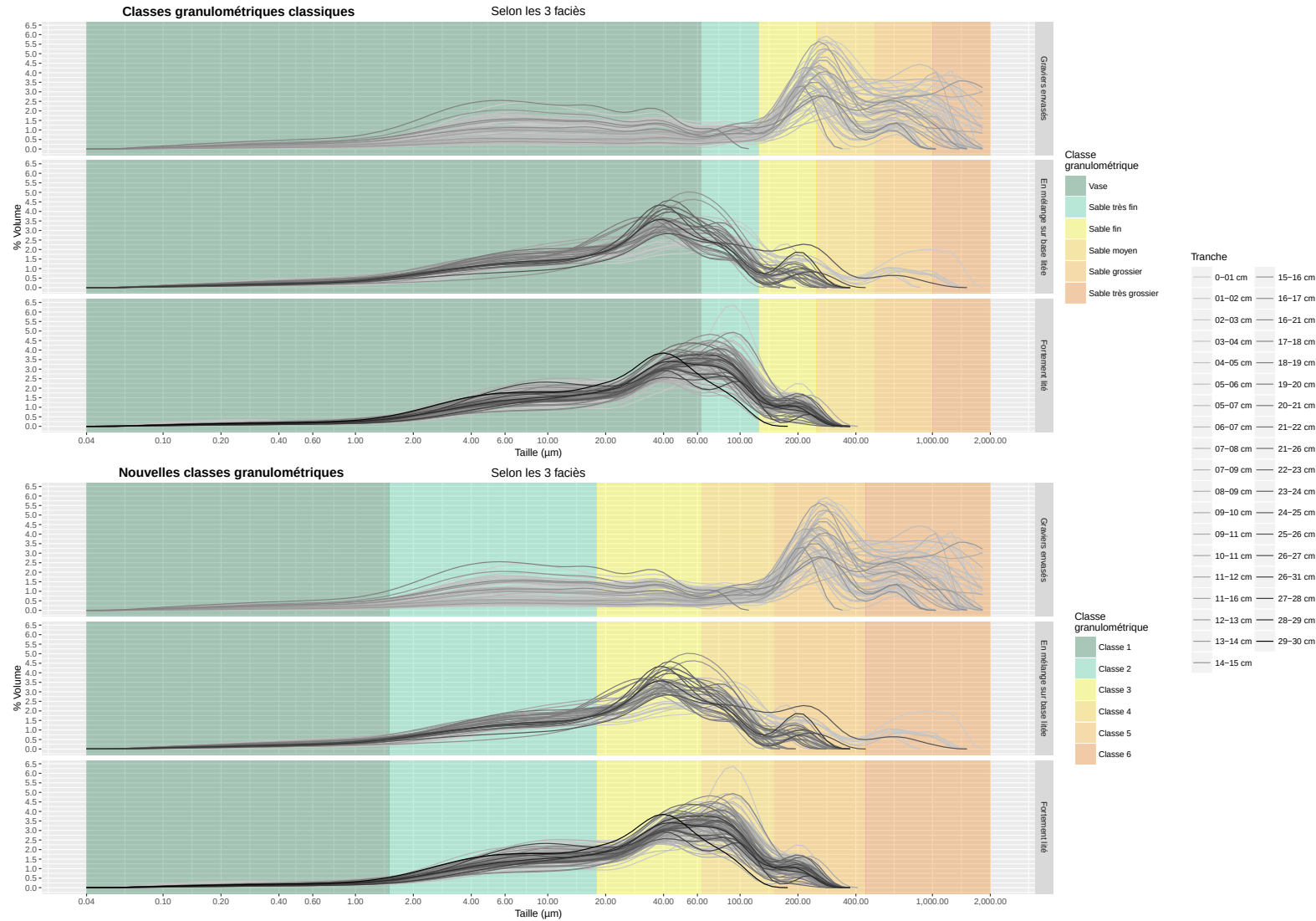


FIGURE III.17 – Comparaisons des spectres granulométriques entre les 3 faciès selon la classification granulométrique issue de Wentworth (1922) (en haut) et la nouvelle classification granulométrique (en bas) issues des observations granulométriques des échantillons.

Les courbes de granulométrie laser de chaque carotte sont présentées en annexe E avec la comparaison pour chacune des carottes des 2 classifications granulométriques. La correspondance entre ces 2 classifications est présentée dans le tableau III.2.

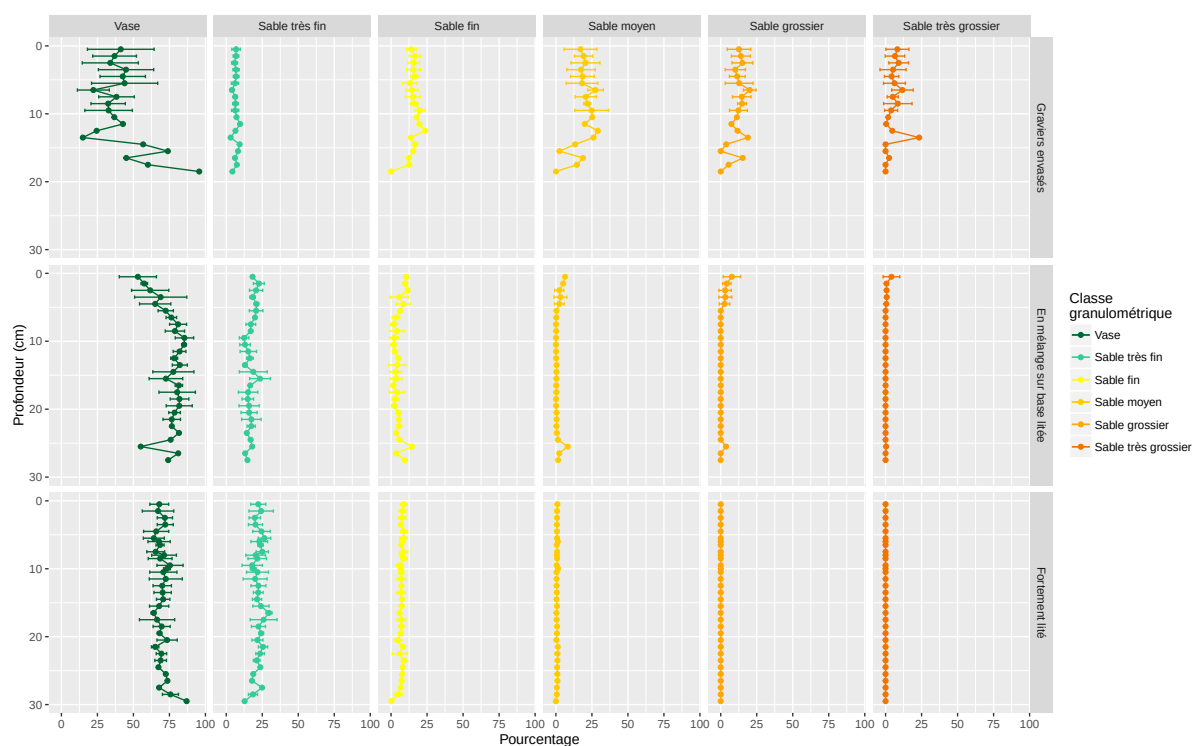
L'évolution de la granulométrie moyenne de chaque classe par faciès en fonction de la profondeur est présentée en figure III.18 avec en (a) la classification granulométrique classique de Wentworth et en (b) la nouvelle classification. Cette nouvelle classification permet une représentation plus précise des vases qui sont ainsi divisées en 3 classes (1 à 3) et de suivre la proportion de chaque population en fonction de la profondeur. Les profils granulométriques selon la profondeur de chaque carotte sont présentés en annexe F. La proportion de chaque classe granulométrique reste relativement stable sur toute la profondeur. Aucune corrélation de ces classes granulométriques ne sort avec la profondeur (figure III.19) bien que 2 coefficients se démarquent du reste avec un r_s de 0,64 et -0,47 respectivement pour la classe 3 et la classe 6 du faciès *en mélange sur base litée*. Ces 2 coefficients sont également les seuls à être significatifs au seuil de 5 % avec la classe 4 qui a un coefficient plus faible de -0,36 [figure III.20 (b)]. Bien que certaines corrélations des classes granulométriques en fonction de la latitude soient significatives ($p\text{-value} < 0,05$) pour les faciès des *graviers envasés* et *en mélange sur base litée*, ces coefficients sont trop faibles pour autoriser une interprétation ($r_s < 0,60$) sauf peut-être pour la classe 1 du faciès *en mélange sur base litée* ($r_s = -0,7$) montrant une augmentation de la fraction des argiles vers le sud [figure III.20 (b)].

Les litages observés sur les CAT-Scans (figures III.10 et C.1) ne se retrouvent pas sur les profils granulométriques moyennés (figure III.18) même si une alternance entre les classes fines (2 et 3) et les classes moyennes (4 et 5) est observable sur les profils granulométriques pour chaque carotte (figures en annexe F). Cependant, la finesse des litages observés sur les

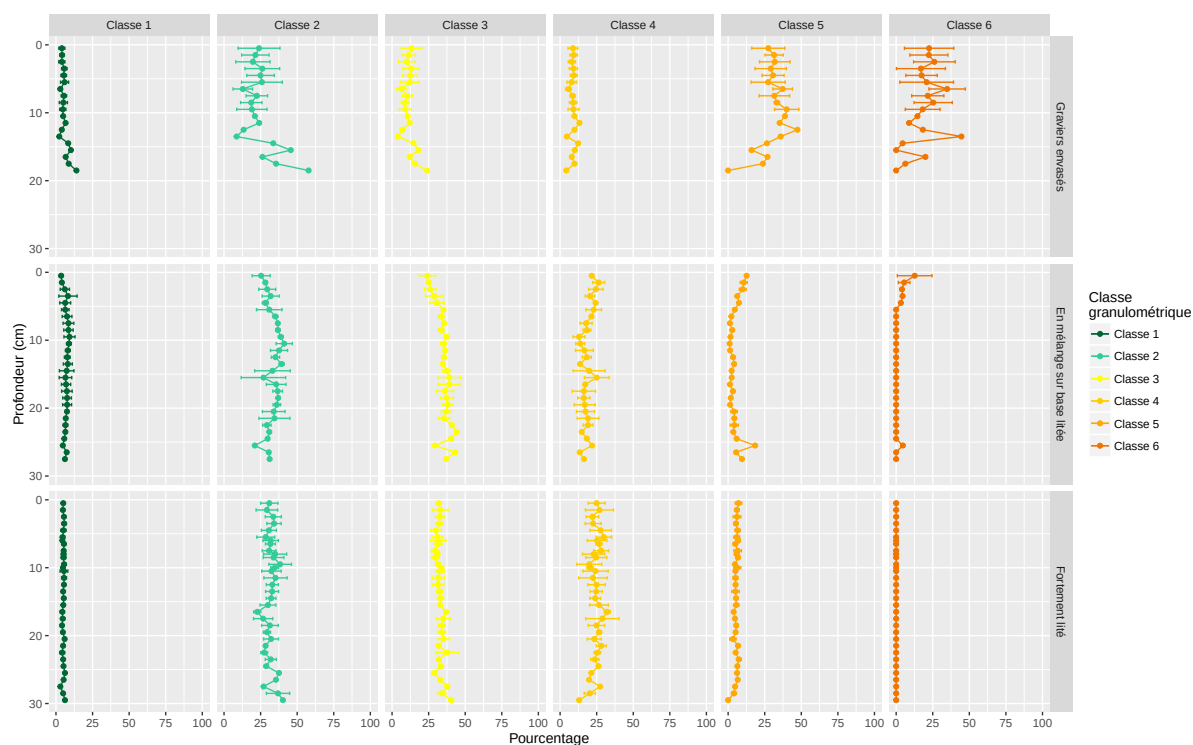
Tableau III.2 – Correspondance entre la classification classique de Wentworth et la nouvelle classification établie à partir des analyses granulométriques.

Classification classique de Wentworth	Nouvelle classification
Vase	Classe 1, Classe 2, Classe 3
Sable très fin, Sable fin	Classe 4
Sable fin, Sable moyen	Classe 5
Sable moyen, Sable grossier, Sable très grossier	Classe 6

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques



(a) Classification classique de Wentworth (1922)



(b) Nouvelle classification

FIGURE III.18 – Comparaison des moyennes granulométriques avec écart-types de chaque classe entre la classification classique (a) et la nouvelle classification établie (b) selon les 3 faciès.

CAT-Scans des faciès *en mélange sur base litée* et *fortement lité* (figure C.1) ne se retrouve pas sur ces profils granulométriques (figures F.2 et F.3). En effet, les carottes ont été découpées tous les centimètres. Or, ces litages ont une épaisseur inférieure au centimètre et ne sont pas purement rectilignes. Lors de la découpe, chaque tranche a également été homogénéisée (voir section III.1.2) pour les analyses afin d'avoir une vision globale de la tranche. En revanche, les CAT-Scans du faciès des *graviers envasés* (figure C.1) ne montrent pas de structures régulières ni de litages mais semblent montrer une matrice sédimentaire hétérométrique homogène. Les profils granulométrique des carottes de ce

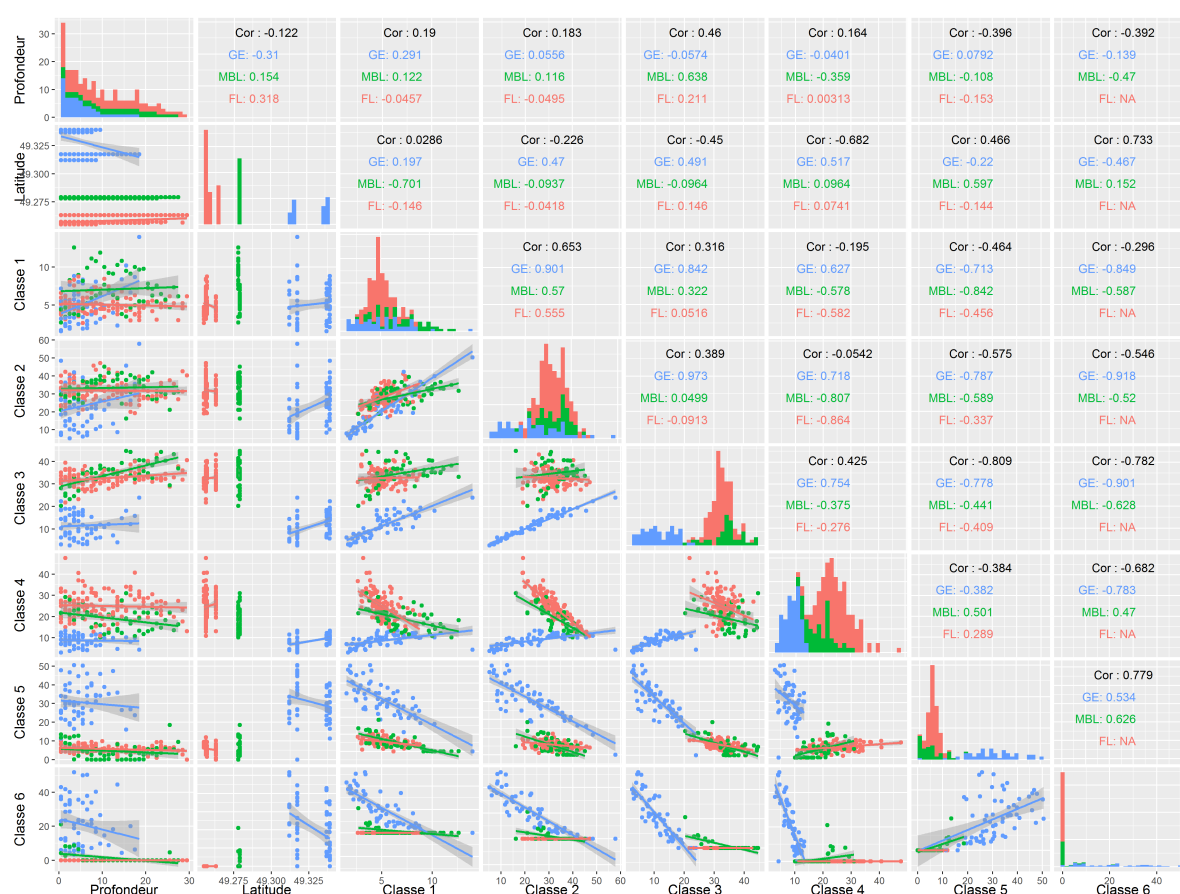


FIGURE III.19 – Matrice des corrélations de Spearman des classes granulométriques avec la profondeur et la latitude. En partie inférieure est représentée les graphiques de chaque paramètre avec la droite de régression linéaire et l'intervalle de confiance à 5 % en gris. Le faciès des Graviers Envasés (GE) est représenté en bleu, le faciès en Mélange sur Base Litée (MBL) est représenté en vert et le faciès Fortement Lité (FL) est représenté en rose. En partie supérieure sont présentés les coefficients des corrélations de Spearman suivant les mêmes couleurs pour les faciès et en noir le coefficient de corrélation tous faciès confondus. Les densités des paramètres sont présentés par des histogramme dans la diagonale.

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

faciès (figure F.1) montrent quant à eux des alternances entre les proportions des classes fines (2 et 3) et moyenne et grossière (respectivement classes 5 et 6). Cette alternance est particulièrement visible pour la plus grande des carottes prélevée dans ce faciès, H2O 176.

Ainsi, la comparaison entre l'observation au scanner montrant les structures internes des carottes et les analyses par granulométrie laser prouvent leur complémentarité en montrant des structures tels les litages sous-estimés par l'analyse granulométrique et in-

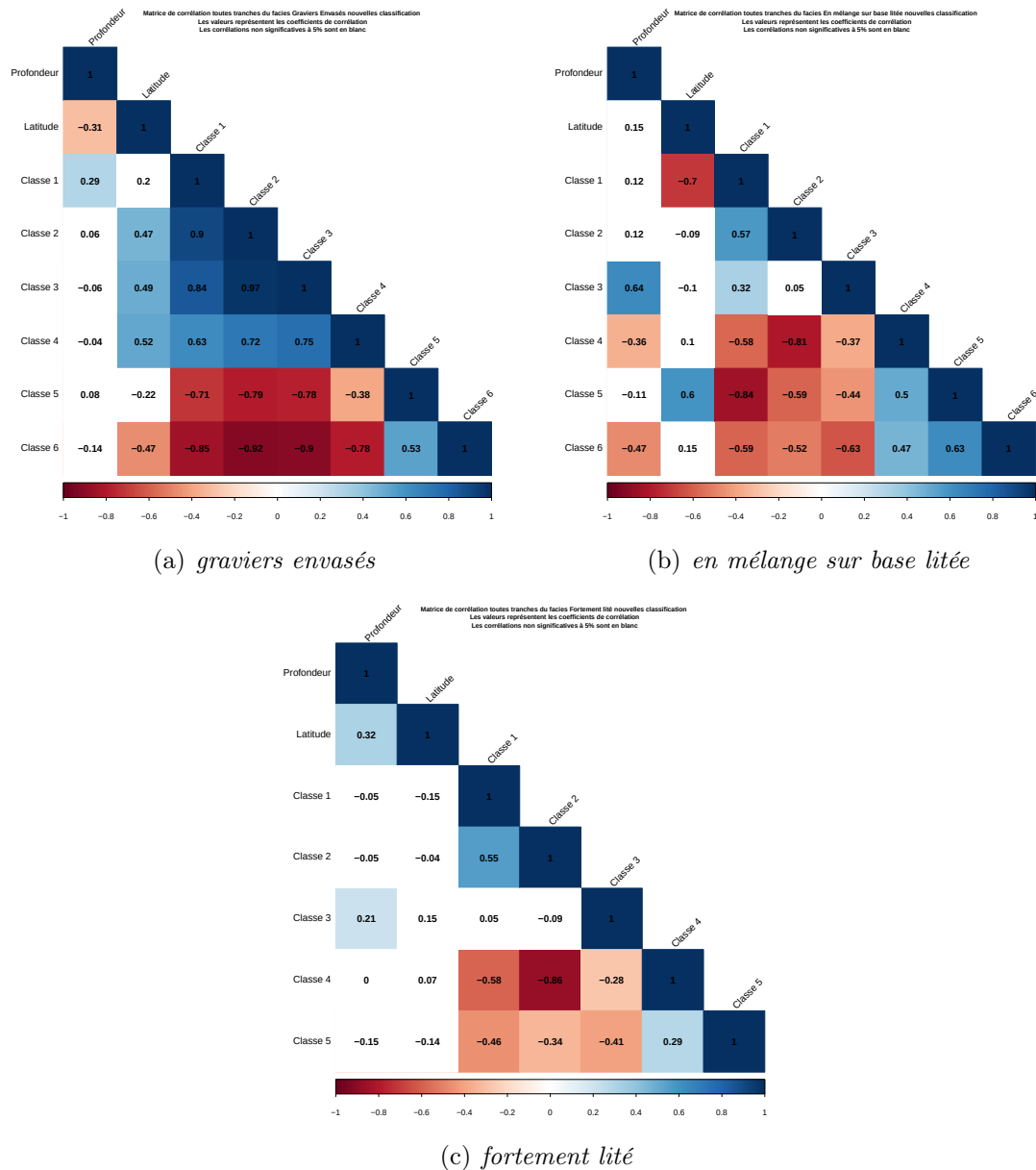


FIGURE III.20 – Représentations des coefficients de corrélations de Spearman de chaque paramètres avec leur coefficient de corrélation avec en (a) le faciès des Graviers envasés, en (b) le faciès En mélange sur base litée et en (c) le faciès Fortement lité. Les coefficient de corrélation non significatif au seuil de 5 % sont présentés en blanc.

versement dans le cas du faciès des *graviers envasés* avec des structures non observées sur les CAT-Scans mais observées par les analyses granulométrique. Le fait de ne pas observer la finesse de litages avec les analyses granulométriques résulte dans la résolution de découpe qui est du centimètre. Une résolution plus fine de l'ordre du millimètre pourrait y remédier mais dans ce cas rendrait difficile l'observation et l'étude de la macrofaune et constituerait une incompatibilité d'échelle. Or l'objectif principal de l'étude se focalise sur la relation de la macrofaune avec son habitat (voir section I.4).

III.2.1.2 Analyses géochimiques

Pour chaque échantillon, une analyse des éléments chimiques a été réalisée par fluorescence aux rayons-X (XRF) grâce à l'appareil xSORT (Spectro Ametek) du Cnam - Intechmer de Cherbourg en collaboration avec Anne Murat. Le principe de fluorescence par rayons-X, détaillé par Jenkins and Vries (1969), consiste à exciter l'échantillon par une source incidente de rayon-X qui va causer l'éjection d'électrons des couches atomiques inférieures et ainsi créer un vide sur ces couches. Ce vide sera comblé par les électrons des couches supérieures qui descendent sur les couches vides inférieures. En changeant de couche atomique, les électrons libèrent un surplus d'énergie émis comme un pulse de rayons-X caractéristique de chaque atome en énergie et longueur d'onde. Ainsi, la quantité d'énergie et la longueur d'onde permet d'identifier l'élément et d'estimer son abondance (Rothwell and Rack, 2006; Weltje and Tjallingii, 2008).

Le xSORT est un appareil mobile pouvant être utilisé directement *in situ* sur du matériel frais mais également en laboratoire sur du matériel sec [figure III.21 (a)]. Pour ce faire, les échantillons sont préalablement séchés à l'étuve (60°C) pendant au moins une semaine et broyés finement au broyeur mécanique dans un bol accompagné de huit billes, le tout en agate, à 300 tours par minute en rotation alternative pendant 15 minutes. Le sédiment broyé est ensuite placé dans un cylindre en plastique de 15 mm de diamètre recouvert à l'extrémité inférieure d'une fine feuille de polypropylène de 4 μm d'épaisseur et compacté manuellement par l'extrémité supérieure. Pour chaque échantillon, le temps d'analyse paramétré est de 300 secondes et quatre réplicats sont effectués [figure III.21 (b)]. La limite de détection de l'appareil, préalablement calibré par le Cnam - Intechmer, est à 50 ppm (partie par million). Lorsque la différence entre réplicat est supérieure à 5 %,

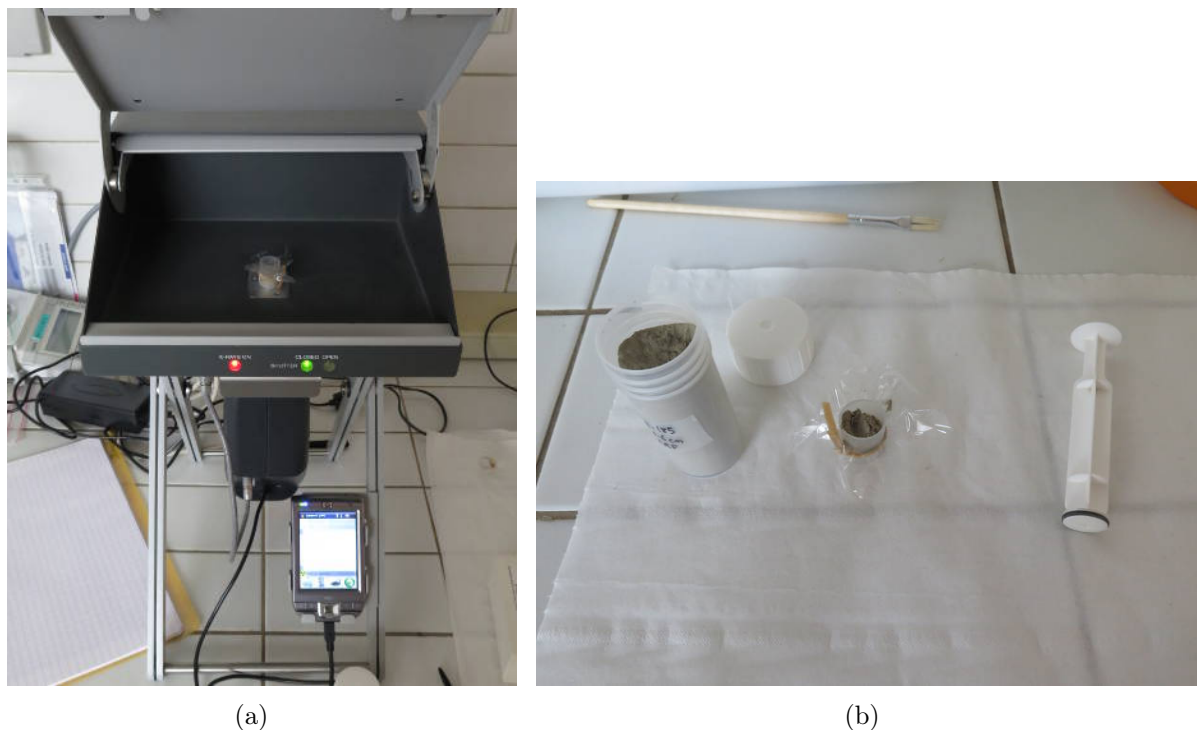


FIGURE III.21 – (a) L'appareil xSORT avec le cylindre rempli de sédiment sec broyé prêt à être analysé et en (b) le détail du cylindre avec la feuille de polypropylène et un piston de seringue permettant la compaction du sédiment contre la fine feuille.

le réplicat n'est pas conservé et un nouveau est réalisé. Pour une seule et même mesure, l'appareil permet d'obtenir 45 éléments (Ag, As, Au, Ba, Bi, Br, Ca, Cd, Ce, Cl, Co, Cr, Cu, Fe, Ga, Hf, Hg, I, K, La, Mn, Mo, Nb, Nd, Ni, P, Pb, Rb, S, Sb, Se, Si, Sn, Sr, Ta, Te, Th, Ti, Tl, U, V, W, Y, Zn et Zr). Parmi ces 45 éléments, 15 éléments sont calibrés (As, Ca, Fe, K, Mn, Mo, Ni, Rb, S, Si, Sr, Ti, U, V et Y).

Dans le cas de mon étude, les analyses se focalisent sur l'élément S (soufre) et le Br (Brome). Le soufre intervient dans les réactions sulfato-réductrices. La quantité de soufre est plus faible dans un sédiment oxygéné du fait de l'activité de bactéries aérobiques, limitant les réactions de sulfato-réduction (Murat et al., 2016). En effet, les réactions sulfato-réductrices vont se réaliser en zone anoxique lors de la reminéralisation de la matière organique (Jørgensen, 1982; Jørgensen and Kasten, 2006). Ainsi, l'augmentation de la quantité de soufre avec la profondeur indique le passage en zone anoxique et donc l'absence d'oxygène. Le soufre agit comme un proxy de la présence d'oxygène dans le sédiment. Le brome est un élément associé à la matière organique (Price and Calvert, 1977). Associé avec le carbone organique total (COT) par un ratio Br/COT, il devient

un indicateur relatif de l'origine de la matière organique, plutôt terrigène ou plutôt dérivé d'algues marines (Mayer et al., 1981). Ainsi les ratios plus faibles, correspondant à des basses concentrations en Br, indiquent une origine de la matière organique terrigène alors que les fortes concentrations de Br indiquent une matière organique d'origine marine (Mayer et al., 2007) du fait des plus fortes productions de Br par les organismes marins par rapport aux organismes terrestres (Leri et al., 2010; Leri and Myneni, 2012; Leri et al., 2014). Le Br utilisé pour le ratio Br/COT est le Br provenant d'organismes vivants, donc le Br organique (Br_{org}) et non le Br total. Ainsi, sur quatre carottes (deux dans les *graviers envasés*, H2O 167 et H2O 176, les deux autres dans chaque faciès, H2O 200 pour *en mélange sur base litée* et H2O 178 pour *fortement lité*), le Br_{org} a été analysé également par XRF mais après deux rinçages successifs à l'eau ultra pure et un séchage par lyophilisation. Les mêmes échantillons analysés par XRF ont été passés à l'analyseur de carbone LECO CS-300 afin d'obtenir la teneur en COT pour le rapport Br_{org}/COT . Deux réplicats de 50 mg de sédiment sec ont été analysés pour chaque échantillon. Les échantillons ont préalablement été acidifiés par H_3PO_4 (1 M) afin d'éliminer les carbonates. Ils ont été placés sur une plaque chauffante à 50°C. Ils sont ensuite passés au LECO CS-300 où ils sont chauffés à 1200°C et où la quantité de CO_2 relâchée est mesurée par absorption infrarouge.

La distribution des pourcentages de soufre montre très peu de valeurs autour de 0,3 % - 0,35 % avec une première distribution sur des faibles pourcentages ($< 0,3$ %) et une deuxième distribution sur de plus forts pourcentage ($> 0,4$ %) (figure G.1 en annexe G). La limite de 0,4 % indique le passage dans la zone de sulfato-réduction par l'augmentation des pourcentages de soufre et donc dans la zone anoxique. Ces valeurs de seuil à 0,4 % de soufre pour la zone anoxique sont en accord avec les valeurs trouvées par Murat et al. (2016) en baie de Seine orientale.

Les quantités de soufre varient entre une quantité nulle jusqu'à un maximum de 1,27 % avec une moyenne de 0,21 % ($\pm 0,24$) pour toutes les tranches confondues. La figure III.22 représente les profils de la teneur en soufre en fonction de la profondeur pour les trois faciès. Le faciès *en mélange sur base litée* est significativement très différent (test de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} < 0,001$) des deux autres faciès *graviers envasés* et *fortement lité* qui sont eux même différent au seuil de 5 % mais non au seuil de 1 % (test de Kruskal-Wallis,

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

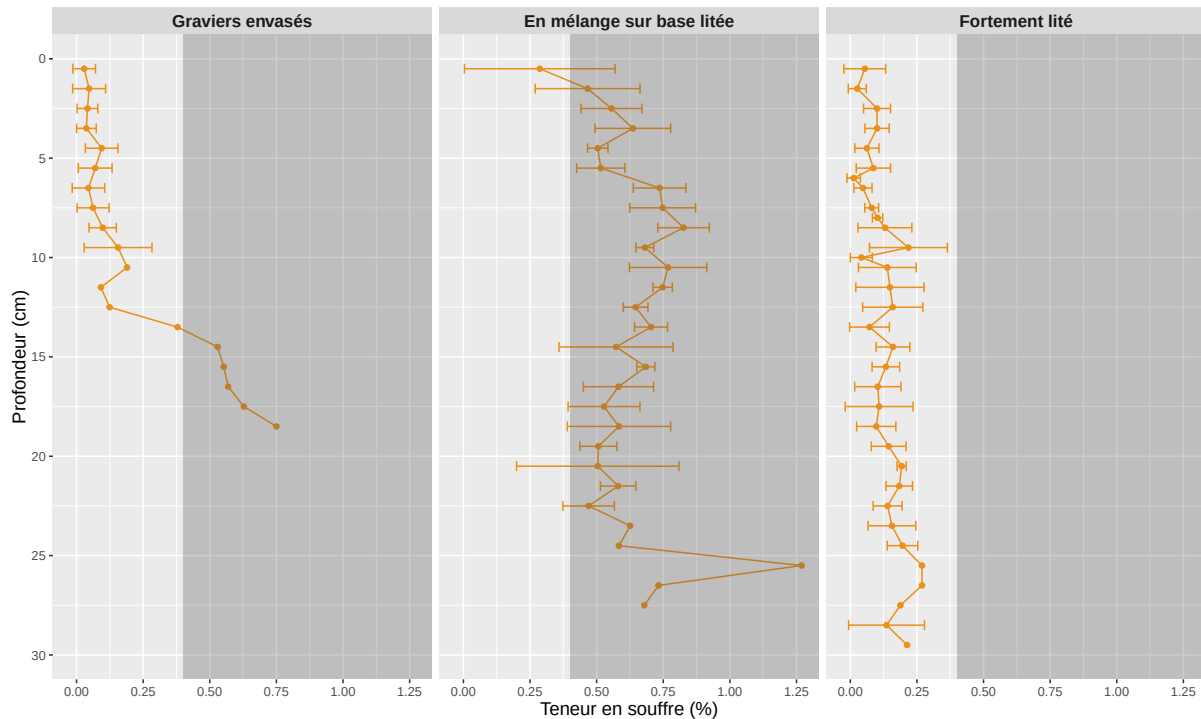


FIGURE III.22 – Profils de la teneur en soufre (%) moyenne ($\pm$ écart-types) en fonction de la profondeur selon les trois faciès. La partie grisée représente les valeurs supérieures à 0,4 % indiquant la zone anoxique dans laquelle s'effectuent les réactions sulfato-réductrices.

$p\text{-value} = 0,042$), avec respectivement des moyennes de 0,62 % ($\pm 0,18$), 0,11 % ($\pm 0,16$), 0,1 % ($\pm 0,08$) pour les faciès *en mélange sur base litée*, *gravier envasés* et *fortement lité*. Les deux faciès *gravier envasés* et *fortement lité* se caractérisent par un environnement oxygéné sur la totalité de leur profondeur, excepté les prélèvements en-dessous de 13,5 cm de profondeur qui se trouvent en zone anoxique pour le faciès des *gravier envasés*. Le faciès *en mélange sur base litée* se particularise par un faciès pratiquement entièrement anoxique sauf les deux premiers centimètres pour une carotte. La variabilité de la teneur en soufre est toutefois importante pour ce faciès. Bien que les faciès *en mélange sur base litée* et *fortement lité* soient proches par leur granulométrie [voir section III.2.1.1.ii)] et leur structure sédimentaire, ils se différencient par leur zone anoxique. Les prélèvements du faciès *fortement lité* se situent en face de l'embouchure de la Seine. La présence d'oxygène sur la totalité de la profondeur pourrait s'expliquer par l'instabilité de l'environnement et le renouvellement sédimentaire fréquent par dépôt-érosion et donc de sédiment oxygéné dans lequel la respiration des communautés benthiques (macrofaune et bactéries) n'ont pas consommé tout l'oxygène disponible.

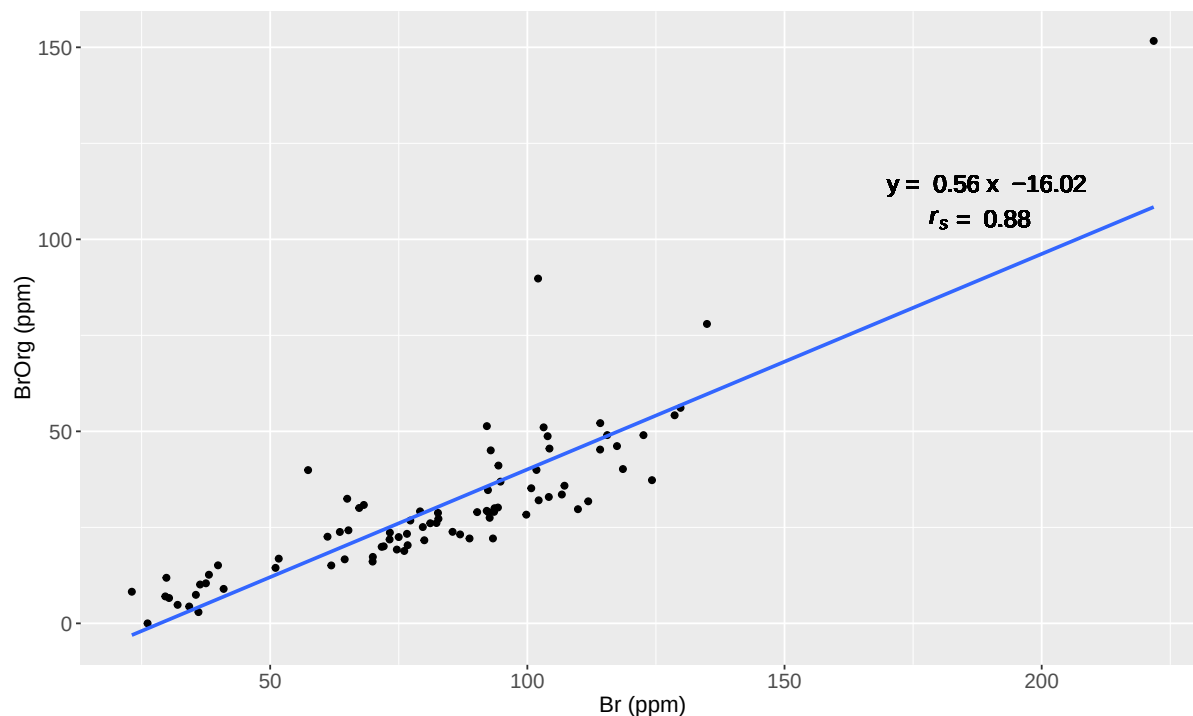


FIGURE III.23 – Régression linéaire entre le Br_{org} et le Br total et coefficient de corrélation de Spearman.

La corrélation entre le Br_{org} analysé pour quatre carottes et le Br total (corrélation de Spearman, $r_s = 0,88$, $p\text{-value} < 0,001$) permet d'utiliser l'équation de la droite de régression linéaire afin de convertir le Br total analysé en Br_{org} (figure III.23) pour ensuite calculer le rapport Br_{org}/COT .

Le rapport de Br_{org}/COT varie d'une quantité nulle à $62,51 \cdot 10^{-4}$ avec une moyenne de $32,24 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 10,04$) pour tous les échantillons confondus. Les valeurs du faciès *graviers envasés* présente une forte variabilité selon la profondeur avec une moyenne de $24,38 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 13,95$), $35,73 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 5,14$) pour le faciès *en mélange sur base litée* et $34,72 \cdot 10^{-4}$ ($\pm 6,64$) pour le faciès *fortement lité* (figure III.24). Seul le faciès des *graviers envasés* est significativement différent (test de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} < 0,001$) des deux autres faciès qui ne montrent pas de différences significatives du rapport entre eux (test de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} = 0,36$). Les valeurs du rapport pour ces deux derniers sont supérieures aux valeurs du faciès des *graviers envasés* indiquant une matière organique plus marine que la matière organique présente dans le faciès des *graviers envasés* plus terrigène.

Ces deux paramètres (teneur en soufre et rapport Br_{org}/COT) ne présentent pas de fortes corrélations avec la profondeur bien qu'elles soient significatives sauf pour le faciès *en*

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

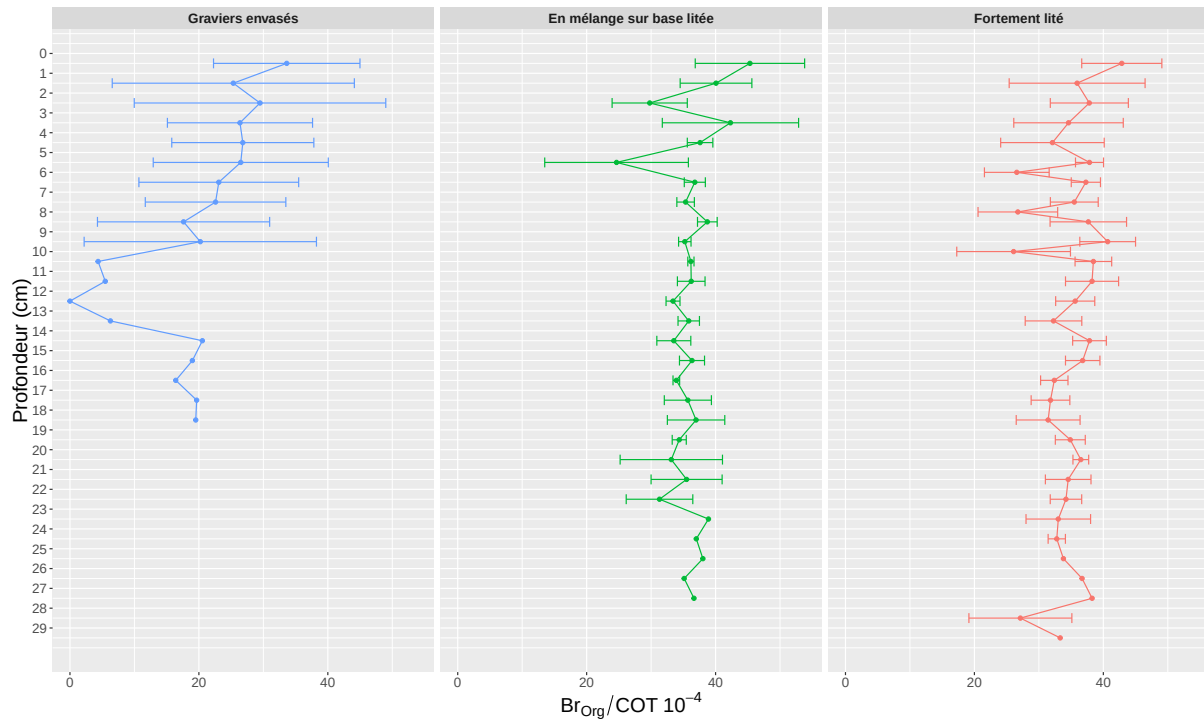


FIGURE III.24 – Profils des moyennes ($\pm$ écart-types) des rapports Br_{org}/COT et l'écart-type en fonction de la profondeur selon les trois faciès.

mélange sur base litée et l'ensemble des échantillons pour le rapport Br_{org}/COT (tableau III.3). La plus forte corrélation se retrouve pour le faciès des *graviers envasés* entre la profondeur et la teneur en soufre avec un r_s de 0,55. Les profils de chaque carotte sont présentés en annexe G.

III.2.1.3 Analyses de la teneur en eau et de la matière organique

Dans le but de compléter la caractérisation abiotique des faciès, la teneur en eau a été analysée. Les échantillons humides ont été séchés à l'étuve à 60°C. Des pesées régulières

Tableau III.3 – Résultats des tests des corrélations de la teneur en soufre et du rapport Br_{org}/COT avec la profondeur pour tous les échantillons et selon chaque faciès.

	Teneur en soufre			Rapport Br_{org}/COT		
Graviers envasés	$r_s=0,554$	$p\text{-value}$	$< 0,001$	$r_s=-0,414$	$p\text{-value}$	$< 0,001$
En mélange sur base litée	$r_s=0,068$	$p\text{-value}$	$= 0,637$	$r_s=-0,125$	$p\text{-value}$	$= 0,38$
Fortement lité	$r_s=0,447$	$p\text{-value}$	$< 0,001$	$r_s=-0,252$	$p\text{-value}$	$< 0,01$
Total	$r_s=0,479$	$p\text{-value}$	$< 0,001$	$r_s=-0,0915$	$p\text{-value}$	$= 0,156$

des échantillons ont montré une stabilité du poids à partir d'une semaine de séchage. Ainsi, tous les échantillons ont été laissés à l'étuve pendant au moins une semaine. La différence entre le poids du sédiment sec après séchage à l'étuve et le poids humide permet d'obtenir le pourcentage de teneur en eau du sédiment (Fournier et al., 2012) :

$$\text{Teneur en eau} = \left(\frac{\text{Poids échantillon humide} - \text{Poids échantillon sec}}{\text{Poids échantillon sec}} \right) \times 100$$

La technique de la perte au feu a permis d'obtenir le pourcentage de matière organique (MO). Les mêmes échantillons séchés pour la teneur en eau sont ensuite calcinés au four à 500°C pendant 5h. La différence entre le poids sec et le poids calciné permet d'obtenir le pourcentage de matière organique totale (Fournier et al., 2012) :

$$\% \text{ MO} = \left(\frac{\text{Poids sédiment sec} - \text{Poids sédiment calciné}}{\text{Poids sédiment sec}} \right) \times 100$$

La matière organique a également été caractérisée par le carbone organique total (COT) à l'aide d'analyses au LECO CS-300 (voir section III.2.1.2). Les pourcentages de teneur en eau pour tous les échantillons varient entre 1,6 % et 131,24 % avec en moyenne 59,66 % ($\pm 20,48$), entre 1,47 % et 10,53 % pour la matière organique avec une moyenne générale de 5,18 % ($\pm 1,76$) et entre 0,24 % et 2,85 % pour le carbone organique total avec une moyenne de 0,91 % ($\pm 0,3$) (tableau III.4). De manière général, le faciès des *graviers envasés* est le faciès présentant les pourcentages les plus faibles pour les trois paramètres

Tableau III.4 – Moyennes des pourcentages de teneur en eau, en matière organique et en carbone organique total ainsi que les écarts-types pour la totalité des échantillons et pour chaque faciès.

	Moyennes des teneurs en eau (%)	Moyennes des teneurs en matière organique (%)	Moyennes des teneurs en COT (%)
Graviers envasés	34,15 $\pm$ 9,22	3,22 $\pm$ 1,05	0,71 $\pm$ 0,23
En mélange sur base litée	70,68 $\pm$ 13,26	6,20 $\pm$ 1,43	1,13 $\pm$ 0,35
Fortement lité	67,81 $\pm$ 15,71	5,74 $\pm$ 1,37	0,93 $\pm$ 0,23
Total	59,66 $\pm$ 20,48	5,18 $\pm$ 1,76	0,91 $\pm$ 0,30

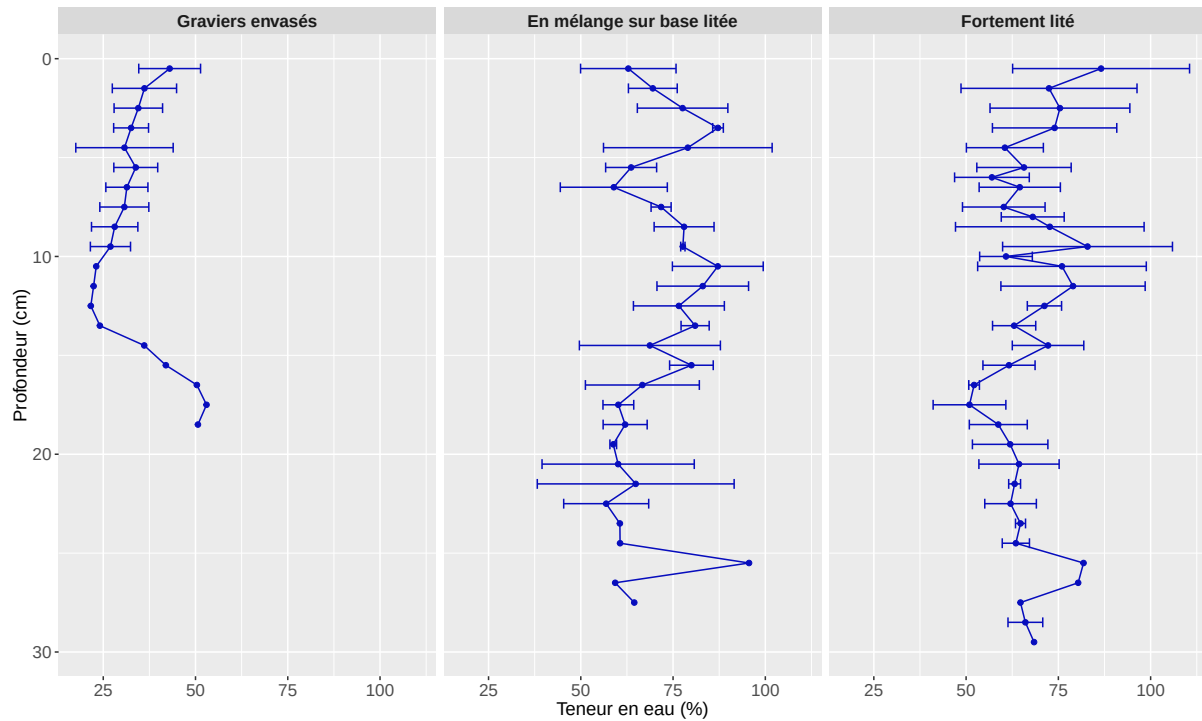


FIGURE III.25 – Profils de la teneur en eau moyenne ($\pm$ écart-types) en fonction de la profondeur selon les trois faciès.

(tableau III.4) : teneur en eau (figure III.25), teneur en matière organique totale (figure III.26) et le carbone organique total (figure III.27)

En effet, les tests statistiques (ANOVAs, et test post-hoc de Tukey) montrent que les faciès *en mélange sur base litée* et *fortement litée* ne sont pas différents l'un de l'autre pour la teneur en eau (test post-hoc de Tukey, $p\text{-value} = 0,422$) et pour la matière organique totale (test post-hoc de Tukey, $p\text{-value} = 0,083$) alors que le faciès *gravieres envasées* est différent de ces deux faciès ($p\text{-value} < 0,001$). Par contre, les faciès présentent des différences significatives (test de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} < 0,001$) pour le carbone organique total avec des valeurs plus fortes pour les faciès *en mélange sur base litée* et *fortement litée* (tableau III.4 et figure III.27). Ces deux faciès sont plus riches en matière organique que le faciès des *gravieres envasées*.

Lorsque l'on s'intéresse aux relations de ces paramètres avec la profondeur, les corrélations de Spearman ne mettent pas en évidence de fortes relations. Tout échantillon confondu, les coefficients de corrélations des paramètres avec la profondeur n'excèdent pas un r_s de 0,33 pour le COT (figure III.28) et n'est pas significatif pour la teneur en eau (tableau III.5). Bien que significatives, les corrélations entre la latitude et les paramètres

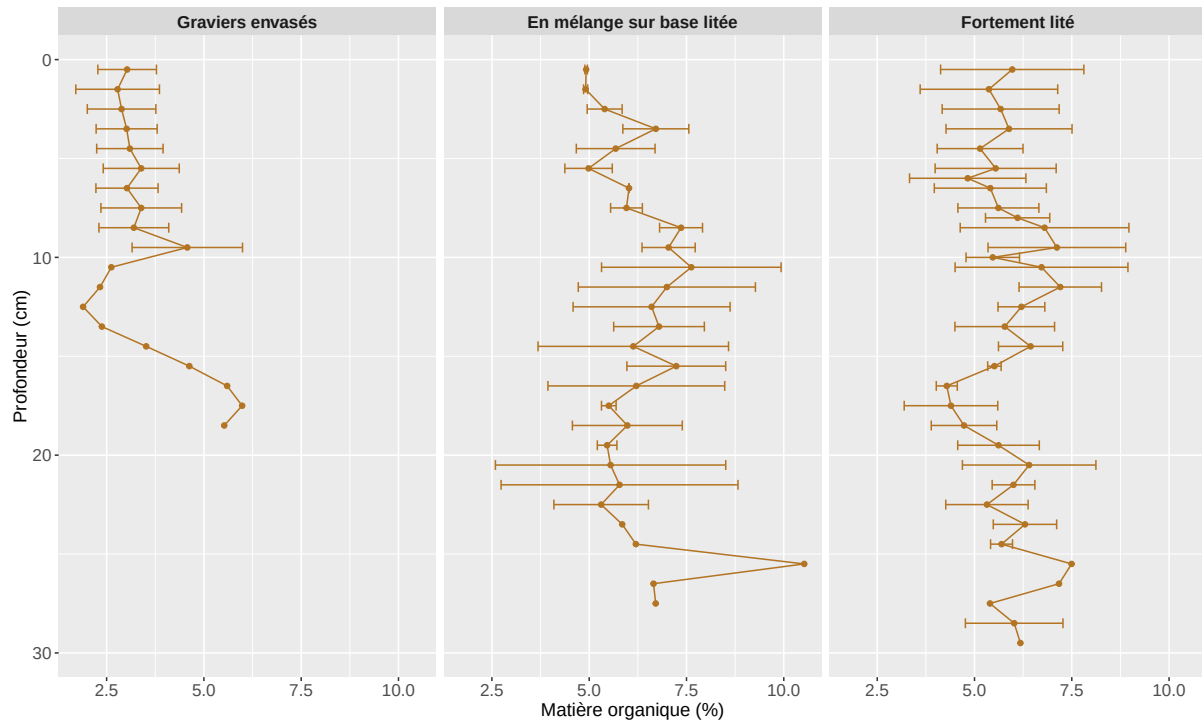


FIGURE III.26 – Profils de la teneur en matière organique moyenne ($\pm$ écart-types) en fonction de la profondeur selon les trois faciès.

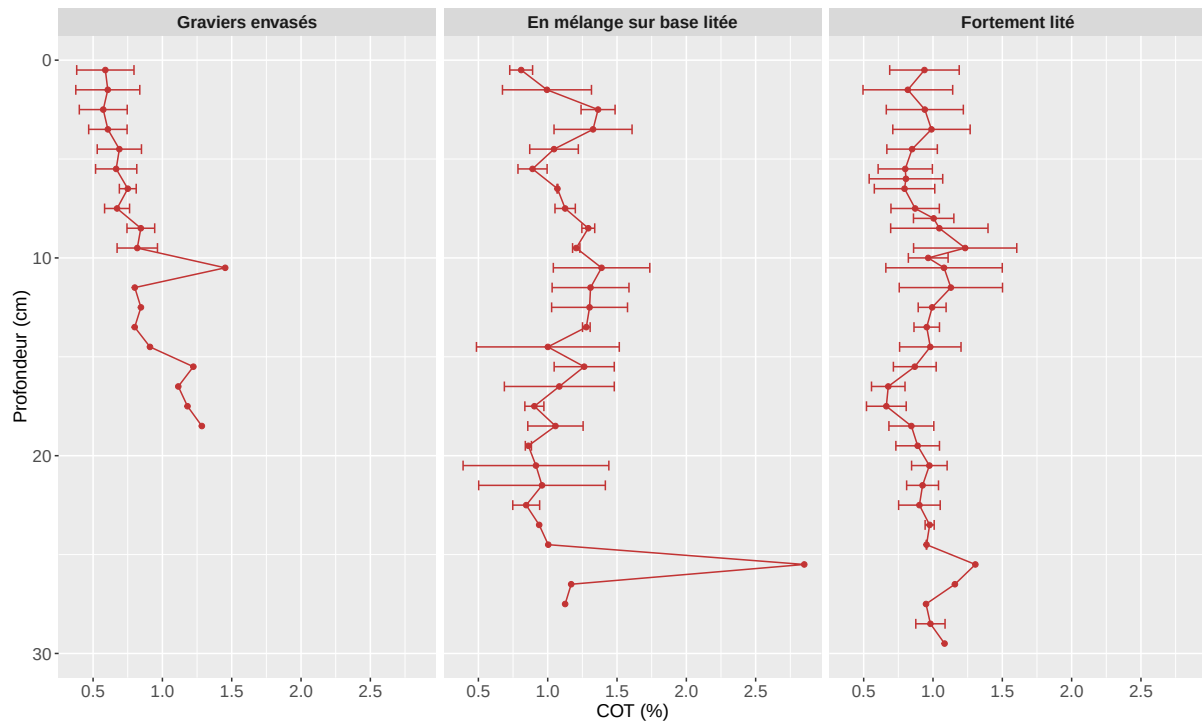


FIGURE III.27 – Profils de la teneur en carbone organique total (COT) moyenne ($\pm$ écart-types) en fonction de la profondeur selon les trois faciès.

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

sont trop faibles ($r_s < |0,5|$) pour permettre une interprétation (figure III.28). Cette absence de relation entre la latitude et les paramètres se retrouve également pour chaque faciès.

Les corrélations avec la profondeur sont toutes non significatives pour le faciès *en mélange sur base litée* et pour le faciès *fortement lité* excepté pour la teneur en eau qui a un r_s de -0,21 (tableau III.5 et figure III.28). Le faciès des *graviers envasés*, quant à lui, présente toutes ses corrélations avec la profondeur significatives (tableau III.5). Seule la corrélation du COT avec la profondeur a un coefficient relativement élevé ($r_s = 0,61$, figure III.28) montre un enrichissement en COT avec la profondeur.



FIGURE III.28 – Matrice des corrélations de Spearman de la teneur en eau, de la teneur en matière organique et du COT avec la profondeur et la latitude de tous les échantillons. En partie inférieure sont représentés les graphiques de chaque paramètre avec la droite de régression linéaire et l'intervalle de confiance à 5 % en gris. Le faciès des Graviers Envasés (GE) est représenté en bleu, le faciès en Mélange sur Base Litée (MBL) est représenté en vert et le faciès Fortement Lité (FL) est représenté en rose. En partie supérieure sont présentés les coefficients des corrélations de Spearman suivant les mêmes couleurs pour les faciès et en noir le coefficient de corrélation tous faciès confondus. Les densités des paramètres sont présentés par des histogrammes dans la diagonale.

Tableau III.5 – Résultats des tests des corrélations entre la profondeur et la teneur en soufre et le rapport Br_{org}/COT pour tous les échantillons et selon chaque faciès.

	Teneur en eau		Matière organique		COT	
Graviers envasés	<i>p-value</i>	< 0,05	<i>p-value</i>	< 0,05	<i>p-value</i>	< 0,001
En mélange sur sur base litée	<i>p-value</i>	= 0,0515	<i>p-value</i>	= 0,2160	<i>p-value</i>	= 0,4847
Fortement lité	<i>p-value</i>	< 0,05	<i>p-value</i>	= 0,5781	<i>p-value</i>	= 0,2190
Total	<i>p-value</i>	= 0,0648	<i>p-value</i>	< 0,001	<i>p-value</i>	< 0,001

III.2.1.4 Caractérisation abiotique

L'Analyse en Composante Principale (ACP) réalisée sur les données abiotiques (granulométrie, teneur en soufre, rapport Br_{org}/COT , teneur en eau, teneur en matière organique et COT) met bien en évidence les trois faciès déjà identifiés (figure III.29). Ainsi les échantillons des *graviers envasés* sont principalement expliqués par les grosses fractions granulométriques (classes 5 et 6). Les échantillons des faciès *en mélange sur base litée* et *fortement lité* se distribuent sur l'axe 2 corrélé avec la classe granulométrique 4 ($r_s = -0,79$). Excepté les variables de profondeur, les classes 1 et 4, le pourcentage de soufre et le rapport Br_{org}/COT qui sont faiblement corrélées sur l'axe 1, cet axe se caractérise très bien par les autres variables.

Ainsi l'ACP sur la totalité des prélèvements présente une distinction globale entre les faciès lités et le faciès des *graviers envasés*. Les deux faciès lités, *en mélange sur base litée* et *fortement lité* se distinguent également entre eux. Afin d'affiner l'analyse des paramètres abiotiques, des ACP sont réalisées indépendamment pour chaque faciès selon les moyennes des paramètres en fonction de la profondeur.

Le résultat de l'ACP, réalisée sur les moyennes des paramètres abiotiques par profondeur des tranches du faciès des *graviers envasés*, montre une compartimentation de la profondeur en trois groupes [figures III.30 (a) et (b)] avec un premier groupe des tranches de surface, comprises entre 0,5 cm et 9,5 cm de profondeur, un deuxième groupe des tranches pouvant être caractérisées relativement de subsurface pour des profondeurs allant de 10 à 12,5 cm de profondeur et les tranches de fond pour les profondeurs de 14,5 à 18,5 cm. La tranche de la profondeur 13,5 cm se retrouve associée au groupe des tranches de surface. Seule la carotte H2O 176 a une profondeur supérieure à 9,5 cm (figure C).

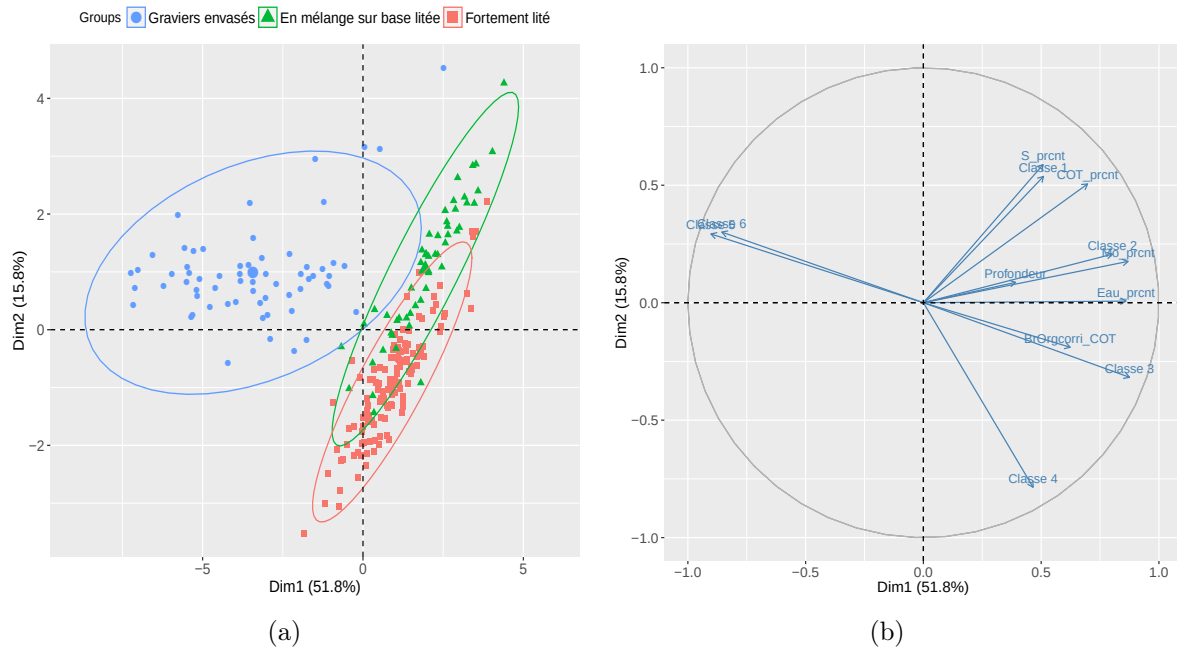


FIGURE III.29 – Résultats de l'ACP projetée sur les axes 1 et 2. La projection des échantillons est présentée en (a) avec les échantillons des *graviers envasés* en bleu, *en mélange sur base litée* en vert et *fortement lité* en rose ainsi que les ellipses de confiance à 95% pour chaque faciès. En (b) sont représentées les variables des facteurs.

Ainsi, le regroupement des tranches en-dessous de 9,5 cm est strictement inféodé aux caractéristiques des tranches de cette carotte, ce qui force le regroupement des tranches de surface. Afin de voir la dispersion des tranches de surface, une nouvelle ACP a été réalisée sans les tranches de la carotte H2O 176 au-delà de 9,5 cm [figures III.30 (c) et (d)]. Les résultats de cet ACP des tranches de surface montrent un regroupement des tranches allant d'une profondeur de 0,5 cm à 7,5 cm, exceptée pour les tranches à 6,5 cm de profondeur qui sont isolées et bien caractérisées par la classe granulométrique 6 [450 μm ; 2000 μm]. Les tranches de surface (entre 0,5 cm et 2,5 cm de profondeur) se définissent pour une forte teneur en eau et un rapport $\text{Br}_{\text{org}}/\text{COT}$ important alors que les profondeurs entre 3,5 cm et 5,5 cm et la profondeur 7,5 cm se caractérisent par leur granulométrie plus fine (classe 1 à 4 [0,04 μm ; 150 μm]). Le groupe des tranches profondes, entre 8,5 cm et 9,5 cm de profondeur, se caractérise par une teneur en matière organique plus importante (matière organique totale et COT) ainsi que par la classe granulométrique 5 [150 μm ; 450 μm].

Concernant le faciès *en mélange sur base litée* [figures III.31 (a) et (b)], les tranches de surface, entre 0,5 cm et 4,5 cm de profondeur se détachent de l'ensemble des autres

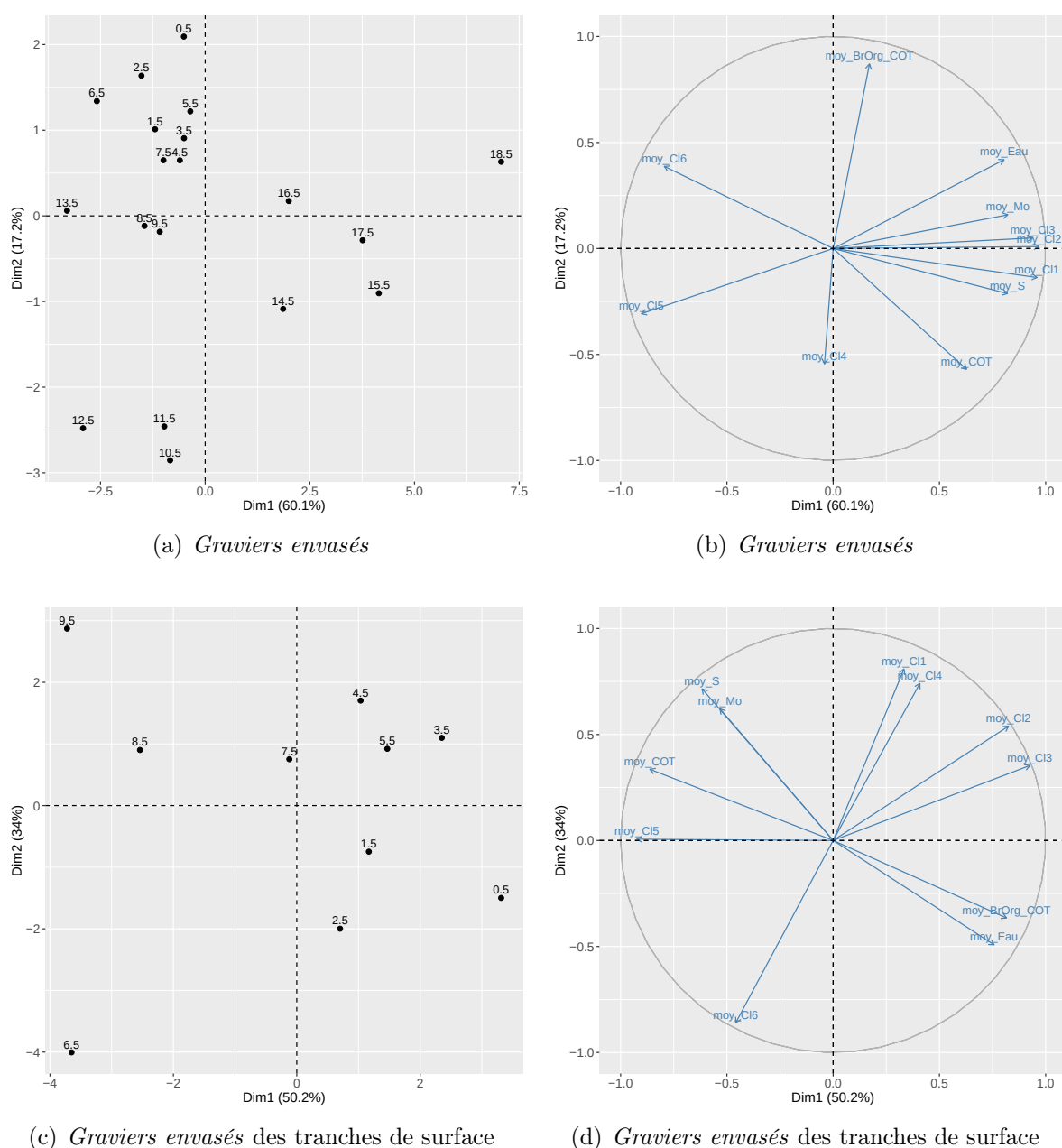


FIGURE III.30 – Résultats de l'ACP des échantillons du faciès *graviers envasés* projetée sur les axes 1 et 2. La projection des échantillons est présentée sur la gauche et la variables sont présentées sur la droite. (a) et (b) sont les résultats de l'ACP réalisée sur tous les moyennes des tranches et en (c) et (d), les résultats de l'ACP sans les tranches au-delà de 9,5 cm de la carotte H2O 176.

profondeurs au niveau de l'axe 1, caractérisées par les fractions granulométriques grossières (classe 5 et 6). Les tranches de 0,5 cm à 1,5 cm de profondeur se caractérisent également par leur faible teneur en soufre, en matière organique, paramètres corrélés à l'axe 2. La tranche de la profondeur à 25,5 cm est isolée du reste des tranches notamment du fait de

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

ses fortes valeurs en teneur en soufre, teneur en eau, matière organique et COT (figures III.22, III.25, III.26 et III.27). Les autres profondeurs sont regroupées et sont caractérisées par les classes granulométriques plus fines (classes 1 à 3).

Les profondeurs du faciès *fortement lité* [figures III.31 (c) et (d)] ne se distinguent pas clairement entre les tranches des profondeurs de surface et les tranches du fond. On retrouve tout de même une répartition des tranches suivant l'axe 1 avec des tranches caractérisées en partie positive de l'axe par une granulométrie fine (classe 2) et les paramètres géochimiques élevés (teneur en eau, matière organique, COT). Les tranches en partie négative de l'axe 1 sont quant à elles caractérisées par une granulométrie plus grossière (classe 4). La classe 6 n'est pas présente dans l'analyse puisqu'aucun prélèvement de ce faciès n'a de granulométrie appartenant à cette classe (voir section III.2.1.1). Cette séparation suivant l'axe 1 et suivant la granulométrie, sans lier la profondeur reste logique avec la présence de litage dans ce faciès avec l'alternance de couches granulométriques fines et des couches granulométriques plus grossières.

L'analyse des différents paramètres abiotiques montre la différenciation des trois faciès principalement par leur granulométrie (figures III.29). Néanmoins, ces trois faciès diffèrent également par d'autres paramètres. Le faciès *en mélange sur base lité* se dénote par son environnement anoxique (figure III.22) par rapport aux deux autres faciès. Le faciès *graviers envasés* se distingue des deux autres faciès par son rapport Br_{org} (figure III.24), sa teneur en eau (figure III.25) et en matière organique (figure III.26) montrant un faciès moins riche en matière organique avec cette dernière d'origine plus terrigène que pour les deux autres faciès. Les teneurs en COT sont toutes différentes pour les trois faciès avec le faciès *graviers envasés* moins riche que les deux autres (figure III.27).

En regardant les profils des paramètres en fonction de la profondeur pour chacun des faciès, il ne ressort aucune forte corrélation avec la profondeur même si la corrélation de la teneur en soufre avec la profondeur est significative avec un r_s de 0,55, en raison des tranches de la carotte H2O 176 au-delà de 10 cm. Du point de vue granulométrique, la corrélation la plus forte concerne la classe granulométrique 3 (figure III.20 (b)) du faciès *en mélange sur base litée* avec un r_s de 0,64.

Aucune tendance avec la profondeur n'a été mise en évidence, dénotant d'une certaine stabilité de l'environnement abiotique des trois faciès.

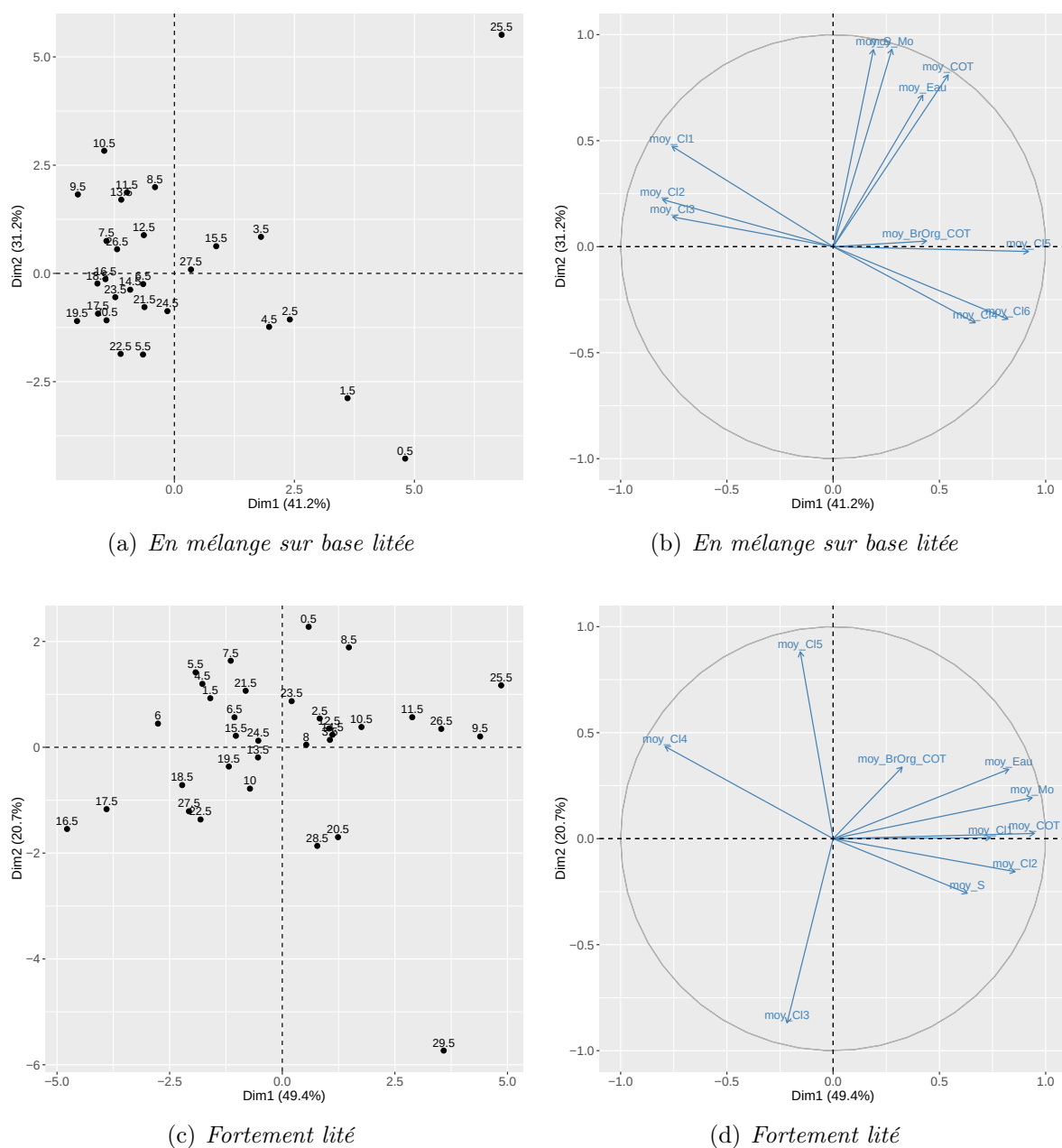


FIGURE III.31 – Résultats des ACP du faciès *En mélange sur base litée* projetée sur les axes 1 et 2 en (a) et (b), et en (c) et (d) pour le faciès *Fortement litée*. La projection des échantillons est présentée sur la gauche et la variables sont présentées sur la droite.

III.2.2 Distribution verticale de la macrofaune

L'analyse verticale des carottes de macrofaune a pour objectif de caractériser la distribution verticale des organismes benthiques. Cette caractérisation s'effectue en deux étapes : (1) l'observation et la quantification des volumes de vie au sein de la colonne sédimentaire et (2) le découpage des carottes permet ensuite de caractériser la distribu-

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

tion de la macrofaune en termes d'abondance et de diversité spécifique. L'efficacité de prélèvements selon les différents faciès (tableau III.1) a eu pour conséquence des profondeurs de prélèvements différentes. Ainsi, les carottes du faciès des *graviers envasés* ont une profondeur sédimentaire moyenne de 12,57 cm ($\pm 3,95$) alors que les carottes des faciès lités ont une hauteur sédimentaire moyenne de 21,88 cm ($\pm 4,94$) et 23,5 cm ($\pm 2,12$) respectivement pour les faciès *en mélange sur base lité* et *fortement lité* (tableau III.6).

Tableau III.6 – Moyennes des hauteurs des carottes de macrofaune et des paramètres géochimiques avec les écart-types pour chaque faciès.

Faciès	Nombre de carotte	Moyenne carotte macrofaune (cm)	Moyenne carotte géochimie (cm)
Graviers envasés	7	12,57 $\pm$ 3,95	9 $\pm$ 4,76
En mélange sur base litée	2	21,88 $\pm$ 4,94	23 $\pm$ 6,90
Fortement lité	8	23,5 $\pm$ 2,12	25,5 $\pm$ 3,53
Total	17	18,24 $\pm$ 6,40	17,53 $\pm$ 9,21

III.2.2.1 Analyse CAT-Scan

Les analyses au CAT-Scan ont été réalisées par le scanner General Electric healthcare Discovery VCT 64 PET/CT du laboratoire de Cyceron, sur le site du Ganil du campus 2 de l'Université Caen Normandie. Afin de conserver au mieux la structure sédimentaire des carottes, elles sont scannées en position verticale avec une source irradiante de 140 KeV et 650 mA pour une résolution de 1,37 px/mm et une taille de voxel de $0,73 \times 0,73 \times 0,625 \text{ mm}^3$ (figure III.32). Les images sont restituées par une matrice de 512×512 pixels en nuance de gris après reconstruction par les algorithmes du scanner. Les matières denses sont représentées en blanc et les matières moins denses en noir (voir section II.3.2.2.iii)). Les images sont ensuite traitées à l'aide du logiciel Fiji [<http://imagej.net/Fiji> ; Schindelin et al. (2012)] qui est une distribution du logiciel ImageJ [figure III.33 (a)]. A partir de ce logiciel, les CAT-scans des carottes sont redécoupés pour être disposés en vue transversale [figure III.33 (b)] et pour ainsi être traités selon la profondeur. On obtient une pile d'image sur toute la hauteur de la carotte [figure III.33 (c)]. A l'aide du plugin 3D Objects Counter (OC) [http://imagej.net/3D_Objects_Counter ; Bolte and Cordelières (2006)] et à partir des images sur lesquelles les couleurs ont été inversées pour le traitement par

3D OC qui s'effectue sur les voxels blanc, les voxels attribués à des volumes de vie sont seuillés par l'utilisateur [figure III.33 (d)]. Le plugin permet de sélectionner un seuil de contraste et également de filtrer la taille minimale et maximale des objets. Ainsi tous les objets n'étant pas constitués d'au moins deux voxels n'ont pas été sélectionnés, ce qui représente un cube de 9 voxels de côté pour un total de 27 voxels. Le plugin applique ce seuil à toutes les images de la pile et identifie chaque objet [figure III.33 (e)]. C'est-à-dire que tous les voxels en contact les uns avec les autres, que cela soit au niveau d'une image mais également avec les images qui suivent, vont former un seul et même objet. Le plugin sort ainsi une liste de objets identifiés [figure III.33 (f)]. Le nombre de voxels de volume de vie par tranche est ensuite calculé par l'option Voxel Counter de Fiji. Par la division du nombre de voxels de volume de vie par tranche par le nombre de voxels total de la tranche, on obtient le pourcentage de volume de vie de la tranche.

A partir des résultats issus des analyses, il est donc possible d'avoir une représentation en trois dimensions de l'ensemble des voxels attribués à des volumes vides pour une carotte entière. La figure III.34 présente la représentation en trois dimensions des volumes vides



FIGURE III.32 – Scan d'une carotte de macrofaune au scanner du laboratoire Cyceron de l'Université Caen Normandie.

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

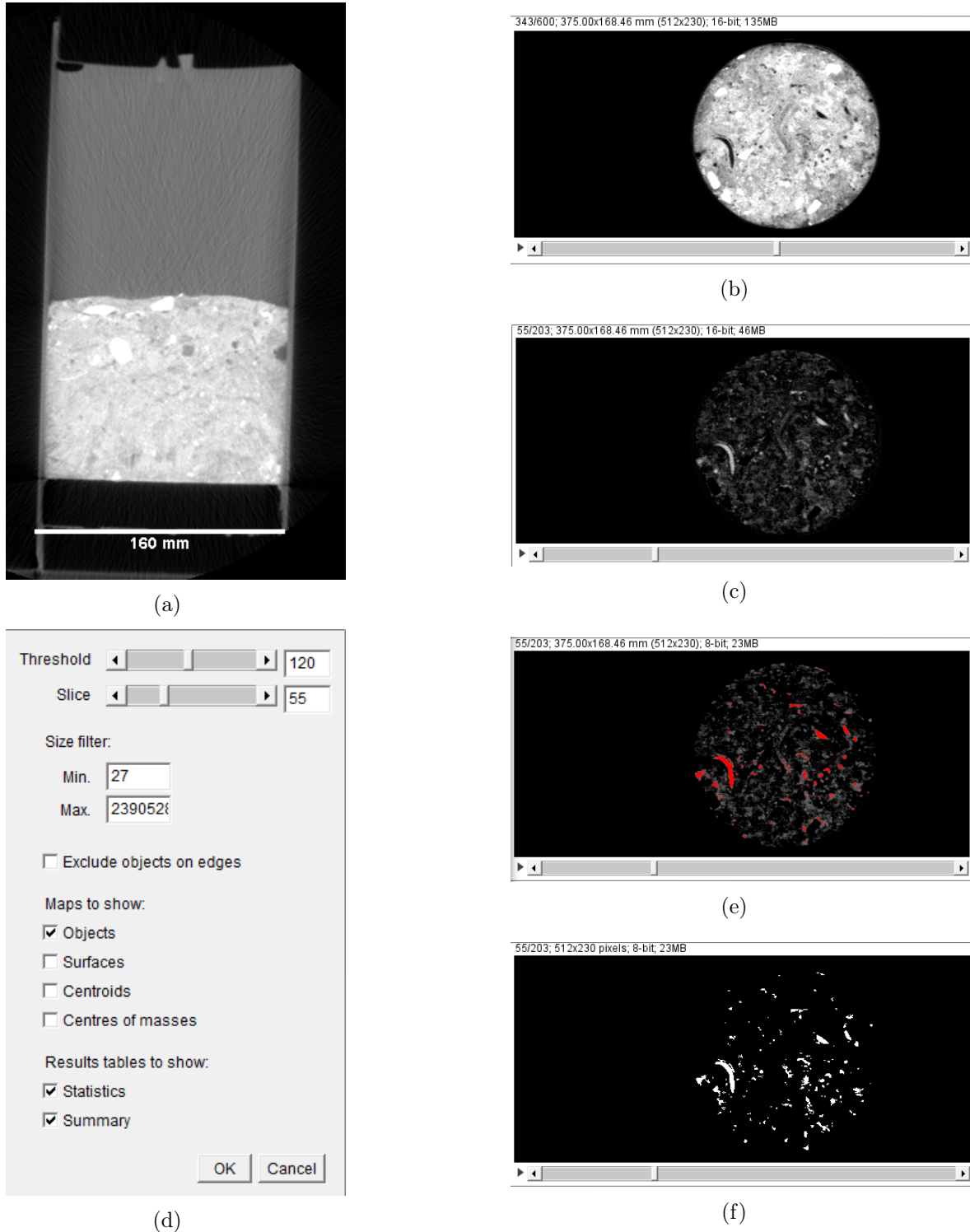


FIGURE III.33 – Étapes de traitement des CAT-scans pour chaque carotte. Ici sont présentées les images de la carotte H2O 163 du faciès *graviers envasés*. En (a), le résultat sorti par le scanner, (b) vue transversale pour le calcul selon la profondeur, (c) inversion des couleurs pour le traitement par 3D OC, (d) réglages du seuil précisé visible sur l'image (e) pour obtenir les voxels des volumes de vie (f) qui sont dénombrés par Voxel Counter.

d'une carotte pour chacun des faciès. Ainsi, visuellement, la quantité des volumes vides pour les faciès *graviers envasés* et *en mélange sur base litée* semblent plus importante par rapport au faciès *fortement lité*. Les représentations 3D de chacune des carottes sont présentées en annexe I.

Les moyennes des volumes vides en fonction de la profondeur (figure III.35) montrent des maximums entre 2 et 4 cm de profondeur pour les faciès *graviers envasés* et *en mélange sur base litée* (figure III.35). Ainsi le maximum de volumes vides pour les *graviers envasés*

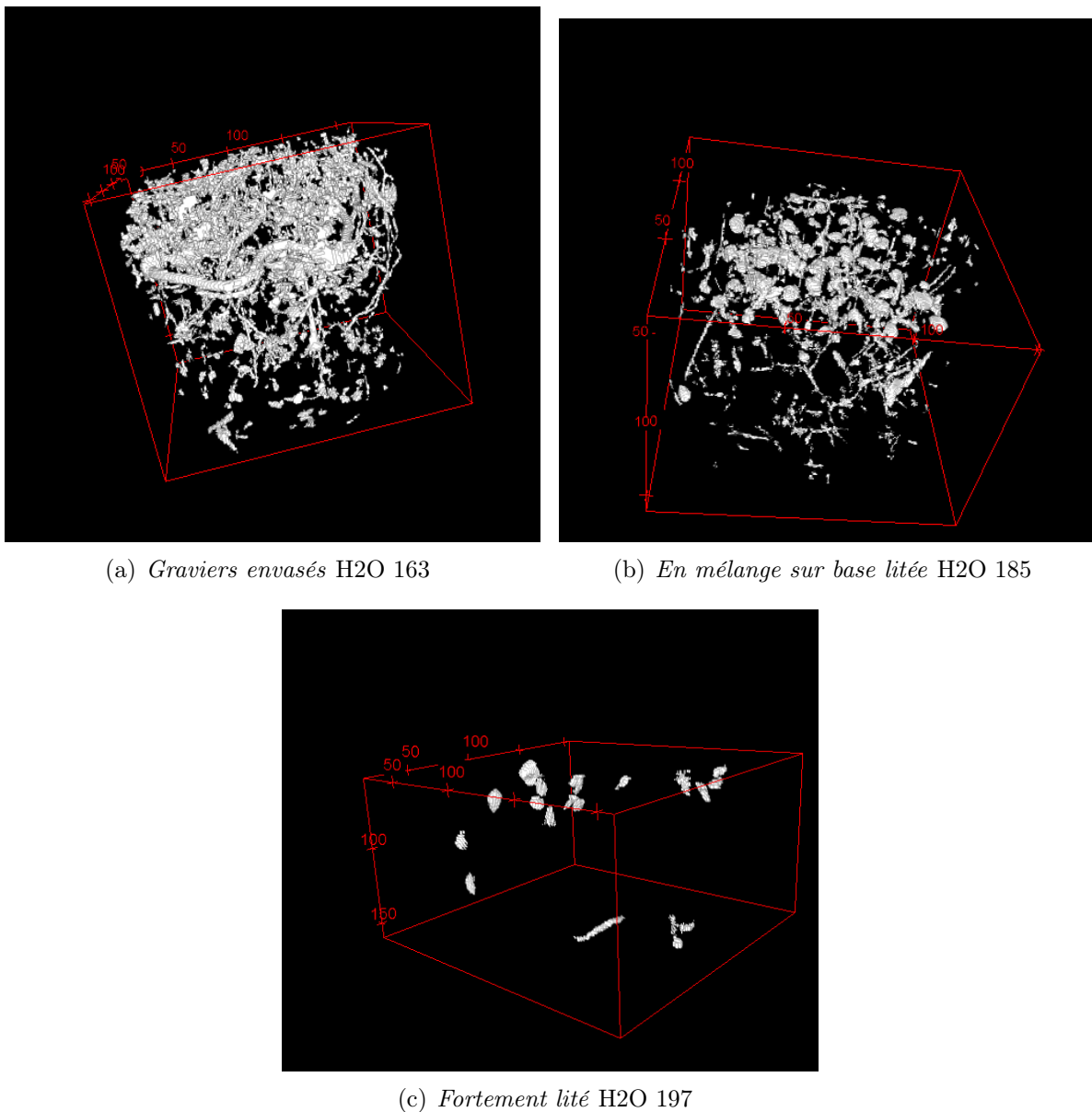


FIGURE III.34 – Représentation en trois dimensions des volumes vides par une carotte de chacun des faciès.

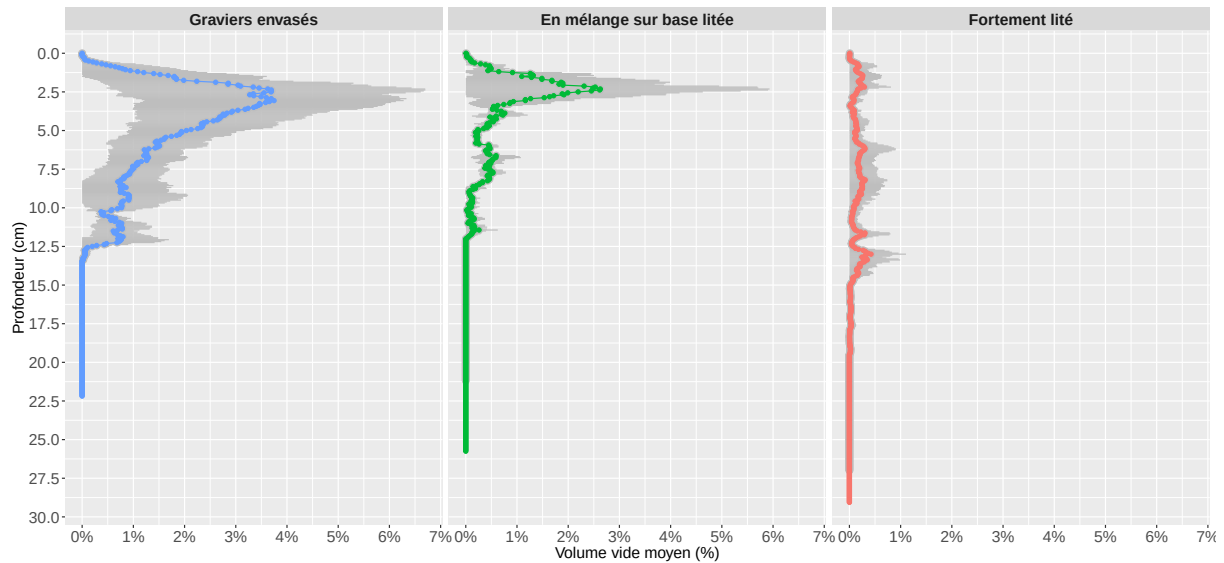


FIGURE III.35 – Volumes de vie moyens en fonction de la profondeur pour chacun des faciès. En gris sont représentés les écart-types.

est de 7,75 % de volumes vides entre 2 et 3 cm de profondeur pour la carotte H2O 169. Pour le faciès *en mélange sur base litée*, on retrouve un maximum également entre 2 et 3 cm avec 3,60 % de volume vide pour la carotte H2O 185 et entre 3 et 4 cm avec 4,48 % de volume vide pour la carotte H2O 200. Le faciès *fortement lité* présente des valeurs de volume vide très faibles comparées aux deux autres faciès avec un maximum à 0,92 % de volume vide entre 7 et 9 cm de profondeur pour la carotte H2O 181.

Ainsi, le faciès *fortement lité* est significativement différent des faciès *graviers envasés* et *en mélange sur base litée* (test de Kruskal-Wallis, respectivement $p\text{-value} < 0,001$ et $p\text{-value} < 0,005$) ainsi que les faciès *graviers envasés* et *en mélange sur base litée* entre eux (test de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} < 0,001$).

Bien que la variabilité des volumes vides soit importante en fonction de la profondeur pour les faciès des *graviers envasés* et *en mélange sur base litée*, le faciès des *graviers envasés* présente des différences significatives de volumes vides en fonction de la profondeur (test de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} < 0,005$) alors que le faciès *en mélange sur base litée* n'a pas des volumes vides significativement différents selon la profondeur (test de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} = 0,059$). Par contre, le faciès *fortement lité*, présentant de faibles volumes vides et ce sur toute la profondeur, montre une différence significative du pourcentage de volumes vides en fonction de la profondeur (test de Kruskal-Wallis, $p\text{-value} < 0,05$).

Les trois faciès montrent ainsi une occupation des volumes vides différente avec un maximum entre 2 et 4 cm de profondeur pour les faciès *graviers envasés* et *en mélange sur base litée* avec une moyenne de 3 à 4 %. Le faciès *fortement lité* se distingue par les faibles volumes vides tout au long de la profondeur ne dépassant pas 1 % en moyenne.

III.2.2.2 Découpage vertical

Au travers des dix sept carottes sélectionnées pour les analyses, cent soixante quatre tranches ont été découpées avec une profondeur de tranche maximale de 16-21 cm pour le faciès des *graviers envasés*, 21-26 cm pour le faciès *en mélange sur base litée* et 26-31 cm pour le faciès *fortement lité*. Pour les individus présents dans plusieurs tranches, leur position est attribuée à la tranche contenant la tête de l'individu (Hines and Comtois, 1985). Pour les organismes n'ayant pas de tête à proprement parlé comme les bivalves, leur position est attribuée à la tranche contenant la plus grosse partie du corps de l'individu.

III.2.2.2.i) Analyse des abondances

L'abondance correspond au nombre d'individus identifiés dans chaque tranche. Dans le cas des polychètes, seuls les individus contenant une tête ont été dénombrés. Sur l'ensemble des tranches de tous les faciès, un total de 2 709 individus ont été identifiés. Le faciès des *graviers envasés* représente 65,63 % (1 778 individus) de l'abondance totale, le faciès *en mélange sur base litée*, 12,40 % (336 individus) et le faciès *fortement lité*, 21,97 % (595 individus). Aucun individu n'est présent au-delà de 16 cm de profondeur. On retrouve 92,51 % des individus dans les sept premiers centimètres de profondeur et 98,38 % dans les neuf premiers centimètres. Dans ces sept premiers centimètres, deux maxima d'abondance se distinguent, le premier de la surface à deux centimètres de profondeur avec près de 60 % des individus et le deuxième maximum entre 5 et 7 cm de profondeur avec près de 15 % des individus (figure III.36). Ces abondances ont ensuite été moyennées par tranche pour chaque faciès, les carottes étant considérées comme un réplikat du faciès dans lequel il a été prélevé. Le profil particulier à 2 maxima se retrouvent pour les trois faciès (figure III.37). On constate cependant que, même si les moyennes suivent le même profil pour les trois faciès, avec un maximum en surface et entre 5 et 7 cm, il y a une énorme variabilité au sein des carottes de chaque faciès (tableau III.7). On se rend également compte que

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

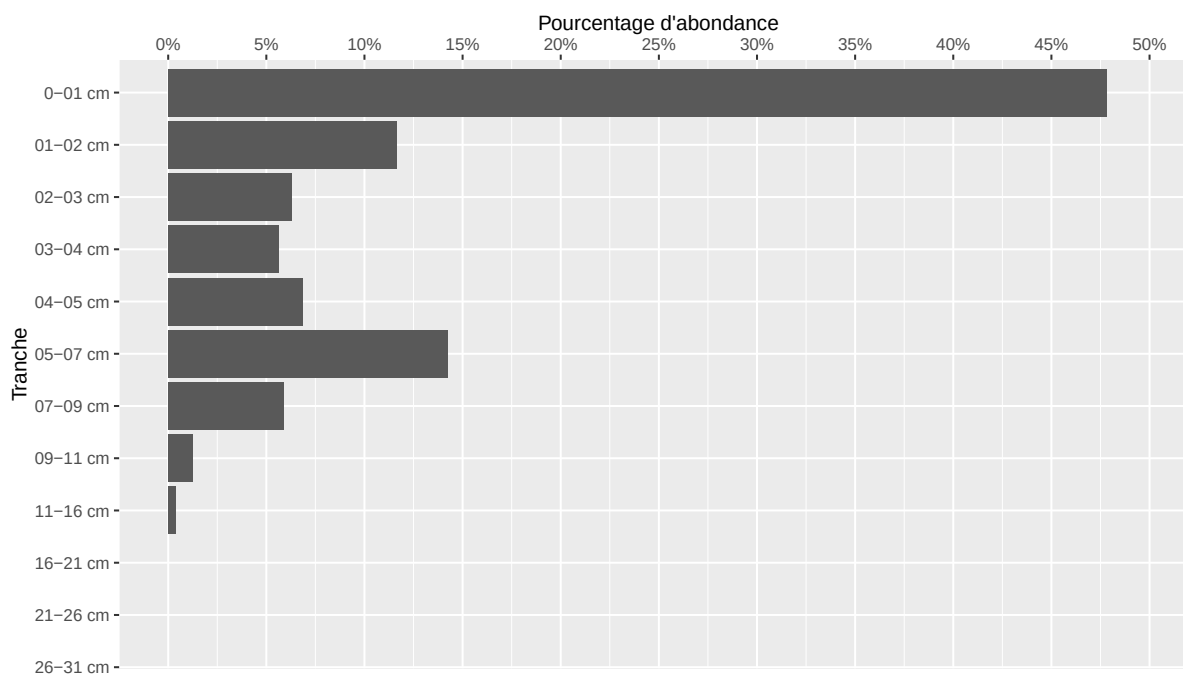


FIGURE III.36 – Proportion relative des individus selon la macrofaune pour tous les faciès confondus.

les individus présents en-dessous de 10 cm de profondeur sont dus aux prélèvements du faciès *en mélange sur base litée* et qu'aucun individu n'est présent au-delà des 10 cm de profondeur pour les deux autres faciès.

L'analyse des corrélations entre le pourcentage de volume vide et l'abondance de la macrofaune en fonction de la profondeur ne montrent aucune relation. En effet, il n'y a pas de corrélations significatives entre le pourcentage de volume vide et l'abondance de la

Tableau III.7 – Moyennes ($\pm$ écart-types) du nombre d'individus par profondeur pour chacun des faciès.

Profondeur (cm)	Graviers envasés	En mélange sur base litée	Fortement lité
0-1 cm	6,98 $\pm$ 14,57	4,25 $\pm$ 6,91	7,56 $\pm$ 15,22
1-2 cm	2,89 $\pm$ 3,81	2,00 $\pm$ 1,77	3,00 $\pm$ 3,17
2-3 cm	2,11 $\pm$ 1,88	2,25 $\pm$ 1,49	2,05 $\pm$ 1,57
3-4 cm	2,51 $\pm$ 3,29	2,67 $\pm$ 1,86	1,79 $\pm$ 1,23
4-5 cm	3,72 $\pm$ 7,71	3,29 $\pm$ 2,50	1,47 $\pm$ 1,12
5-7 cm	9,50 $\pm$ 20,22	7,70 $\pm$ 10,03	3,86 $\pm$ 7,15
7-9 cm	4,55 $\pm$ 5,94	6,38 $\pm$ 10,04	5,27 $\pm$ 6,97
9-11 cm	5,50 $\pm$ 5,07	9,00	0,50 $\pm$ 0,55
11-16 cm	0	3,33 $\pm$ 4,04	0

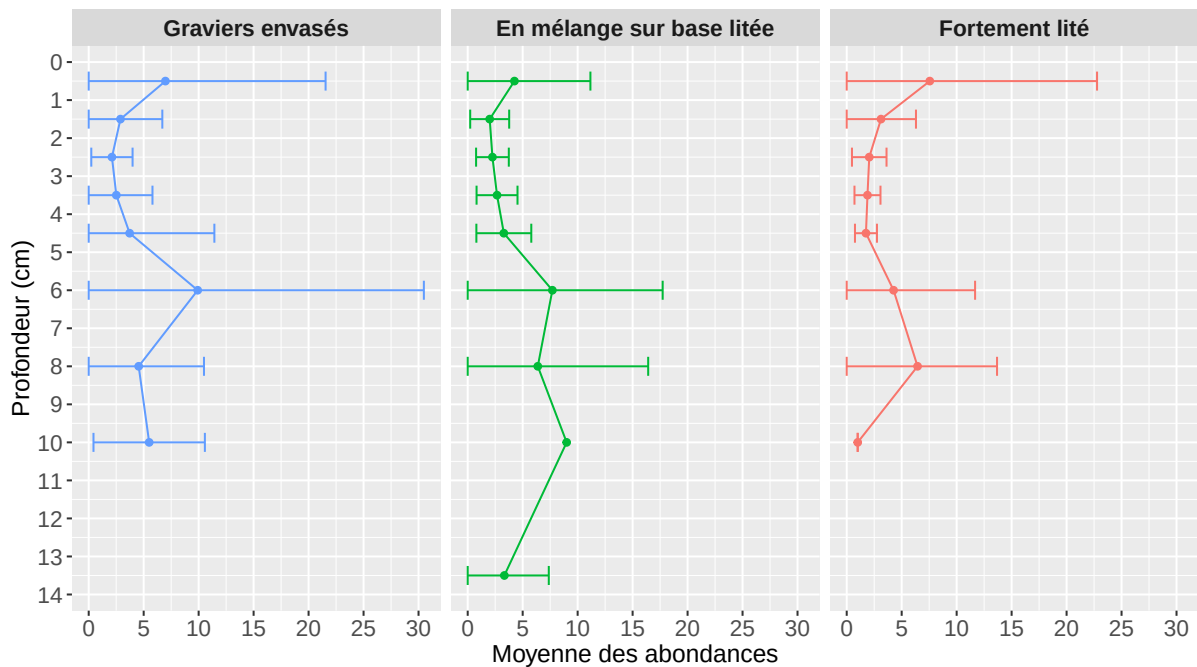


FIGURE III.37 – Moyennes et écart-types des abondances selon la profondeur pour chacun des faciès.

macrofaune pour les faciès des *graviers envasés* (test de corrélation de Spearman, $p\text{-value} = 0,1358$) et *en mélange sur base litée* (test de corrélation de Spearman, $p\text{-value} = 0,8752$). La corrélation, bien que significative pour le faciès *fortement lité* (test de corrélation de Spearman, $p\text{-value} < 0,005$), est très faible ($r_s = 0,35$) et ne permet pas d'établir de relations entre ces paramètres. Même avec une transformation des données par $\log(x + 1)$ pour les abondances et une transformation arc-sinus des pourcentages des volumes vides (Mermillod-Blondin et al., 2003), il n'y a pas de corrélations significatives pour les deux premiers faciès, ni de fortes relations pour le faciès *fortement lité* (test de corrélation de Spearman, $p\text{-value} < 0,005$, $r_s = 0,34$).

III.2.2.2.ii) Analyses faunistiques

Les analyses faunistiques s'effectue à l'aide des paramètres faunistiques usuels qui sont la richesse spécifique (S), l'indice de diversité de Shannon (H') et l'indice de l'équitabilité de Pielou (J').

La richesse spécifique correspond au nombre d'espèces recensées à une échelle d'espace déterminé (Frontier et al., 2008). L'indice de Shannon (H') est un indice permettant

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

d'évaluer la diversité d'une communauté en prenant en compte le nombre d'individus par espèce et pas simplement le nombre d'espèces. Il se définit par la formule :

$$H' = - \sum \frac{N_i}{N} \cdot \log_2 \frac{N_i}{N}$$

où N_i représente le nombre d'individus de l'espèce i , i allant de 1 à S , et N représente le nombre total d'individus.

L'indice d'équitabilité de Pielou (J') (Pielou, 1975), est un rapport entre l'indice de Shannon (H') et la diversité maximale exprimé par le $\log_2$ de S . Cet indice varie entre 0 et 1. Les valeurs proches de 0 indiquent la dominance d'une espèce alors que les valeurs proches de 1 indiquent une équirépartition des individus dans les espèces. Cet indice se calcule par la formule :

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

Parmi tous les échantillons, 72 taxa ont été identifiés. Tous n'ont pu être identifiés à l'espèce pour diverses raisons comme par exemple l'état de l'individu ne permettant pas une identification sûre. Ainsi, les 72 taxa sont composés de 64 identifications à l'espèce, 5 identifications au genre, 1 identification à la famille (Spionidae), 1 au rang de l'ordre (Actiniaria) et 1 au rang du phylum (Nematoda). Sachant que les identifications à la famille Spionidae et l'ordre Actiniaria sont représentés respectivement par 1 seul individu (0,04 % de l'abondance totale), ils ne sont pas pris en compte dans les analyses. Certains individus sont identifiés uniquement au genre. C'est le cas de *Nephtys* spp. représentant 0,18 % de l'abondance totale (5 individus) qui sont supprimés pour les analyses alors que les individus des *Nephtys* qui ont pu être identifiés à l'espèce ont été conservés. Les *Chaetozone* ont également été identifiés au genre et sont considérés comme une entité taxonomique pour les analyses tout comme *Ensis* représenté par 1 individu et *Harmothoe* par 2 individus. Le phylum des Nematoda est également considéré comme une entité taxonomique pour les analyses. Les noms des espèces ont été actualisés par la base de données WoRMS (WoRMS Editorial Board, 2016) à la date du 24 août 2016.

Donc sur les 72 taxa, la richesse spécifique est de 69 taxa pour la totalité des prélèvements. Le faciès des *graviers envasés* est le plus diversifié avec 59 taxa et un indice de Shannon de 4,25 (tableau III.8). Les faciès *en mélange sur base litée* et *fortement litée* sont

proches en termes de diversité avec respectivement 25 et 20 taxa et un indice de Shannon de 3,23 et 3,07. L'équitabilité est semblable pour les 3 faciès (de 0,69 à 0,72) et montre que les faciès ne sont pas dominés par une seule espèce.

Pour compléter l'analyse de la diversité, des diagrammes rang-fréquence ont été utilisés. Le principe de ces diagrammes consistent à représenter les abondances relatives des espèces en fonction du rang occupé par chaque espèce. Les espèces sont ensuite triées dans l'ordre décroissant. Les courbes ont ainsi une allure hyperbolique rendant la comparaison d'un échantillon à l'autre difficile (Frontier et al., 2008). Dans le but de faciliter la lecture, les diagrammes sont représentés sur une double échelle logarithmique en base 10 discriminant les courbes entre elles. La forme des courbes apporte une information écologique de la communauté selon leur concavité. Des courbes concaves vers le bas montrant la dominance d'un petit nombre d'espèces et un grand nombre d'espèces rares (H' et J' petit) correspondant au stade initiale d'enrichissement du milieu. Les courbes concaves vers le haut pour une communauté avec beaucoup d'espèces de moyenne abondance (H' et J' élevés) indiquent une communauté mature et un écosystème en équilibre (Frontier, 1969). Il y a évidemment des courbes intermédiaires, rectilignes sur une partie ou d'autres en pallier indiquant un biais d'échantillonnage (Frontier et al., 2008).

Les diagrammes rang-fréquences effectués pour les trois faciès et la totalité des échantillons (figure III.38) montrent des courbes concaves vers le haut indiquant des communautés équilibrées avec un nombre d'espèce d'abondance moyenne sans dominance d'un petit groupe d'espèces. Toutefois, le faciès des *graviers envasés* se distingue des deux autres faciès au niveau de la fin de la courbe. En effet, les deux faciès lités montrent une augmentation des espèces rares par l'inflexion en fin de courbe et donc, d'après l'inter-

Tableau III.8 – Richesse spécifique (S), indices de Shannon (H') et équitabilité de Pielou (J') pour chacun des faciès et l'ensemble de prélèvements.

Faciès	S	H'	J'
Graviers envasés	59	4,25	0,72
En mélange sur base litée	25	3,23	0,69
Fortement lité	20	3,07	0,71
Total	69	4,55	0,74

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

prétation de Frontier (1969) indiquerait des communautés et un écosystème moins stable que le faciès des *graviers envasés*.

Le pourcentage d'abondance relative de chaque espèce par faciès est présenté dans le tableau J.1 en annexe J. Ainsi, parmi toutes les espèces, on retrouve 42 espèces présentes dans un seul faciès (34 pour les *graviers envasés*, 2 pour *en mélange sur base litée* et 6 pour *fortement lité*). Huit espèces sont présentes dans les trois faciès et 19 sont présentes dans deux faciès : 13 dans les *graviers envasés* et *en mélange sur base litée*, 4 dans les *graviers envasés* et *fortement lité* et 2 dans *en mélange sur base litée* et *fortement lité*. Parmi l'ensemble des espèces, 11 ont une abondance relative par faciès supérieur à 5 % (tableau J.1 en annexe J). Le faciès *graviers envasés* est dominé par les *Chaetozone* (21,45 %), les *Ampharete baltica* (14,47 %) et les *Phoronis psammophila* (10,98 %), ces derniers étant présents uniquement dans ce faciès. Le faciès *en mélange sur base litée* est quant à lui dominé par le bivalve *Kurtiella bidentata* représentant 33,73 % de l'abondance totale de ce faciès, un autre bivalve *Abra alba* (17,61 %), les *Chaetozone* (9,25 %) et les *Owenia fusiformis* (7,16 %). Enfin, pour le faciès *fortement lité*, on retrouve les mêmes espèces dominantes que le faciès *en mélange sur base litée* avec les *Abra alba* (28,93 %),

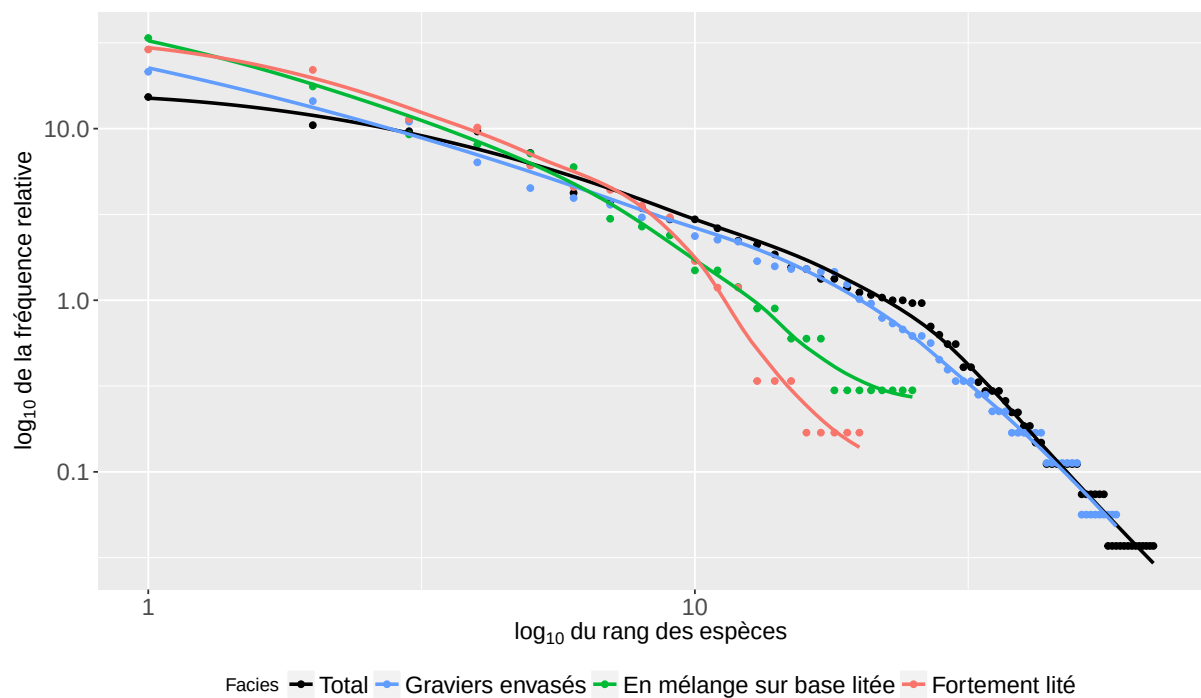


FIGURE III.38 – Diagrammes rang-fréquences réalisés pour chacun des faciès et la totalité des échantillons.

les *Kurtiella bidentata* (22 %), les *Owenia fusiformis* (11,34 %) puis les *Parvicardium scabrum* avec 10,15 % de l'abondance totale du faciès, et uniquement présent de ce faciès.

Les profils des indices de diversité calculé sur les abondances moyennes par profondeur pour chacun des faciès (figure III.39) montrent une décroissance globale des trois paramètres en fonction de la profondeur. On remarque cependant des valeurs plus importantes de l'équitabilité entre 1,5 et 2,5 cm de profondeur, et ceci pour les trois faciès. Ce profil se retrouve pour l'indice de diversité mais seulement pour le faciès *graviers envasés*, alors que pour le faciès *en mélange sur base lité* il décroît constamment et pour le faciès *fortement lité*, il reste constant et décroît à partir de 6 cm de profondeur. Ces profils montrent donc un maximum de diversité avec une bonne représentation de chaque espèce entre 1,5 et 2,5 cm de profondeur pour le faciès des *graviers envasés*. Le faciès *en mélange sur base litée* montre une diversité plus importante en surface, qui décroît avec la profondeur mais avec une bonne représentativité des espèces présentes ($0,73 < J' < 0,91$) jusqu'à 6 cm de profondeur, et la dominance de quelques espèces en profondeur. Le faciès *fortement lité* présente une diversité constante jusqu'à 6 cm de profondeur mais son équitabilité augmente jusqu'à cette profondeur, indiquant une surface sédimentaire dominée par un nombre d'espèces plus petit qu'en profondeur avec une diversité certes légèrement plus faible mais une meilleure représentativité de chaque espèce en terme d'abondance.

Les 69 taxa identifiés sont représentés par 8 phylums (tableau III.9). Les annélides, uniquement représentées par la classe des polychètes, et les mollusques sont les phylums majoritaires, respectivement 49,91 % et 31,97 % de l'abondance totale, mais également pour les trois faciès avec cependant une dominance des mollusques pour le faciès *en mélange sur base litée* (58,63 %) et le faciès *fortement lité* (71,60 %). Deux autres phylums restent néanmoins représentatifs pour les *graviers envasés*, les arthropodes et les phoronides, ces derniers représentés uniquement par l'espèce *Phoronis psammophila*. Les mollusques sont représentés par deux classes, les gastéropodes, par une espèce *Crepidula fornicata* en 4 individus dans un seul échantillon, et les bivalves. Par conséquent, le phylum des mollusques sera par la suite sous-entendu sous le nom des bivalves.

Selon la répartition en fonction de la profondeur, les polychètes et bivalves sont les phylums dominants (figure III.40). Les polychètes restent le groupe majoritaire sur toute la profondeur pour le faciès des *graviers envasés* sauf à la base des carottes où les phoro-

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

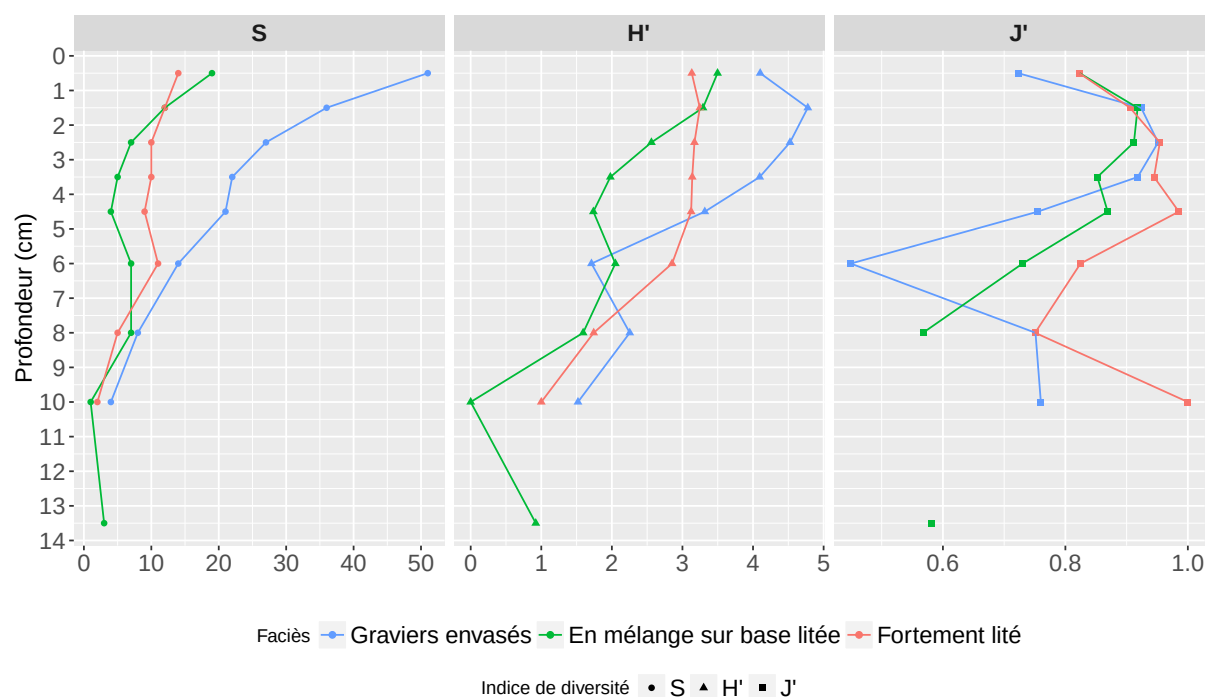


FIGURE III.39 – Richesse spécifique (S), indice de Shannon (H') et équitabilité de Pielou (J') calculés sur les abondances moyennes de chaque espèce par profondeur pour chaque faciès.

Tableau III.9 – Pourcentage d'abondance relative des phylums pour chacun des faciès et l'ensemble des faciès.

Phylum	Graviers envasés	En mélange sur base litée	Fortement lité	Total
Annelida	59,62 %	37,50 %	27,90 %	49,91 %
Arthropoda	9,28 %	1,79 %	0,00 %	6,31 %
Cnidaria	0,22 %	0,00 %	0,00 %	0,15 %
Echinodermata	1,69 %	2,08 %	0,34 %	1,44 %
Mollusca	13,67 %	58,63 %	71,60 %	31,97 %
Nematoda	3,94 %	0,00 %	0,17 %	2,62 %
Nemertea	0,62 %	0,00 %	0,00 %	0,41 %
Phoronida	10,97 %	0,00 %	0,00 %	7,20 %

nides représentent 54,55 % des individus. En surface, on retrouve l'ensemble des phylums identifiés. Pour les deux autres faciès, les bivalves dominent sur presque toute la profondeur, excepté entre 2 et 3 cm de profondeur où les polychètes sont majoritaires par rapport aux bivalves. Ils sont également majoritaires entre 3 et 4 cm et 10 cm de profondeur pour le faciès *fortement lité*. Les pourcentages de chaque phylum en fonction de la profondeur pour chacun des faciès sont présentés dans le tableau J.2 en annexe J.

Concernant ces deux groupes, les figures III.41 et III.42 présentent la distribution verticale de chaque espèce des polychètes et des bivalves en fonction de la profondeur pour chacun de faciès. La largeur des barres grisées correspond à l'abondance relative de l'espèce à la profondeur de la barre. Ainsi, pour une espèce donnée, la somme des barres représente 100 % de l'abondance de l'espèce dans le faciès concerné. Les pourcentages de l'abondance relative de chaque espèce en fonction de la profondeur pour chacun des faciès sont représentés en annexe J dans les tableaux J.3 pour les polychètes et J.4 pour les bivalves. Afin de rendre plus lisible les figures, seules les espèces étant présentes à plusieurs profondeurs sont représentées.

Concernant les polychètes, bien que la majorité des individus se situe proche de la surface (figure III.36), certaines espèces ont leur maximum d'abondance plus en profondeur. Ainsi, les *Chaetozone* présentent une abondance maximale à 6 cm de profondeur dans le faciès des *graviers envasés* et 8 cm de profondeur dans le faciès *en mélange sur base litée*. L'espèce *Pholoe baltica*, présente dans les trois faciès montre une distribution différente pour le faciès *en mélange sur base litée* où son maximum d'abondance se partage entre la



FIGURE III.40 – Pourcentage d'abondance relative des phylums en fonction de la profondeur pour chacun des faciès.

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

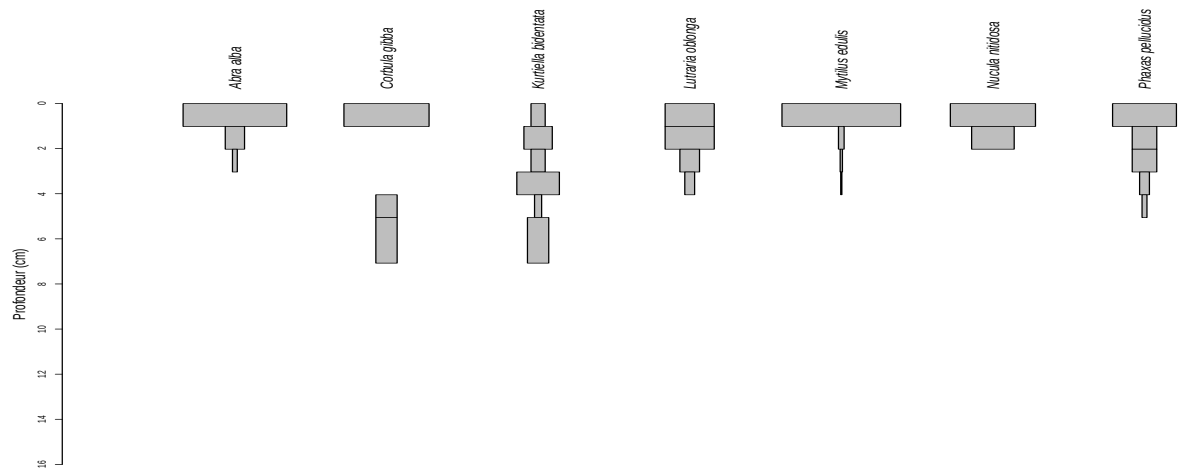
surface et 6 cm de profondeur alors qu'elle est plutôt inféodée à la surface dans les deux autres faciès *graviers envasés* et *fortement lité*. *Lagis koreni* montre également un profil différent avec une présence plus importante proche de la surface pour le faciès *graviers envasés* alors qu'elle est plus en profondeur pour les deux autres faciès avec un maximum d'abondance entre 5 et 8 cm pour le faciès *en mélange sur base litée* et un maximum à 8 cm de profondeur pour le faciès *fortement lité*.

Pour les espèces de bivalves, comme pour les polychètes, beaucoup sont inféodés à la surface et ce quelque soit le faciès. C'est notamment le cas pour les *Abra alba* et *Nucula nitidosa* qui ont leur maximum d'abondance entre 0 et 1 cm de profondeur pour les trois faciès (figure III.42). Une autre espèce maintient sa distribution en profondeur pour les trois faciès, *Kurtiella bidentata*. Cette espèce présente des maxima d'abondance entre 5 et 9 cm de profondeur pour les faciès *en mélange sur base litée* et *fortement lité* et légèrement plus variable pour le faciès *graviers envasés*, entre 3 et 4 cm de profondeur.

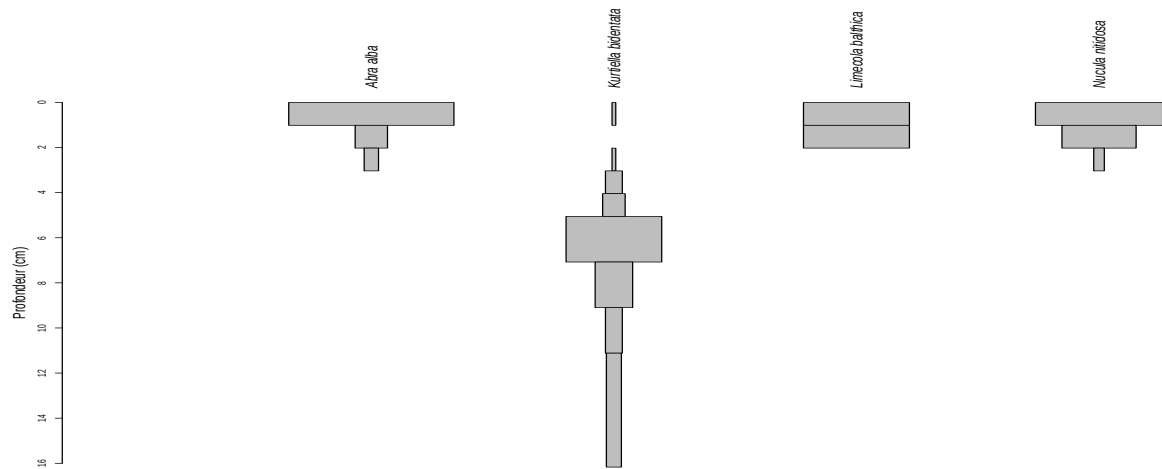
Afin d'analyser la similarité entre les différentes profondeurs par rapport au cortège d'espèces identifiées, une analyse multivariée d'ordination multidimensionnelle non-métrique (nMDS) (Clarke, 1993) a été effectuée. Cette analyse, basée sur une matrice de distance ou dissimilarité, regroupe les éléments entre eux aussi près que possible sur un espace à faibles dimensions. L'indice de similarité de Bray-Curtis a été utilisé sur les abondances moyennes, préalablement transformées par une racine carrée, des espèces par profondeur dans chaque faciès afin d'obtenir la matrice de distance. Les résultats de l'analyse sont présentés par la figure III.43. L'analyse montre trois principaux groupes encadrés sur la figure. Les profondeurs du faciès des *graviers envasés* représente un groupe (ellipse de gauche, labels en bleu) alors que les profondeurs des deux autres faciès *en mélange sur base litée* et *fortement lité* sont regroupées (ellipse centrale, labels en vert et rose). On note cependant que la profondeur FL.09-11cm est isolée des groupes et représente un groupe en elle même. Ces regroupements ont été testés grâce à une analyse de similarité (ANOSIM) (Clarke, 1993). Cette analyse permet de tester les regroupements issus d'analyses de similarité. Elle permet de montrer que les individus d'un groupe sont plus semblables que les individus des autres groupes. Ainsi, les trois groupes identifiés sont significativement différents (ANOSIM, $p\text{-value} < 0,005$). A l'intérieur de ces trois principaux groupes, sept sous-groupes ont également été mis en évidence (ANOSIM, $p\text{-value} < 0,005$) et sont



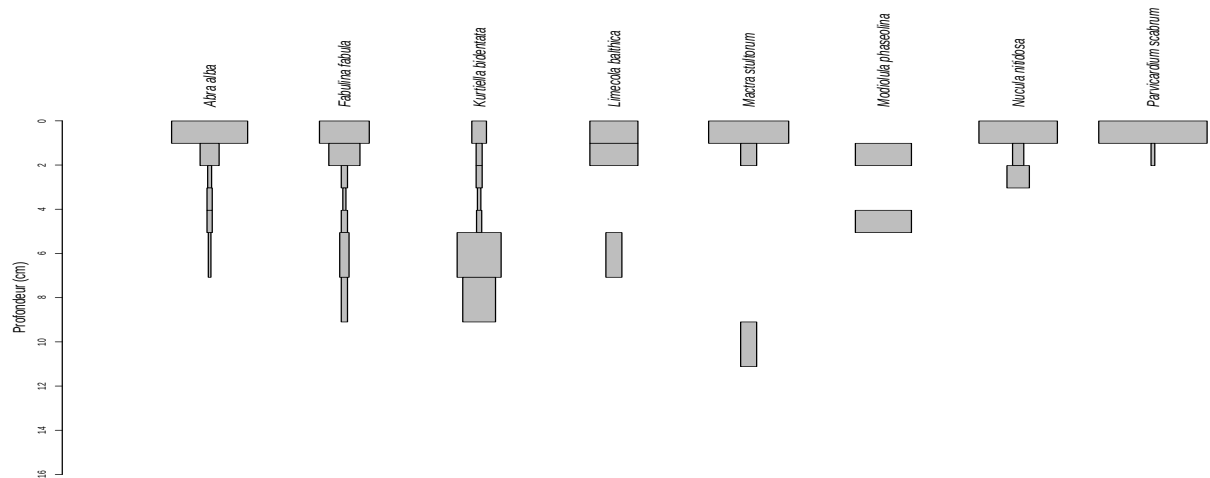
III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques



(a) Graviers envasés



(b) En mélange sur base litée



(c) Fortement lité

FIGURE III.42 – Représentations des abondances relatives des espèces de bivalves pour chacun des faciès. Les espèces présentes à une seule profondeur ne sont pas représentées.

représentés par des polygones ou un trait lorsqu'il n'y a que 2 éléments dans le groupe, à l'intérieur des ellipses (figure III.43).

De cette façon, on retrouve un premier groupe des profondeurs de surface dans le faciès des *graviers envasés*, de la surface jusqu'à 5 cm de profondeur. Ce groupe des échantillons de surface se distingue également dans les deux autres faciès avec un groupe des profondeurs jusqu'à 2 cm de profondeur pour le faciès *en mélange sur base litée* et jusqu'à 7 cm de profondeur pour le faciès *fortement litée*. Les profondeurs supérieures se regroupent ensuite avec les échantillons entre 5 et 11 cm de profondeur pour le faciès *graviers envasés* et entre 2 et 9 cm pour le faciès *en mélange sur base litée* avec dans ce même groupe les échantillons entre 7 et 9 cm du faciès *fortement litée*. Puis les échantillons

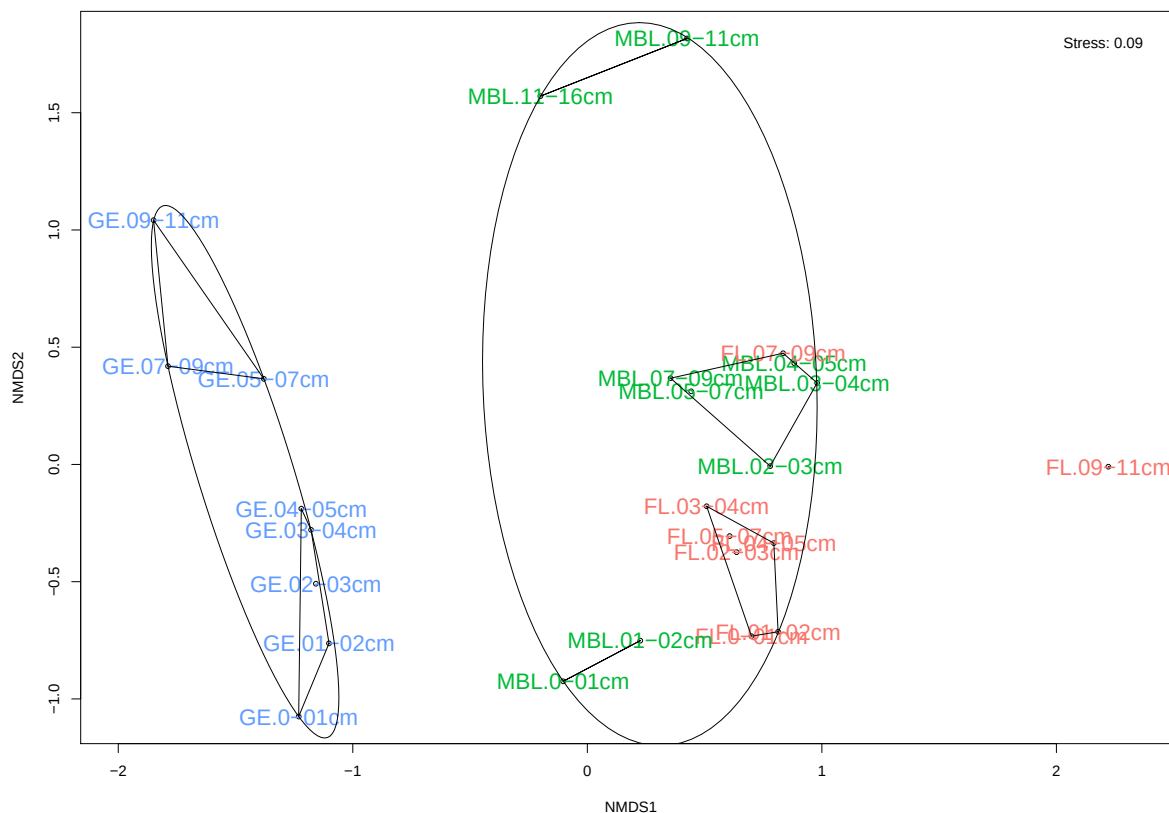


FIGURE III.43 – nMDS réalisée à partir des données d'abondances moyennées par tranche pour chacun des faciès. Chaque faciès est représenté par une couleur, bleu pour *graviers envasés* (GE), vert pour *en mélange sur base litée* (MBL) et rose pour *fortement litée* (FL). Les profondeurs sont associées au nom de chaque faciès.

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

profonds forment le groupe entre 9 et 11 cm pour le faciès *en mélange sur base litée* et le groupe 09-11 cm du faciès *fortement lité* reste isolé.

Afin d'identifier quelles espèces contribuent majoritairement à la distinction des groupes, une analyse de la contribution des espèces à la similarité (SIMilarity PERcentages, SIMPER) a été réalisée (Clarke, 1993). Au niveau des trois principaux groupes, dans le faciès des *graviers envasés* (similarité de 43,67 %), les *Chaetozone* (21,01 %), les *Phoronis psammophila* (12,08 %), les *Melinna palmata* (9,57 %), les *Hilbigneris gracilis* (7,79 %) et les *Capitella minima* (6,6 %) contribuent à elles seules à 57,06 % à la formation du groupe. Ce sont également ces espèces qui contribuent le plus aux sous-groupes de ce faciès avec une contribution à 96,59 % pour le groupe en profondeur (5 à 11 cm de profondeur). En revanche, pour le groupe de surface, même si ces espèces font parties des 12 espèces les plus contributrices avec 62,37 % de contribution, elles sont accompagnées d'autres espèces comme *Ampharete baltica* (8,79 %), *Aphelocheata marioni* (6,06 %) ou encore *Phyllodoce mucosa* (6,06 %). Ainsi la contribution à la formation de ce groupe de surface est plus partagée par rapport au groupe de profondeur.

Pour le groupe des deux autres faciès, six espèces contribuent à hauteur de 87,68 % : *Kurtiella bidentata* (35,47 %), *Owenia fusiformis* (13,96 %), *Lagis koreni* (13,45 %), *Nephtys hombergii* (12,7 %), *Abra alba* (7,05 %) et *Pholoe baltica* (5,04 %). Ces espèces sont également les principales contributrices pour les autres groupes avec *Kurtiella bidentata* dans les trois premières contributrices de chaque groupe, avec comme exception le groupe 9-16 cm du faciès *en mélange sur base litée* où elle est la principale représentante avec 17 individus pour un total de 19 à ces profondeurs. L'isolement du groupe FL.09-11cm est dû à la faible présence d'individus avec seulement trois individus au total pour deux espèces.

Pour compléter l'analyse faunistique, l'analyse des groupes fonctionnels par les traits d'histoire de vie a été envisagée (Rigolet et al., 2014). Cependant, l'échelle spatiale réduite (baie de Seine Orientale) et le trop petit jeu de données n'a pas permis de réaliser cette analyse et d'obtenir des résultats interprétables.

III.2.2.2.iii) Analyses des tailles

Lors de l'identification des individus, une mesure de leur taille sur papier millimétré a été réalisée afin d'analyser une éventuelle relation entre la taille des individus et leur profondeur de vie. Les résultats précédents ont montré une dominance des polychètes et bivalves en profondeur par rapport aux autres phylums (figure III.40). De plus, dans la plupart des cas, les polychètes identifiés sont rarement entiers ce qui implique donc une sous-estimation réelle de la taille de l'individu. Ainsi, l'analyse portera uniquement sur les bivalves. La mesure des bivalves s'est faite sur la longueur antéro-postérieure sur une échelle millimétrique. Seules les espèces présentes à plusieurs profondeurs avec un grand nombre d'individus ont été analysées. Ainsi, parmi un total de 17 espèces de mollusques identifiés, l'analyse se portera sur les cinq d'entre elles les plus abondantes et présentes à plusieurs profondeurs : *Abra alba*, *Fabulina fabula*, *Kurtiella bidentata*, *Lutraria lutraria* et *Phaxas pellucidus*.

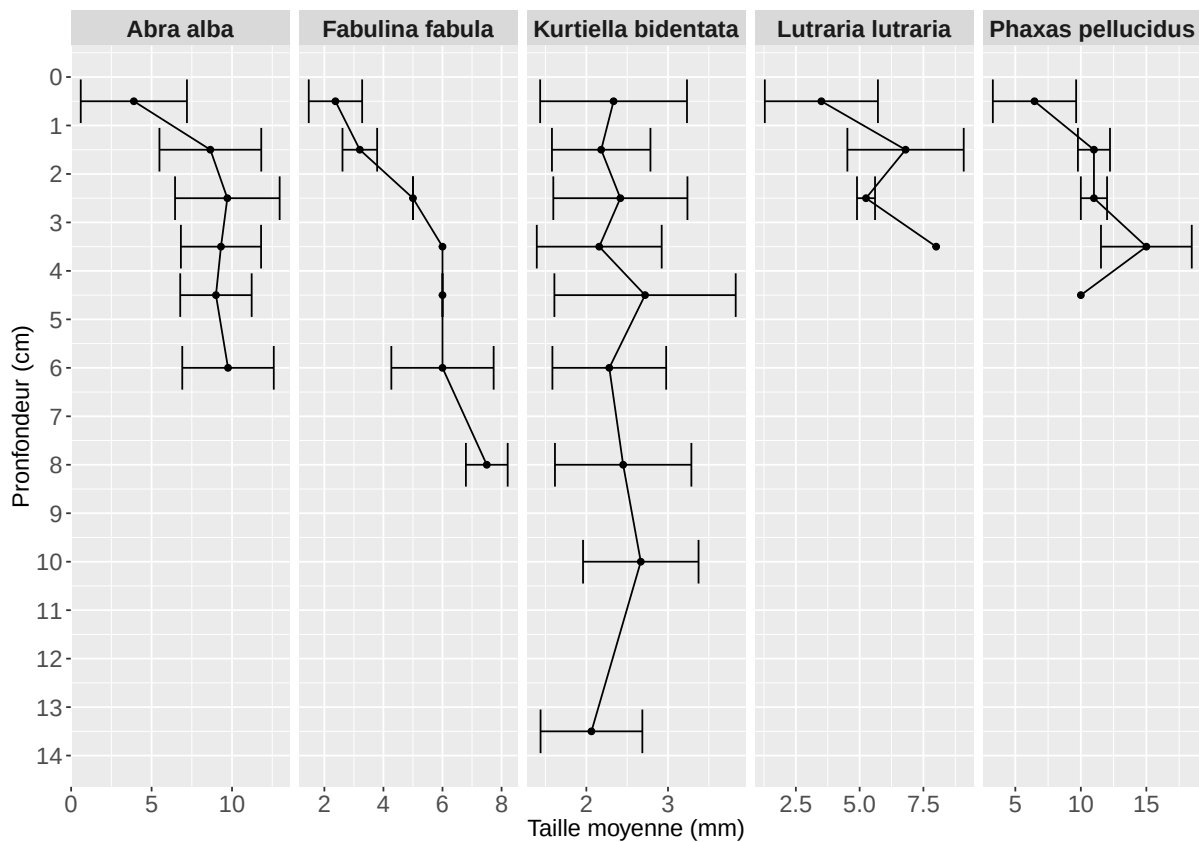


FIGURE III.44 – Tailles moyennes (mm) ($\pm$ écart-types) des cinq espèces de bivalves en fonction de la profondeur pour tous les faciès confondus.

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

Tableau III.10 – Résultats des corrélations de Spearman entre la profondeur et la taille (mm) des individus pour les cinq espèces de bivalves les plus abondantes et présentes à plusieurs profondeurs. Les (-) correspondent aux espèces ne présentant pas assez de données pour le calcul de la corrélation.

Espèce	Total		Mars		Août		Octobre	
	r_s	$p\text{-value}$	r_s	$p\text{-value}$	r_s	$p\text{-value}$	r_s	$p\text{-value}$
<i>Abra alba</i>	0,59	< 0,001	-	-	0,62	< 0,001	0,53	< 0,001
<i>Fabulina fabula</i>	0,82	< 0,001	-	-	0,84	< 0,001	0,05	0,6667
<i>Kurtiella bidentata</i>	0,02	0,791	-0,022	0,8845	0,10	0,1893	0,23	0,1127
<i>Lutraria lutraria</i>	0,53	0,0441	-	-	0,56	< 0,05	-	-
<i>Phaxas pellucidus</i>	0,66	< 0,001	-	-	0,67	< 0,001	-	-

Pour tous les faciès, on observe une tendance à l'augmentation des tailles des individus en fonction de la profondeur à l'exception de l'espèce de petite taille *Kurtiella bidentata* qui présente une taille constante sur toutes les profondeurs à laquelle elle est trouvée (figure III.44).

Les corrélations effectuées entre les tailles de ces cinq espèces et la profondeur sont toutes significatives, sauf celles pour *Kurtiella bidentata* confirmant une constance des tailles tout au long de la profondeur (tableau III.10). On note également que l'espèce *Lutraria lutraria*, proche du seuil de significativité à 5 %, présente une corrélation peu élevée ($r_s = 0,53$). De même, mise à part *Fabulina fabula* qui montre une forte corrélation avec la profondeur ($r_s = 0,82$), *Abra alba* et *Phaxas pellucidus* ne montrent pas de très forte corrélation, respectivement 0,59 et 0,66, mais laisse tout de même une interprétation possible de la relation. Mise à part *Fabulina fabula*, représentée par seulement trois individus lors des prélèvements d'octobre, les corrélations avec la profondeur selon les périodes de prélèvement restent dans les mêmes ordres de grandeur pour les autres espèces. On retrouve donc un accroissement de la taille des individus pour certaines espèces, *Abra alba*, *Fabulina fabula*, *Lutraria lutraria* et *Phaxas pellucidus*. En revanche l'espèce *Kurtiella bidentata* présente une taille constante sur toutes les profondeurs avec en moyenne une taille de 2,25 mm ($\pm 0,79$).

III.2.3 Relations macrofaune-habitats

Afin de mettre en évidence une éventuelle relation entre la macrofaune et son habitat, une analyse multivariée a été réalisée sur les données d'abondances moyennes par profondeur et par faciès contraintes par les paramètres abiotiques moyennés de la même manière. L'analyse utilisée est une Analyse Canonique de Redondance (ACR) sur données transformées (en anglais tb-RDA pour transformation-based Redundancy Analysis) (Legendre and Legendre, 2012). Ainsi, les données d'abondances ont été préalablement transformées par la méthode d'Hellinger (Legendre and Gallagher, 2001). De plus, lorsque deux paramètres abiotiques sont fortement corrélés entre eux ($r_s > |0,80|$), l'un des deux paramètres est supprimé puisqu'ils apportaient des informations redondantes dans l'analyse (Dormann et al., 2013). De ce fait, les classes granulométriques 3 et 6 et la teneur en matière organique étant très corrélées à d'autres paramètres, ils ont été retirés des données (voir section III.2.1.4). A partir de cette première analyse, le Critère d'Information d'Akaike (AIC) a été utilisé par la méthode « Forward selection » afin de sélectionner la combinaison des paramètres abiotiques la plus parcimonieuse, pour ensuite reconduire la tb-RDA sur ces paramètres.

Les résultats de la tb-RDA effectuée sur la totalité des paramètres abiotiques (la profondeur, les classes granulométriques 1, 2, 4 et 5, les pourcentages de teneur en eau, en COT et en soufre, et le rapport Br_{org}/COT) montrent que l'ensemble des paramètres abiotiques expliquent 66,44 % de la variance totale des abondances d'espèces ($R^2 = 0,66$ et $R^2_{adj} = 0,46$, test par permutation, $p-value < 0,001$).

La combinaison de paramètres abiotiques la plus parcimonieuse est composée du paramètre de profondeur, des classes granulométriques 1, 4 et 5, de la teneur en COT et de la teneur en soufre, expliquant 61,38 % de la variance totale ($R^2 = 0,61$ et $R^2_{adj} = 0,49$, test par permutation, $p-value < 0,001$) avec 46,54 % de la variance sur les deux premiers axes (figure III.45). La distribution des échantillons de macrofaune selon ces six paramètres présentent une séparation de la communauté macrobenthique des *graviers envasés* et des faciès lités (*en mélange sur base litée* et *fortement litée*) sur l'axe horizontal et une séparation selon l'axe vertical selon la profondeur. On a donc une structuration de la communauté macrobenthique selon deux gradients principaux. Un premier gradient selon la granulométrie avec en opposition les classes 4 et 5, séparant le faciès des *graviers envasés*

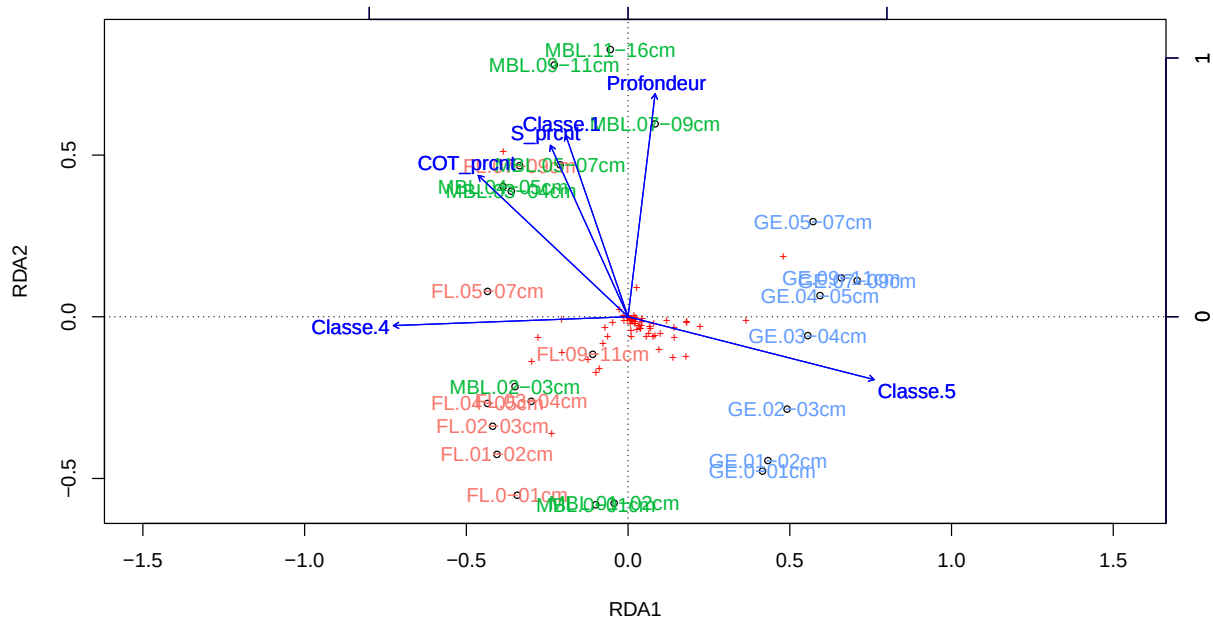


FIGURE III.45 – Représentation de la tb-RDA de la macrofaune contrainte par la combinaison des paramètres abiotiques la plus parcimonieuse d'après la méthode "Forward selection". Ces paramètres environnementaux sont représentés par les flèches bleues. Chaque faciès est représenté par une couleur, bleu pour *graviers envasés* (GE), vert pour *en mélange sur base litée* (MBL) et rose pour *fortement litée* (FL). Les profondeurs sont associées au nom de chaque faciès.

des faciès lités. Le second gradient se fait majoritairement par la profondeur et également par la classe granulométrique 1 et la teneur en soufre séparant les espèces de surface des espèces plus profondes.

III.3 Discussion sur les liens macrofaune-habitats

Ce chapitre avait pour objectif d'identifier la distribution verticale de la macrofaune benthique dans un contexte de sédiments hétérométriques. Ce sujet exploratoire a fait face à plusieurs défis dont le premier était méthodologique.

La question posée étant comment prélever la macrofaune benthique dans son habitat sans perturber ce dernier et dans un contexte hétérométrique pouvant être instable et difficile à prélever ? La méthode par carottages est apparue la plus adaptée avec l'utilisation d'un box-corer, la benne Flucha. Malgré un poids élevé et une utilisation prévue pour des

types de sédiments grossiers tels que les graviers envasés, le taux de réussite n'a pas excédé 50 % dans les zones graveleuses et même seulement 10 % de réussite pour certaines zones (tableau III.1). De plus, la quantité de sédiment prélevée dépend également de l'efficacité de pénétration de l'engin utilisé. En effet, la hauteur moyenne des carottes prélevées dans le faciès des *graviers envasés* est de l'ordre de 13 cm de sédiment alors que les carottes prélevées dans les faciès lités (*en mélange sur base litée* et *fortement litée*), faciès offrant moins de résistance à la pénétration, présentent en moyennes des hauteurs de sédiment autour de 22 cm (tableau III.6). Pour améliorer la qualité de prélèvement, il serait intéressant d'aborder des techniques de prélèvements par plongée qui auraient le triple avantage de réaliser des prélèvements sédimentaires plus profonds et également d'une taille constante, renforçant les comparaisons inter-prélèvements, et de plus assureraient l'étanchéité complète du prélèvement et la conservation de l'eau surnageante qui peut être perdue lors d'un prélèvement indirect et particulièrement dans le cas de sédiments grossiers et instables. En effet, exceptée la carotte H2O 176 des *graviers envasés* avec une hauteur de sédiment de 21 cm, les autres carottes de ce faciès ne dépassent pas les 10 cm de profondeur. Même si cette carotte H2O 176 n'a pas d'individu en-dessous de 10 cm de profondeur, on peut ainsi se demander qu'y-a-t-il en-dessous de cette profondeur ? Certaines espèces sont-elles présentes, des galeries et terriers vont-ils au-delà de cette profondeur ?

La comparaison des faciès sédimentaires superficiels (Lesourd et al., 2016) avec les prélèvements des carottes a montré une complémentarité de la vision surfacique en deux dimensions avec la vision tridimensionnelle avec la profondeur. Les analyses granulométriques ont montré une dissociation des prélèvements selon deux entités granulométriques : une gravelo-sablo-vaseuse (les zones 1 et 3) et une autre très vaseuse (zones 4 et 5) (figures III.13 et III.14). L'observation de la granulométrie globale sur la profondeur ne montre pas d'évolution significative (figure III.20). L'apport de la tomographie a montré la structuration de ces faciès sédimentaires qui ne peuvent être identifiés par les analyses granulométriques au laser. Cette méthode d'imagerie a ainsi permis de bien caractériser les trois faciès types : un faciès dénommé *gaviers envasés* avec des particules sédimentaires grossières mélangées à une matrice sédimentaire fine, sans structuration régulière sur la profondeur, et deux faciès très lités. Ces deux faciès lités, ne se sont pas bien distingués par les analyses granulométriques qui les rassemblaient sous des sédiments vaseux. Présentant

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

une structure litée commune, ces deux faciès se distinguent néanmoins au niveau de leur partie supérieure. L'imagerie a montré que les prélèvements de la zone 4 avaient une première couche sédimentaire en mélange, sans litage (faciès *en mélange sur base litée*), alors que les prélèvements de la zone 5 sont lités depuis la surface jusqu'en profondeur (faciès *fortement lité*). Le fait de ne pas retrouver les litages lors des analyses granulométriques au laser s'explique par le protocole de découpage des carottes. Les carottes des paramètres abiotiques ont été découpées tous les centimètres et chaque tranche étant homogénéisées, les analyses granulométriques intègrent toute la granulométrie sur un centimètre. Même si la baie de Seine présente une hétérogénéité sédimentaire surfacique importante, il en ressort qu'en intégrant la profondeur dans l'analyse de la granulométrie, trois faciès sédimentaires se dégagent de l'ensemble des prélèvements effectués.

L'observation des faciès sédimentaires n'était pas l'objectif principal de la tomographie mais a permis leur caractérisation. L'objectif principal était d'observer les volumes vides, proxy des volumes de vie de la macrofaune, à l'intérieur de la colonne sédimentaire. L'avantage indéniable de cette technique réside dans le fait que la méthode étant non destructrice et très rapide, elle permet une observation tridimensionnelle des structures biogènes et également leur quantification au sein de leur environnement. Les résultats montrent un pourcentage moyen maximal de volumes vides autour de 3,5 % pour le faciès des *graviers envasés* et autour de 2,5 % pour le faciès *en mélange sur base litée* et dans les deux cas, un maximum de volumes de vie entre 2 et 5 cm. Le faciès *fortement lité* se différencie par ses faibles volumes vides tout au long de la profondeur n'excédant pas 0,5 % en moyenne. Même si d'autres études ont montré des pourcentages de volumes vides bien supérieurs, jusqu'à un facteur 10, pour les pourcentage de surface (Mermillod-Blondin et al., 2003; Salvo et al., 2013), les résultats des CAT-Scans sont du même ordre de grandeur que ceux trouvés par Dufour et al. (2005), sachant que ces études ont été réalisées en milieu intertidal avec des faciès sédimentaires vaseux à sablo-vaseux ou homogène. Il en ressort néanmoins une constante sur les profondeurs des maxima de volumes de vie dans les 5 premiers centimètres de profondeur.

Ce maximum des volumes de vie en partie supérieure de la colonne sédimentaire se retrouve également en terme d'abondance et de richesse spécifique de la macrofaune. Les résultats montrent un profil commun aux trois faciès identifiés avec un maximum

d'abondance entre la surface et 2 cm de profondeur et 92,51 % de l'abondance totale dans les sept premiers centimètres de sédiment. Ce résultat était attendu et déjà bien admis dans la communauté scientifique (Clavier, 1984; Hines and Comtois, 1985; Schaffner, 1990; Flach and Heip, 1996; Mucha and Costa, 1999; Mucha et al., 2004). Cependant, le deuxième maximum d'abondance entre 5 et 7 cm, mis en évidence au sein des trois faciès, n'avait pas été identifié auparavant. La relation entre abondance et volumes vides ne montre pas de corrélation comme il a déjà été observé (Mermillod-Blondin et al., 2003). La première raison réside dans la résolution du scanner utilisé pour l'analyse des volumes vides. En effet, cette résolution d'ordre millimétrique est de 1,37 pixel par millimètre, soit 0,73 mm/px alors que d'autres études affichent des résolutions bien plus fines de l'ordre de la centaine de micromètres (Mermillod-Blondin et al., 2003; Dufour et al., 2005; Lontoc-Roy et al., 2006; Bouchet et al., 2009; Salvo et al., 2013; Orland et al., 2016). Par conséquent, pour qu'un individu soit discernable, il doit être contenu dans un minimum de 9 pixels. Ce qui représente un carré de 2,19 mm de côté. Ainsi les petits individus telles que les bivalves *Kurtiella bidentata* ou encore les polychètes *Chaetozone* spp. ne se distinguent pas par le scanner utilisé. On a donc une sous-estimation des volumes de vie réels par l'omission de petits individus. D'un autre côté, les faciès *graviers envasés* et *en mélange sur base litée* montrent tous deux leur maximum de volumes vides entre 2 et 5 cm du même ordre de grandeur alors que la gamme d'abondance du faciès des *graviers envasés* est plus importante que le faciès *en mélange sur base litée*. Cette différence se justifie par la composition de la macrofaune de ces deux faciès avec une dominance des mollusques en partie supérieure pour le faciès *en mélange sur base litée* par rapport à une dominance des polychètes pour les *graviers envasés*. Le volume des mollusques étant plus importants que le volume des polychètes, même si l'abondance individuel peut être plus faible, les volumes de vie sont fortement influencés par la présence de mollusques (Dufour et al., 2005).

Certaines espèces se sont démarquées des autres par une occupation de la colonne sédimentaire en profondeur telles que les *Kurtiella bidentata* ou les *Chaetozone* spp. Les profondeurs de vie sont comparables entre les deux faciès lités mais montrent des distributions des profondeurs de vie plus faibles pour le faciès des *graviers envasés*, particulièrement pour l'espèce *Kurtiella bidentata*. La plus faible profondeur de vie dans les *graviers*

III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques

envasés peut s'expliquer par les contraintes physiques inféodées à la tailles des particules sédimentaires plus difficiles à déplacer et expliquerait la différence de profondeur de vie selon le type de sédiment (Hines and Comtois, 1985). Cependant, la question de la présence aussi profonde de cette espèce de petite taille reste problématique. Pour certains, la pression de prédation est le facteur principal déterminant la profondeur moyenne à laquelle se trouvent les bivalves (de Goeij et al., 2001) ou encore leur taille (Clavier, 1984; Hines and Comtois, 1985). Cependant, les *Kurtiella bidentata* ont une taille constante tout au long de la profondeur et donc le facteur taille n'explique pas la distribution de cette espèce mais par contre se confirme pour les autres espèces de bivalves mesurées. Il est aisé de penser que le prélèvement crée un stress pour les organismes et peut induire un comportement de fuite en profondeur en analogie avec la fuite face à un prédateur. En effet, la présence de prostomiums d'*Owenia fusiformis*, de *Melinna palmata*, ou autres polychètes tubicoles suspensivores ou dépositivores de surface, montrent un retrait de ces individus pendant le prélèvement ou le découpage des carottes alors qu'en milieu naturel, ces espèces vivent avec leur prostomium à l'interface eau-sédiment. Cependant, certains auteurs considèrent ces déplacements comme minimes et n'affectant que les individus des couches les plus profondes ne modifiant pas la distribution de toute la faune (Hines and Comtois, 1985; Mermillod-Blondin et al., 2003). Afin de vérifier ces hypothèses, il serait intéressant de procéder à des cinétiques d'observation par CAT-Scans permettant de comparer l'occupation de la colonne sédimentaire par les organismes au cours du temps.

Les analyses abiotiques ont montré une stabilité des paramètres tout au long de la profondeur. L'analyse du soufre a cependant mis en évidence un faciès presque entièrement anoxique, le faciès *en mélange sur base litée* alors que le faciès *fortement lité* qui est assez proche du point de vue abiotique présente quant à lui un milieu oxique sur toute la profondeur. De plus, ce faciès *fortement lité* présente des pourcentages de volumes vides plus faibles et dominé par les bivalves. Le fait d'être en présence d'un faciès complètement oxique d'après les valeurs de soufre, sur toute la profondeur montre un dépôt récent de matériel frais et que le système n'a pas encore atteint un état d'équilibre dans lequel les réactions sulfato-réductrices ont pu s'établir (Michaud et al., 2010) alors que cette couche oxique est décrite comme n'excédant pas le premier centimètre (Janson, 2007) comme dans le cas du faciès *en mélange sur base litée*. Pour un milieu compact de granulométrie

fine en sortie d'estuaire, la discontinuité redox peut se situer entre 3 et 5 cm de profondeur et limiter la distribution des organismes aux 5 premiers centimètres (Mazik et al., 2008), mais l'on retrouve ce profil granulométrique pour les deux faciès lités. De plus, les litages montrent un dépôt relativement régulier de sédiment. Il est ainsi possible que ce faciès, situé dans l'embouchure de la Seine représente un habitat temporellement instable dans le temps (Lesourd et al., 2003; Janson, 2007) remanié en permanence, ne permettant pas aux organismes vivants de s'installer dans cet habitat. Les résultats des diagrammes rang-fréquences vont également dans ce sens. Les courbes des faciès lités montrent une augmentation de la pente en fin de courbe et le début d'un point d'inflexion indiquant une augmentation des espèces représentées par de très faibles effectifs. L'apparition d'une partie concave vers le bas en fin de courbe montre un écosystème qui n'est pas en état d'équilibre mais encore en évolution.

Les analyses de la macrofaune ont montré que la communauté se sépare selon deux gradients. Un premier gradient selon la granulométrie avec des espèces apparentées au faciès des *graviers envasés* et des espèces apparentées aux faciès lités (*en mélange sur base litée et fortement litée*). Le deuxième gradient structurant la macrofaune correspond à la profondeur. Il se distingue trois assemblages faunistiques. Le premier de surface ou subsurface avec des espèces inféodées aux deux premiers centimètres, un deuxième moyennement profond entre 5 et 7 cm de profondeur et un troisième assemblage des espèces profondes, au-delà de 7 cm de profondeur. Cette distinction en trois assemblages de profondeurs différentes concorde avec la répartition en trois groupes fonctionnels défini par Clavier (1984). Cependant, lorsque la répartition de la macrofaune est analysée sous contrainte des paramètres abiotiques, il ne ressort pas de liens explicites avec les paramètres. Les résultats de l'analyse multivariée montre une opposition des assemblages de la classe granulométrique 5 et celle de la classe granulométrique 4 d'une part, et d'un autre côté, une opposition des communautés de surface avec celle de profondeur corrélée à l'augmentation de la fraction la plus fine, classe 1, et l'augmentation du soufre et de la matière organique à travers le COT. Les résultats montrent ainsi que la distribution granulométrique en fonction de la profondeur influe que partiellement sur la position verticale de la macrofaune et que la contrainte physique du sédiment peut expliquer les différences de profondeur. Même si les relations entre la faune et le sédiment ne sont toujours pas clairement établies (Jan-

*III. Comment la structure sédimentaire de l'habitat influence la macrofaune benthique : prélèvement *in situ* et analyses tomographiques*

son, 2007; Alizier, 2011), les espèces montrent une distribution selon une niche écologique qui leur correspond. La question qui persiste est de savoir quels paramètres de la niche écologique sont déterminants ?

Les écart-types des moyennes dans cette étude montre la grande variabilité des paramètres qu'ils soient abiotiques ou biotiques, au sein des faciès identifiés. Par conséquent, l'utilisation de moyenne tend à lisser l'information et peut ainsi réduire l'influence réelle d'un ou plusieurs paramètres. La comparaison par carotte est cependant difficile à réaliser dans le cas de cette étude par le manque de données par échantillon. De plus, la troisième dimension apportée par la profondeur rend l'utilisation des analyses statistiques classiques plus difficile qu'une analyse spatiale. Certaines études ont utilisé une seule carotte supposée représentative de la zone prélevée (Mermillod-Blondin et al., 2003; Bouchet et al., 2009). Mais la grande variabilité des résultats montre que cette approche est difficile à suivre dans le cas de la baie de Seine. L'utilisation de moyenne peut également avoir l'avantage de réduire l'influence des patches d'individus qui pourrait être un facteur surestimé dans l'utilisation d'une seule carotte au vue de la surface prélevée. Une alternative peut être d'augmenter la densité de prélèvement afin de consolider les moyennes de paramètres ce qui aurait également l'avantage de fournir suffisamment de données pour réaliser les analyses entre les carottes. Il serait alors possible de comparer les différentes échelles de traitement ainsi qu'observer la variabilité au sein d'un seul faciès plus précisément.

Un point de vue non considéré dans l'étude concerne la variabilité saisonnière de la macrofaune. Les prélèvements des différentes dates échantillonnées ont été regroupés ce qui a pour conséquence de masquer la variabilité saisonnière de la macrofaune tels que les recrutements estivaux (Janson, 2007). Dans l'idée de la poursuite d'un travail sur le sujet de la distribution verticale de la macrofaune, une observation à une plus grande fréquence temporelle pourrait apporter une vision sur l'occupation verticale de la macrofaune selon la saison et par conséquent permettrait d'évaluer l'influence des variations de densités sur cette distribution verticale. Ce qui amène également la question des interactions inter- et intra-spécifiques au sein de la profondeur, paramètre qui n'a également pas été pris en compte dans ce travail. En effet, la présence de terriers ou galeries augmente la surface eau-sédiment pour les échanges et flux chimiques (de Montety et al., 2003; Rosenberg and Ringdahl, 2005; Maire, 2006; Mazik et al., 2008) et peut ainsi modifier la profondeur

de la zone redox (Solan and Kennedy, 2002; Mermillod-Blondin et al., 2003). Les parois des structures biogènes ouvertes vers la surface sont des microenvironnements pour les processus biogéochimiques et de bio-irrigation (Mermillod-Blondin et al., 2003; Dufour et al., 2005; Rosenberg and Ringdahl, 2005). Les structures biogènes favorisent ainsi la présence de méiofaune et macrofaune par le prolongement de conditions oxiques le long de ces structures (Reise, 1981, 2002; Mermillod-Blondin et al., 2004) et peut également modifier son écosystème favorisant ou non la présence d'autres espèces (Bouma et al., 2009). Ainsi bien qu'il n'a pas clairement été mis en évidence que la structure sédimentaire fine soit un facteur dominant de la position verticale de la macrofaune, les espèces peuvent également agir sur cette structure sédimentaire par leurs comportements bioturbateurs (Kristensen et al., 2012).

Chapitre IV

Comment la macrofaune benthique remodèle la structure de son habitat : expérimentations en mésocosmes

Introduction

Ce chapitre a pour objectif l'observation du comportement bioturbateur de certains organismes benthiques dans différents contextes de sédiments hétérométriques. La bioturbation est un processus connu depuis longtemps (Darwin, 1838; Meysman et al., 2006b) caractérisé comme une modification active du substrat par les organismes vivant. Dans le cas d'organismes benthiques, ce remaniement sédimentaire s'effectue horizontalement et verticalement et implique plusieurs processus de modification de l'habitat que ce soit au niveau physique par la modification de la granulométrie, le remaniement sédimentaire, ou au niveau des processus biogéochimiques, notamment au travers de la bio-irrigation (Kristensen et al., 2012). Les processus de bioturbation se font au travers de l'activité et du comportement des animaux tels que la nutrition, le rejet de fèces, la réalisation de terriers ou galeries, le déplacement dans la colonne sédimentaire (Meysman et al., 2006a). Selon leur comportement et mode de vie, chaque animal peut être catégorisé parmi quatre principaux groupes fonctionnels de bioturbateur (Francois et al., 1997; Solan and Wigham, 2005; Kristensen et al., 2012; Bernard, 2013) (figure IV.1) :

- les biodiffuseurs : ils créent un déplacement de particules de sédiment aléatoirement sur de courtes distances, c'est un transport de sédiment diffusif. Les biodiffuseurs de surface remanient le sédiment sur les premiers centimètres du sédiment. Les biodiffuseurs de galerie remanient le sédiment par la construction de leur galerie jusqu'à 10 à 30 cm de profondeur.
- les convoyeurs vers le haut : transport actif, non-local de particules par le transit digestif, et passif par le transport advectif de particules autour d'eux. Ils sont orientés verticalement, la tête vers le bas, sélectionnant les particules sédimentaires pour se nourrir en profondeur dans le sédiment et éjectent leurs fèces et autres particules sédimentaires vers la surface.
- les convoyeurs vers le bas : ils sont similaires aux convoyeurs vers le haut mais ils se nourrissent la tête en haut, rejetant leurs fèces dans les strates de sédiment en profondeur. Des espaces en bout de tubes ou galeries sont remplis par du sédiment de surface, expliquant certaines modifications en profondeur.
- les régénérateurs : diffuseurs par galeries causant un mélange biodiffusif avec de grandes quantités de sédiment déplacés notamment lors de l'entretien du terrier, et un mouvement de sédiment de la surface jusqu'au fond du terrier lors de l'abandon de celui-ci et son effondrement.

Comme mentionné précédemment, l'activité de bioturbation modifie l'habitat du point de vue physique mais également au niveau biogéochimique entre autre par la bio-irrigation (Mermillod-Blondin et al., 2005; Meysman et al., 2006b; Kristensen et al., 2012) favorisant la pénétration de l'oxygène dans le sédiment, modifiant les communautés bactériennes (Mermillod-Blondin et al., 2004). Cependant, dans le cadre de cette thèse et en rapport avec la thématique globale du sujet concernant les sédiments hétérométriques, les aspects biogéochimiques de la bioturbation ne seront pas abordés. En effet, après le questionnement de l'influence de la colonne sédimentaire sur la distribution verticale de la macrofaune abordé dans le chapitre précédent, ce chapitre s'attache à la réciproque de ce questionnement, autrement dit, quelle est l'influence de la macrofaune sur la colonne sédimentaire ? Dans le contexte sédimentaire hétérométrique, comment la macrofaune remobilise-t-elle le sédiment ? Va-t-elle préférentiellement sélectionner une taille précise de particules ou alors sans tenir compte de la granulométrie, la macrofaune remobilise-t-elle le sédiment

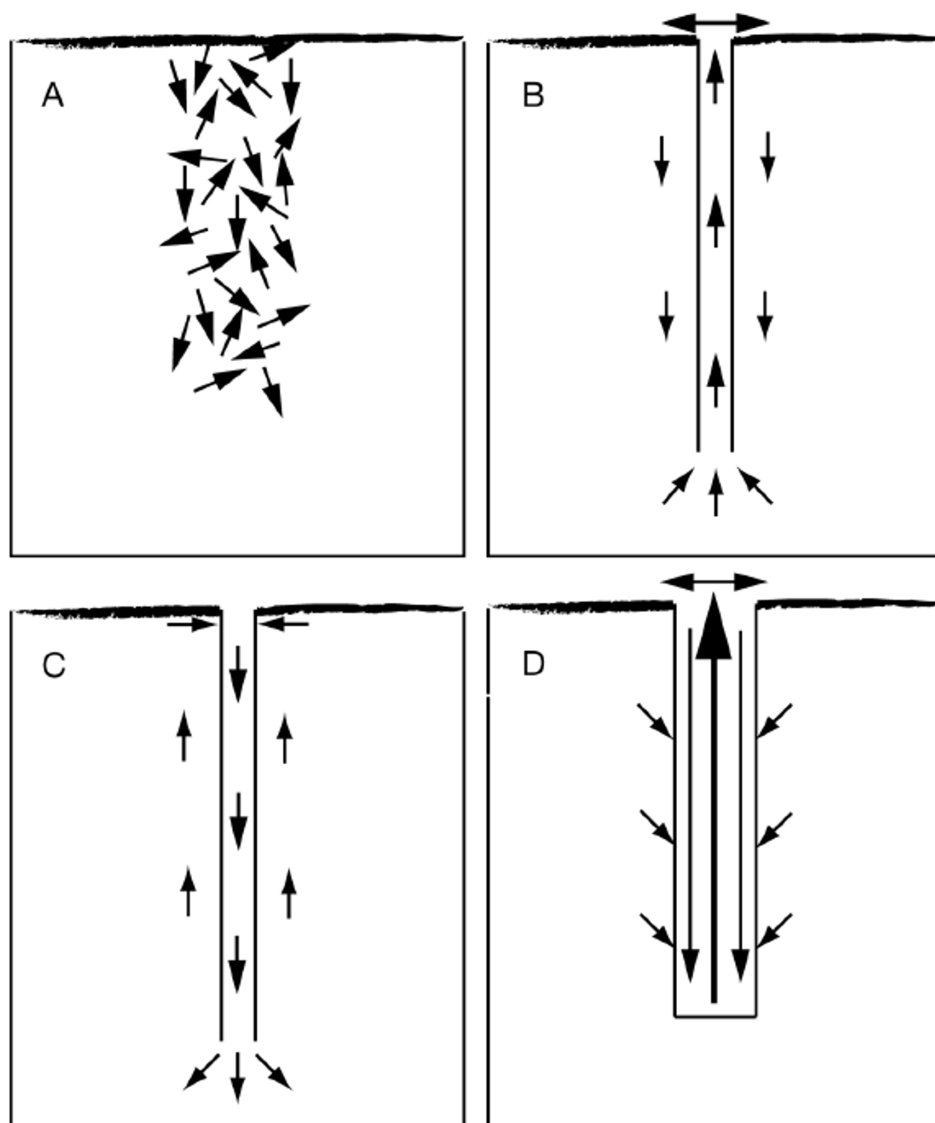


FIGURE IV.1 – Représentation du remaniement sédimentaire par les quatre principaux groupes de bioturbateurs avec en (A) les biodiffuseurs, en (B) les convoyeurs vers le haut, en (C) les convoyeurs vers le bas et en (D) les régénérateurs. Modifié de Francois et al. (1997), d'après Kristensen et al. (2012).

qui l'entoure ? De plus, l'observation de la structure verticale de la colonne sédimentaire par CAT-Scan (voir section III.2.2.1) a montré une structure en litage. Dans un tel environnement, comment la macrofaune agit-elle sur cette structure régulière ? Participe-t-elle à l'élaboration de ces litages par des organismes convoyeur vers le haut, ou au contraire déstructure-t-elle ces litages par une homogénéisation du sédiment ? Ces questions sont abordées au travers d'expérimentations en mésocosmes réalisées à la station marine du CREC (Centre de Recherche en Ecologie Côtière) de Luc-sur-Mer.

IV.1 Procédé expérimental et protocole

Il existe de nombreuses méthodes pour quantifier le remaniement sédimentaire [voir section II.4 et Maire et al. (2008)]. Dans le cas de cette thèse, le procédé expérimental suit une méthode largement utilisée, l'emploi de traceurs, des luminophores, pour suivre le trajet d'une particule sédimentaire. Le principe général de la méthode, qui a été mise en place en collaboration avec le laboratoire EPOC, à la station marine d'Arcachon de l'Université de Bordeaux 1, consiste à déposer des luminophores à la surface du sédiment dans lequel des organismes ont préalablement été introduits. Après un laps de temps défini selon les objectifs scientifiques, le sédiment est découpé en tranche et les luminophores sont dénombrés dans chacune des tranches. De cette manière, des profils verticaux du nombre de luminophores sont obtenus en fonction de la profondeur et permettent d'observer le remaniement sédimentaire induit par les organismes présents dans le sédiment. A partir de ces profils, l'utilisation d'un modèle du remaniement sédimentaire biodiffusif et advectif (Maire, 2006), permet de quantifier ce remaniement et d'obtenir un coefficient de bioturbation exprimé en $\text{cm}^2.\text{an}^{-1}$.

Dans le cas de cette étude, quatre séries d'expérimentations ont été réalisées, suivant le même protocole. La granulométrie est le seul paramètre à avoir été modifié. Ainsi, les quatre expérimentations se scindent en deux conditions granulométriques. Les deux premières séries expérimentales ont été réalisées avec un sédiment hétérométrique homogène, c'est-à-dire qu'il a préalablement été mélangé afin qu'il n'y ait pas de structuration du sédiment. Les deux dernières séries expérimentales sont également réalisées en conditions hétérométriques mais dans ce cas, le sédiment est organisé en litage. Pour chacune des deux configurations expérimentales, deux mélanges sédimentaires sont testés.

Les mésocosmes utilisés pour les expérimentations sont des carottes sédimentaires représentées par des tubes de plexiglas de 15 cm de diamètre externe, soit un diamètre interne de 14,4 cm. Ce qui représente une surface de $162,86 \text{ cm}^2$. A l'intérieur des carottes, le sédiment marin, préalablement tamisé sur 1 mm et conditionné en eau douce à l'obscurité pour le défauner, gardant la fraction inférieure à 1 mm, est déposé en quantité suffisante pour une vingtaine de centimètres de hauteur. Pour les expérimentations en configuration homogénéisée, le sédiment de la première expérimentation (Exp 1) se

compose de 30 % de vase ($< 63 \mu\text{m}$) et 70 % de sables très fins ($[100 \mu\text{m}; 160 \mu\text{m}]$). Pour la deuxième série expérimentale (Exp 2), la fraction de vase est conservé (40 %) et la fraction sableuse est un mélange de 40 % sables très fins à fins ($[63 \mu\text{m}; 315 \mu\text{m}]$) et de 20 % sables moyens à grossiers ($[400 \mu\text{m}; 1000 \mu\text{m}]$) (tableau IV.1). Le sédiment est ensuite introduit dans les carottes et recouvert d'eau de mer. Les carottes restent au repos jusqu'à ce que le sédiment soit tassé et que le niveau de l'interface eau-sédiment soit stable. Le procédé pour les expérimentations en configuration litée est le même jusqu'à la réalisation des litages. Une base de sédiment homogénéisé est placé dans le fond des carottes. Les litages sont ensuite réalisés par congélation de tranche de sédiment de 1 cm d'épaisseur du même diamètre que les tubes des carottes. Les litages sont constitués d'une alternance entre une couche de sable et une couche de vase pour un total de six tranches, soit 6 cm d'épaisseur, et donc trois couches de chaque granulométrie. La granulométrie utilisée reprend celle des expériences 1 et 2. Ainsi, l'expérience 3 (Exp 3) correspond à la granulométrie de l'expérience 1 mais en configuration litée et l'expérience 4 à celle de l'expérience 2 (tableau IV.1).

Tableau IV.1 – Composition granulométrique des sédiments utilisés pour les expérimentations. Les points (●) représentent la granulométrie de chaque couche pour les expérimentations en litage.

		Vase ($< 63 \mu\text{m}$)	Sable très fin $[100;160 \mu\text{m}]$	Sable fin $[160;315 \mu\text{m}]$	Sable moyen à grossier $[400;1000 \mu\text{m}]$
En mélange	Exp 1	30 %	70 %		
	Exp 2	40 %	20 %	20 %	20 %
Litée	Exp 3	●	●		
	Exp 4	●		●	

Une fois le sédiment stabilisé, les carottes sont placées en circuit d'eau de mer ouvert non filtré à 12°C et à l'obscurité complète (figure IV.2). Le choix de la température de 12°C se justifie par la fréquence des températures issue des données SOMLIT (Service d'Observation en Milieu LITtoral) de la bouée de Luc-sur-mer entre le 4 janvier 2007 et le 28 mai 2014 (<http://somalit-db.epoc.u-bordeaux1.fr/bdd.php>). Il s'avère que les données des températures de la baie de Seine montrent que les températures les plus fréquentes sont autour de 12°C et 18°C. Les premières expérimentations ayant été mise en

place en hiver, afin d'éviter un choc thermique aux organismes, la température de 12°C a été sélectionnée pour l'ensemble des expérimentations.

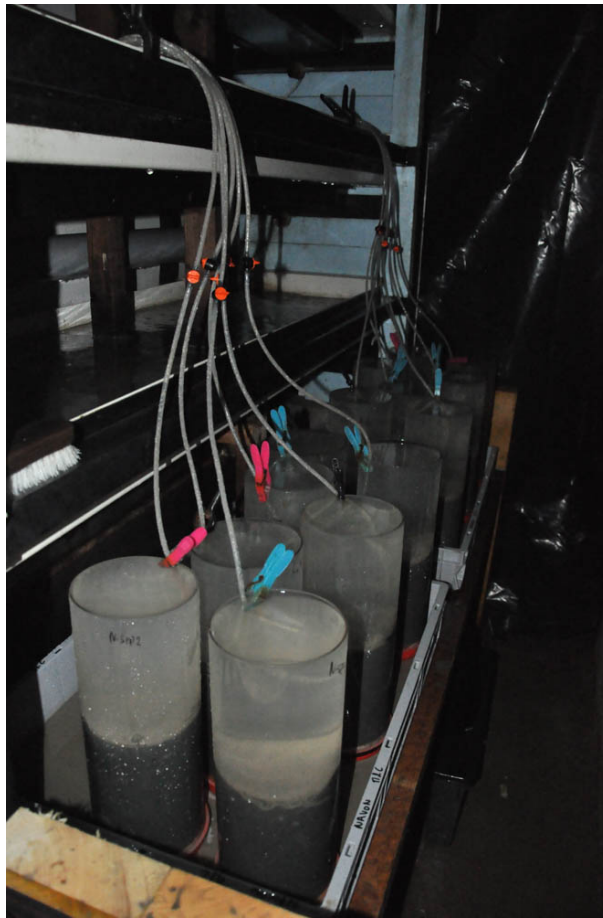


FIGURE IV.2 – Carottes en circuit d'eau de mer ouvert et à l'obscurité pour les expérimentations du remaniement sédimentaire. La circulation d'eau de mer se fait par écoulement gravitaire.

Les organismes, préalablement mesurés, sont ensuite déposés à la surface du sédiment. L'ajout des luminophores se fait au moins un jour après l'enfouissement des organismes. Pour les expérimentations des configurations en mélange (Exp 1 et 2), 10 g de luminophores sont déposés à la surface du sédiment. Les luminophores, d'une densité de $2,65 \text{ g.m}^{-3}$ semblable à celle du sédiment, sont utilisés suivant deux couleurs afin de distinguer deux gammes de taille. Les luminophores verts, avec une fluorescence vertes seront dénommés luminophores verts par la suite, correspondent aux tailles les plus fines, entre $40 \mu\text{m}$ et $100 \mu\text{m}$, et les luminophores rouges pour les plus grosses gamme de taille, de $125 \mu\text{m}$ à $400 \mu\text{m}$. Ainsi, pour éviter un éventuel biais de sélection des particules sédimentaires par les organismes, les proportions de luminophores entre les deux tailles correspondent à la

granulométrie du sédiment mis en place dans les carottes (tableau IV.2). Possédant une tension active très forte, les luminophores s'agglomèrent au contact de l'eau. Pour palier à ce problème, ils sont mélangés à une petite quantité de sédiment.

Tableau IV.2 – Quantité de luminophores utilisés selon la granulométrie de l'expérience. Les tailles colorées représentent la couleur des luminophores. Lorsqu'une taille a été utilisée selon deux couleurs pour différentes expériences, la couleur est affichée dans la colonne des expériences.

	Refus de tamis (μm)	Exp 1	Exp 2	Exp 3	Exp 4
Fraction fine	< 40	0,80 g	3,93 g	4,32 g	4,32 g
	40	0,95 g	0,40 g	0,54 g	0,54 g
	50	1,24 g	0,45 g	0,42 g	0,42 g
Sable très fin à moyen	63		0,55 g	0,42 g	0,42 g
	80		0,60 g	0,3 g	0,3 g
	100	2,44 g	0,60 g		
	125	2,62 g	0,65 g	1,8 g	0,66 g
	160	1,93 g	0,65 g	1,8 g	0,60 g
	200		0,73 g	1,8 g	0,72 g
	250		0,74 g	0,3 g	1,02 g
	315		0,68 g	0,3 g	1,44 g
	400				1,56 g
Total	vert	3 g	4,78 g	6 g	6 g
	rouge	7 g	5,22 g	6 g	6 g

Pour les expérimentations en configuration litée, 6 g de luminophores sont ajoutés entre chaque litage (tableau IV.2). L'eau surnageante est retirée des carottes pour le dépôt de la première tranche du litage de 1 cm d'épaisseur. Puis, les luminophores sont déposés à la surface de cette tranche. Ensuite, la deuxième tranche, correspondant au deuxième litage, est déposée par dessus la première tranche et les luminophores. Les luminophores correspondant à cette deuxième tranche sont déposés à leur tour et ainsi de suite jusqu'à la sixième tranche, celle de surface. Le litage est ainsi formé par une alternance de 3 couches sableuses avec 3 couches vaseuses pour un total de 6 cm d'épaisseur. Sur cette dernière tranche, les luminophores ne sont pas déposés immédiatement. Les carottes sont remises en eau et laissées ainsi pendant un jour afin que les tranches décongelent. Les luminophores sont ensuite déposés à la surface de cette dernière tranche. Cette fois-ci, les luminophores n'ont pas été mélangés à une petite partie de sédiment. En effet, après plusieurs essais, une solution a été trouvée pour faire perdre leur tension active aux luminophores et les rendre

hydrophiles. Dans un pilulier rempli d'eau, ils sont mélangés par un agitateur magnétique pendant une nuit (figure IV.3) et peuvent ensuite être déposés sans être mélangés à du sédiment. Les organismes peuvent enfin être introduits dans les carottes.

Après 15 jours d'incubation à l'obscurité totale et sans apport supplémentaire de nourriture que celui de l'eau de mer non filtrée, les carottes sont vidées de leur eau surnageante et congelées à -20°C . Chaque carotte est ensuite découpée transversalement tous les 2 mm ou 5 mm selon les espèces (voir section IV.1.1). Le sédiment des tranches est ensuite congelé pour être lyophilisé. Lorsque plus aucun luminophore n'est visible dans le sédiment de la carotte, le découpage est interrompu. A cette étape, le sédiment des tranches des expérimentations en litage est sous-échantillonné afin de faire une analyse par granulométrie laser. Une fois le sédiment lyophilisé, l'échantillon est ensuite broyé pour casser les agglomérats dus à la lyophilisation en faisant attention de ne pas casser les grains de sédiment et ainsi éviter qu'un luminophore cassé en plusieurs morceaux soit comptés comme des luminophores différents alors qu'ils en représentent un seul en réalité. Les sédiments broyés sont ensuite étalés dans une boîte de pétri et photographiés sous lampe UV afin que les luminophores soient fluorescents et se distinguent du reste du sédiment. Les photos sont réalisées avec un appareil photo reflex Nikon D5000 de 12 millions de

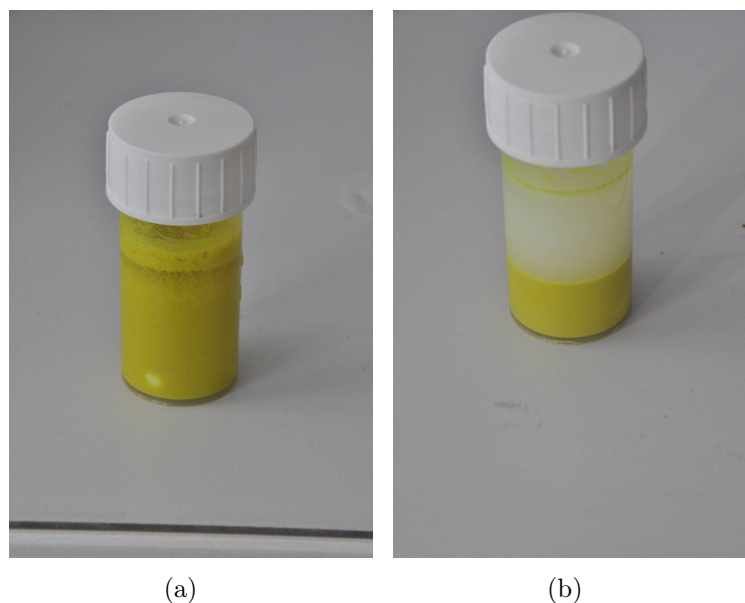


FIGURE IV.3 – Comparaison des luminophores avant agitation (a) et après une nuit d'agitation magnétique (b).

pixel. Les photos ont ainsi une résolution du pixel de $31,48\ \mu\text{m}$ de longueur sur $32,30\ \mu\text{m}$ de largeur.

Les luminophores sont ensuite comptés à l'aide d'un logiciel développé par Olivier Maire (Maire et al., 2008) du laboratoire EPOC de l'Université de Bordeaux 1 à la station marine d'Arcachon. A partir d'une zone d'intérêt (ROI pour Region Of Interest), les pixels correspondant à la fluorescence des luminophores (la distinction des couleurs entre vert et rouge est possible) sont dénombrés et un pourcentage des pixels correspondant aux luminophores par rapport au total de pixels contenus dans la ROI est calculé. On obtient ainsi un profil de luminophores en fonction de la profondeur.

A partir de ces profils et d'une routine MATLAB (Maire et al., 2008), des profils verticaux sont modélisés (Maire, 2006) et permettent d'obtenir un coefficient de biodiffusion (Db) et d'advection (Vb) en $\text{cm}^2.\text{an}^{-1}$. Le schéma présenté en figure IV.4 résume le protocole expérimental.

IV.1.1 Choix des espèces

A partir des connaissances des communautés macrobenthiques de la baie de Seine et de la bibliographie, six espèces de l'endofaune ont été sélectionnées :

- Une ophiure : *Acrocnida brachiata* ;
- Deux bivalves : *Abra alba* et *Phaxas pellucidus* ;
- Trois polychètes, deux sédentaires : *Owenia fusiformis* et *Lagis koreni*, un errant *Nephtys* spp.

Ce dernier n'est pas identifié à l'espèce du fait que certains critères d'identification sont portés au niveau des parapodes qu'il faut retirer de l'individu. Or, comme les individus à introduire dans les carottes doivent être en bonne santé, ils n'ont pas été identifiés à l'espèce.

Le choix de ces espèces s'est décidé par rapport à leur répartition en baie de Seine, leur abondance et également leur taille macroscopique sans être pour autant trop volumineuses pour des expérimentations en carotte. En effet, par leurs abondances et leurs associations à certains types sédimentaires, ces espèces sont depuis longtemps caractéristiques de bio-faciès sédimentaires au point de nommer ces bio-faciès par ces espèces depuis les premières prospections du macrobenthos à l'échelle de la baie de Seine (Gentil, 1976b) et confirmés

IV. Comment la macrofaune benthique remodèle la structure de son habitat :
expérimentations en mésocosmes

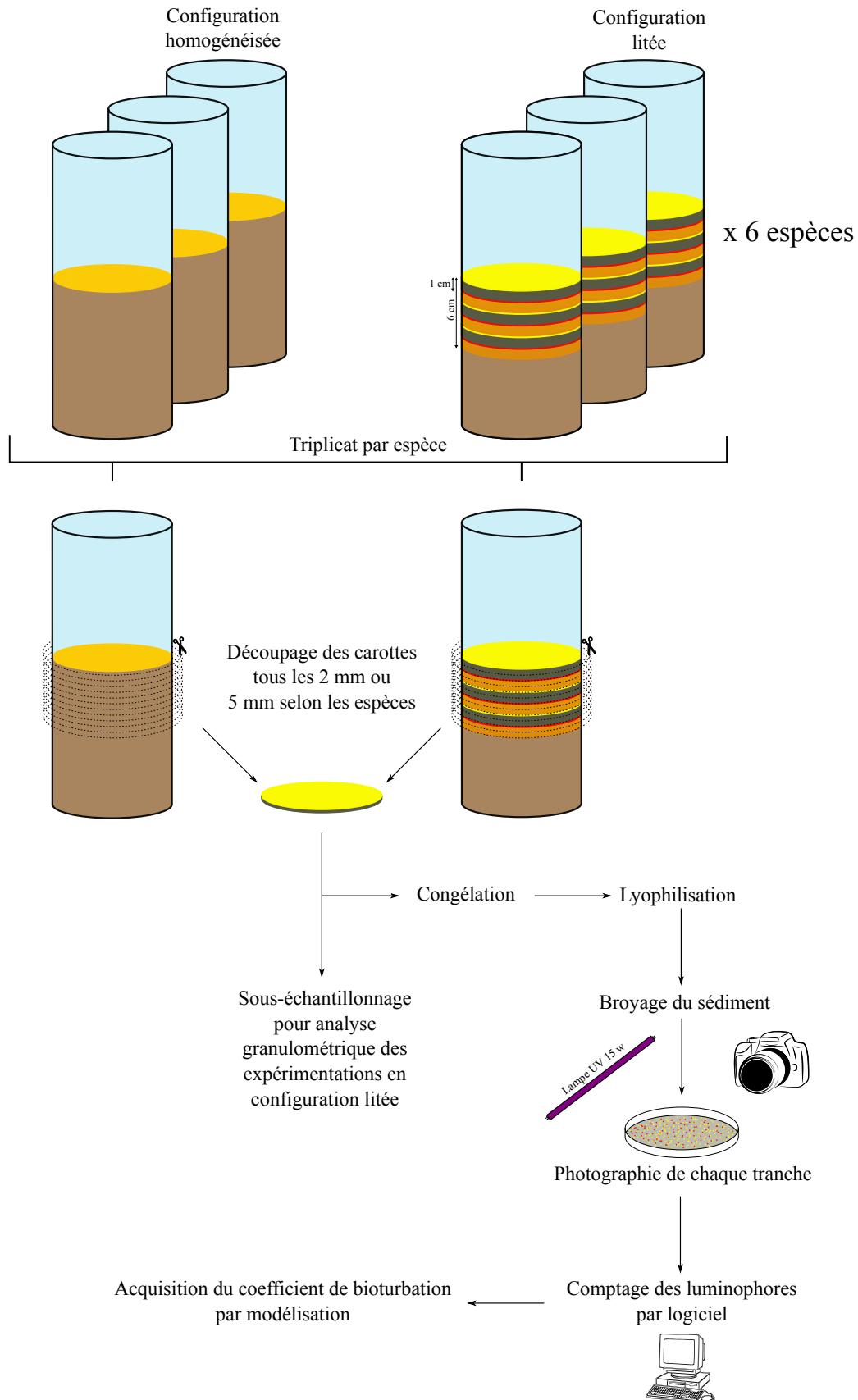


FIGURE IV.4 – Schéma du protocole expérimental pour les deux configurations sédimentaires testées.

par de nombreuses études ultérieures (Gentil and Cabioch, 1997; Janson, 2007; Alizier, 2011), ce qui fait d'elles des espèces emblématiques de la baie de Seine orientale. On retrouve par exemple la communauté des sables fins à très fins à *Abra alba* - *Lagis koreni* avec comme espèces caractéristiques *Abra alba* et *Phaxas pellucidus* pour les bivalves, les polychètes *Owenia fusiformis*, *Lagis koreni*, *Nephtys hombergii* et *Lanice conchilega* et deux espèces d'ophiures, *Ophiura ophiura* et *Acrocnida brachiata*.



Acrocnida brachiata est un échinoderme de l'ordre des Ophiurida, communément appelé ophiure. Cette ophiure vit dans les sables envasés dans lesquels elle s'enfouit en profondeur pour ne laisser dépasser que ses bras à la surface. C'est une espèce suspensivore et dépositivore de surface caractérisée comme un **biodiffuseur** (Queirós et al., 2013).

Abra alba est une espèce d'une durée de vie annuelle jusqu'à un maximum de 18 mois pour une taille de 12 à 14 mm de longueur avec un maximum de 18,2 mm (Dauvin, 1986). Cette espèce est surtout inféodée aux sables fins vaseux et hétérogènes envasés et peut présenter des densités de plusieurs milliers d'individus par m² (Dauvin et al., 1993). C'est une espèce qui se nourrit de particules nutritives et de microphytobenthos à la surface du sédiment grâce à son siphon inhalant de 4 à 5 cm de long. Elle est donc caractérisée comme un dépositivore de surface. C'est une espèce de subsurface à mobilité limitée et caractérisée de **biodiffuseur**, modifiant la surface du sédiment (Queirós et al., 2013). C'est une espèce qui a fait l'objet de nombreuses études sur son comportement de nutrition et de bioturbation (Grémare et al., 2004; Maire, 2006; Maire et al., 2007b,c; Bernard et al., 2012).



Phaxas pellucidus est une espèce que l'on peut assimiler aux bivalves communément appelés « couteaux ». Comme *Abra alba*, c'est un **biodiffuseur** à faible mobilité une fois enfouit dans le sédiment et strictement suspensivore (Queirós et al., 2013).

Owenia fusiformis est un polychète sédentaire fabricant un tube formé de grains de

sable, des morceaux de coquilles ou de piquants d'échinodermes. Cette espèce construit un seul et unique tube durant toute sa vie de 2 à 4 ans, qui peut faire entre 15 et 20 cm de long pour 2 à 5 mm de diamètre (Dales, 1957). Le



tube est plus grand que l'individu et rétréci à son extrémité inférieure (Noffke et al., 2009). La tête de l'individu, à l'autre extrémité, est constituée d'une courte couronne de tentacules frangés. L'animal vit la tête à la surface du sédiment, jusqu'à 2-3 cm au dessus, et grâce à des mouvements de rotations (Desroy et al., 1997), il récupère les particules nutritives de moins de 0,2 mm à la surface du sédiment, sinon elles sont rejetées ou utilisées pour la construction du tube (Dales, 1957). Il est donc dépositivore de surface mais également suspensivore selon les conditions hydrodynamiques (Dales, 1957). Avec des mouvements limités, c'est une espèce considérée comme **convoyeur vers le bas** modifiant la surface du sédiment (Queirós et al., 2013). L'individu a également la capacité de s'enfouir à nouveau par un mouvement de rotation s'il est complètement sorti du sédiment (Noffke et al., 2009). Les *Owenia fusiformis* sont présentes des eaux littorales aux zones abyssales jusqu'à 5 000 m de profondeur (Noffke et al., 2009). Elle est associée aux sédiments sablo-vaseux et peut atteindre des densités de plusieurs milliers d'individus par m² en baie de Seine (Ménard et al., 1990; Dauvin and Gillet, 1991).



Lagis koreni est un polychète annuel pouvant atteindre 6 cm de long, vivant dans un tube conique ouvert aux deux extrémités et évasé du côté de la tête. L'animal vit la tête en bas et se caractérise par un faisceau de soies en palettes lui permettant de creuser et de se stabiliser dans le sédi-

ment. La particularité de son tube est qu'il est constitué d'une seule rangée de grains de sédiment collés entre eux, le rendant assez fragile. Cette espèce vit dans les sables vaseux et peut atteindre des densités de plusieurs centaines d'individus par m² (Olivier et al., 1996). C'est un dépositivore de subsurface se nourrissant des particules nutritives contenues dans le sédiment grâce à ses longs tentacules. Elle est fixée dans la matrice sédimentaire (Queirós et al., 2013) et les post-larves peuvent se déplacer sur de grandes distances grâce à la sécrétion de mucus agissant comme une voile emportée par l'hydrodynamisme puis s'enfouir très rapidement une fois en contact avec le sédiment (Olivier et al., 1996; Desroy

et al., 1997). C'est une espèce participant activement à la bioturbation par un **convoyage vers le haut** (Queirós et al., 2013).

Les *Nephtys* sont un genre de polychètes mobiles, composé de 9 espèces en Manche, vivant en domaine intertidal comme subtidal et pouvant vivre 2-3 ans. Ce sont des espèces carnivores qui se déplacent dans la colonne de sédiment mais qui sont également capables de nager et sont



considérés comme **biodiffuseurs** (Clark, 1962; Queirós et al., 2013). Le cas particulier de ces espèces est qu'elles parcourent la colonne sédimentaire. De ce fait, une fois enfouie, elles peuvent ne pas remonter à la surface et perturber cette dernière et donc ne pas déplacer les luminophores de la surface. Ainsi, une deuxième couche de luminophores a été ajoutée aux alentours de 8 cm de profondeur afin de voir comment les *Nephtys* spp. perturbent la colonne sédimentaire en profondeur. Cela ne concerne évidemment que les expérimentations en configuration homogène.

Les six espèces ont été introduites selon les densités moyennes à maximales issues des données d'abondances des campagnes 2008 et 2009 du projet Seine-Aval COLMATAGE et également selon les possibilités de récolte et d'abondance des espèces au moment des expérimentations. Ainsi, dans chacune des carottes représentant une surface de 163 cm² (soit 0,0163 m²), sont introduits :

- 3 *Acrocnida brachiata*, soit 184 individus/m²;
- 10 *Abra alba*, soit 614 individus/m²;
- 3 *Phaxas pellucidus*, soit 184 individus/m²;
- 66 *Owenia fusiformis*, soit 4 053 individus/m²;
- 9 *Lagis koreni*, soit 553 individus/m²;
- 3 *Nephtys* spp., soit 184 individus/m².

Ainsi, pour chaque expérimentation, chaque espèce est réalisé en triplicat, ce qui fait un total de 19 carottes dont 18 pour les 6 espèces et une carotte témoin.

IV.2 Résultats des expérimentations

La première expérience a débuté le 25 février 2015, la deuxième expérience a commencé le 9 novembre 2015 pour toutes les espèces sauf *Abra alba* à cause du manque d'individus. Ainsi, les conditions de l'expérience 2 pour les *Abra alba* ont été réalisées en même temps que l'expérience 3 qui a débuté le 3 février 2016. Puis s'en est suivie l'expérience 4 à partir du 7 avril 2016.

IV.2.1 Taille des individus

La mesure des 6 espèces est réalisée suivant la longueur des individus sauf pour l'échinoderme *Acrocnida brachiata* pour laquelle la mesure correspond au diamètre du disque. Toutes les mesures ont été faites sur papier millimétré et sont données en millimètre. La distribution des tailles de chaque espèce pour chaque réplicat de chaque expérience est présentée en figure IV.5. Les noms de chaque carotte sont composés des initiales de l'espèce introduite dans la carotte ainsi qu'un numéro indiquant le réplicat de l'espèce. Ainsi, pour l'espèce *Abra alba*, le nom sera A.a suivi du numéro du réplicat, 1, 2 ou 3. Les résultats biométriques montrent quelques disparités des tailles notamment pour les espèces *Acrocnida brachiata* et *Phaxas pellucidus* qui sont les plus flagrantes. Afin de vérifier l'hypothèse que les gammes de tailles soient différentes entre les expériences, le test de normalité de Shapiro est d'abord réalisé pour ensuite utiliser un test paramétrique ou non afin d'évaluer si la taille peut être un facteur expliquant les différences de bioturbation observées.

Excepté pour le bivalve *Phaxas pellucidus*, le test de la normalité des données est significatif (test de Shapiro, $p\text{-value} < 0,01$). Ainsi, pour toutes les autres espèces, un test de Kruskal-Wallis est utilisé. Les tailles des individus sont comparées entre les expérimentations de même configuration. Ainsi, les tailles des individus d'une même espèce des expérimentations 1 et 2 sont comparées entre elles et de même pour les expérimentations 3 et 4. Dans le cas de l'espèce *Phaxas pellucidus*, une ANOVA à un facteur est effectuée, suivi d'un test post-hoc de Tukey afin d'identifier les différences.

Les résultats des tests montrent des tailles non significativement différentes pour *Lagis koreni* et *Nephtys* spp. entre les expériences 1 et 2 (tableau IV.3). En ce qui concerne les

expériences 3 et 4, seules *Lagis koreni* et *Owenia fusiformis* ont des tailles significativement différentes entre ces deux expérimentations (tableau IV.3). Ce facteur taille pourra donc être un élément des différences de bioturbation observées pour toutes les espèces sauf *Lagis*

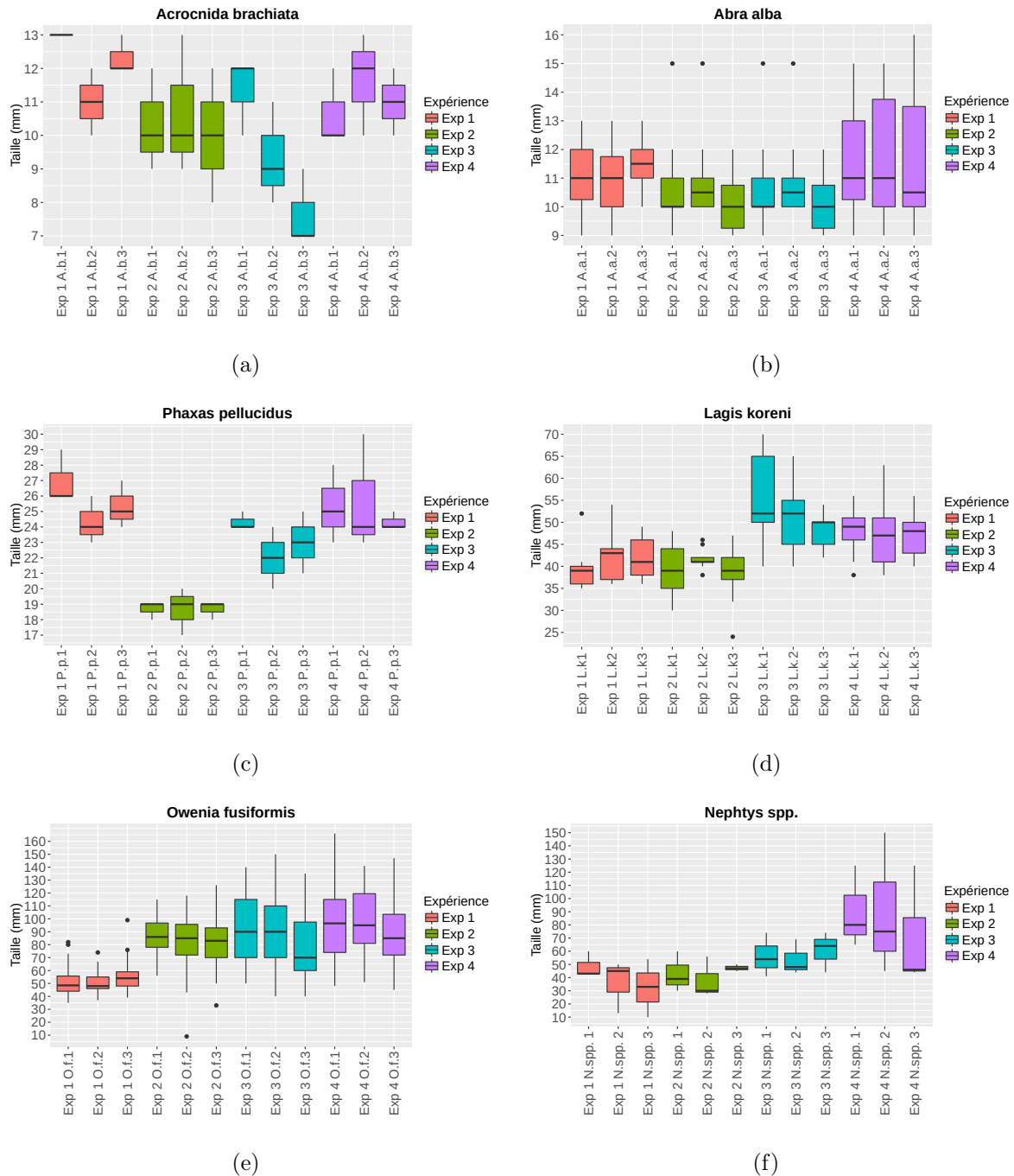


FIGURE IV.5 – Box-plot des tailles de chaque espèce pour chaque réplicat. Les couleurs représentent les différentes expérience. En (a) *Acrocnida brachiata*, (b) *Abra alba*, (c) *Phaxas pellucidus*, (d) *Lagis koreni*, (e) *Owenia fusiformis* et (f) *Nephtys spp.*.

koreni et *Nephtys* spp. dans les expériences 1 et 2, et seulement pour les espèces *Lagis koreni* et *Owenia fusiformis* dans les expériences 3 et 4.

Tableau IV.3 – Résultats des tests de comparaison des tailles de chaque espèce pour les expériences de même configuration. Les tests significatifs à 5 % sont symbolisés par des *, ceux significatifs à 1 % par ** et ceux significatifs à 0,1 % par ***.

	Exp 1 vs. Exp 2			Exp 3 vs. Exp 4		
<i>Acrocnida brachiata</i>	<i>p-value</i>	=	0,023*	<i>p-value</i>	=	0,058
<i>Abra alba</i>	<i>p-value</i>	=	0,042*	<i>p-value</i>	=	0,055
<i>Phaxas pellucidus</i>	<i>p-value</i>	<	0,001**	<i>p-value</i>	=	0,102
<i>Lagis koreni</i>	<i>p-value</i>	=	0,709	<i>p-value</i>	=	0,023*
<i>Owenia fusiformis</i>	<i>p-value</i>	<	0,001**	<i>p-value</i>	=	0,0044**
<i>Nephtys</i> spp.	<i>p-value</i>	=	0,7906	<i>p-value</i>	=	0,101

IV.2.2 Configuration hétérométrique homogène

A partir des photos des luminophores, trois profils sont obtenus. On obtient un profil des luminophores verts, correspondant aux fines particules, un profil des luminophores rouges, correspondant aux plus grosses particules et un profil total, correspondant à la somme des luminophores verts et rouges. Les profils de chaque espèce sont présentés en figure IV.6 pour l'expérience 1 et en figure IV.7 pour l'expérience 2.

Les profils des luminophores de l'expérience 1 se divisent en deux groupes. Le premier groupe [figures IV.6 (a), (c) et (f)] correspond aux profils peu perturbés montrant une décroissance très rapide du nombre de luminophores en fonction de la profondeur, et le deuxième groupe correspond aux profils avec une diminution du nombre de luminophores en fonction de la profondeur moins forte et une quantité de luminophore plus en profondeur dans les premiers centimètres de sédiment. Ce deuxième groupe de profils est représenté par les espèces *Abra alba* [figure IV.6 (b)], *Lagis koreni* [figure IV.6 (d)] et *Owenia fusiformis* [figure IV.6 (e)]. Pour *Abra alba* et *Owenia fusiformis*, les profils montrent une pénétration de luminophores jusqu'à 2,5 cm, et la pénétration des luminophores pour *Lagis koreni* est bien plus importante avec une pénétration jusqu'à environ 8 cm et un profil montrant une advection à 0,5 cm de profondeur. L'advection se définit comme un flux vertical descendant. Dans le cas des *Lagis koreni*, il s'agit d'un recouvrement de la surface du sédiment par du sédiment plus profond suite à un rejet par les organismes. Les

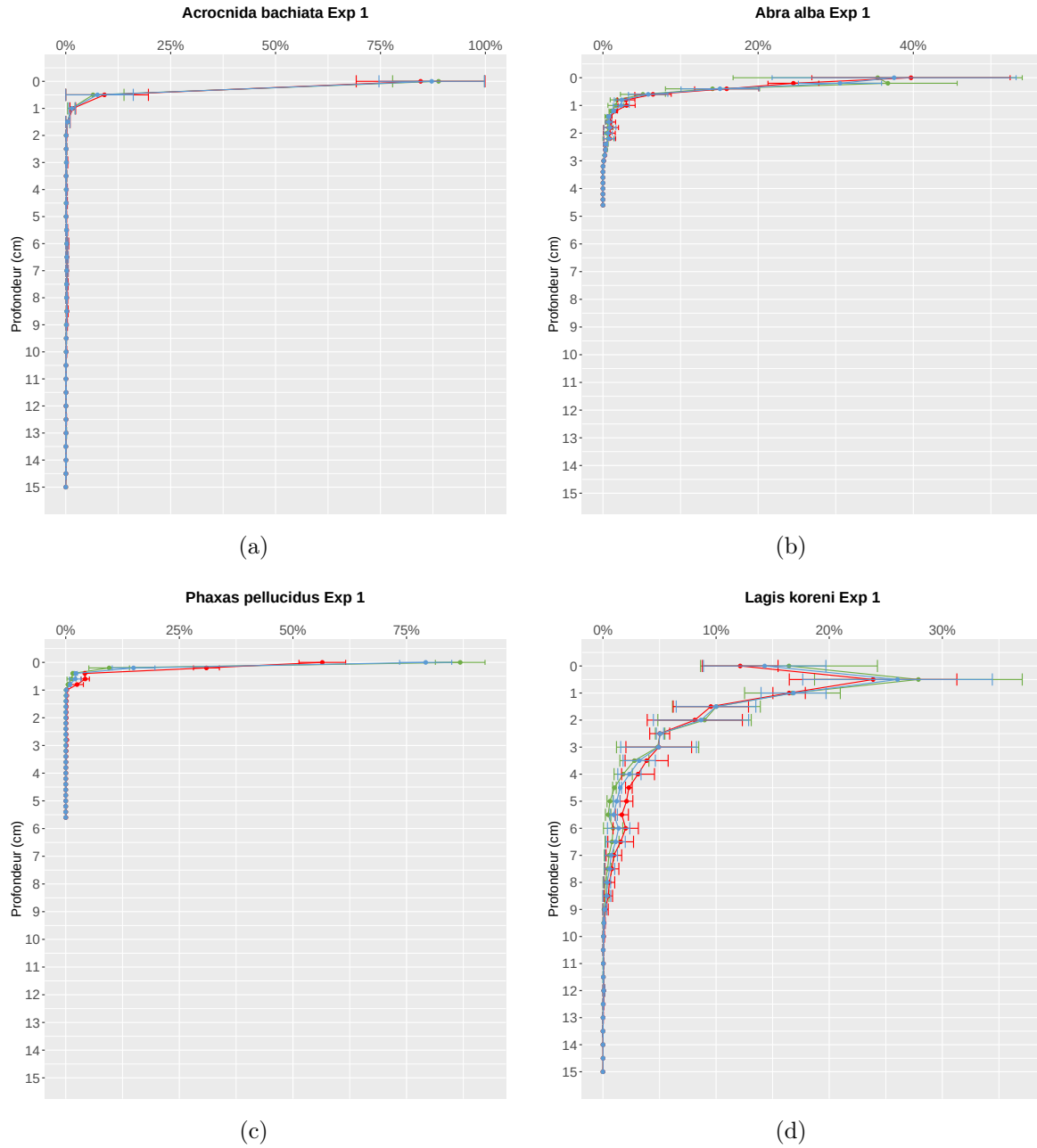


FIGURE IV.6 – Profils des moyennes ($\pm$ écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 1 [$< 63 \mu\text{m}$; $160 \mu\text{m}$] avec en vert le profil des luminophores vert, en rouge les luminophores rouges et en bleu le total des luminophores. En (a) *Acrocnida brachiata*, (b) *Abra alba*, (c) *Phaxas pellucidus* et (d) *Lagis koreni*

espèces du premier groupe de profil qui est représenté par les trois autres espèces [*Acrocnida brachiata*, *Phaxas pellucidus* et *Nephtys* spp., respectivement figure IV.6 (a), (c) et (f)] montrent une absence de luminophores au-delà du premier centimètre de sédiment.

IV. Comment la macrofaune benthique remodèle la structure de son habitat : expérimentations en mésocosmes

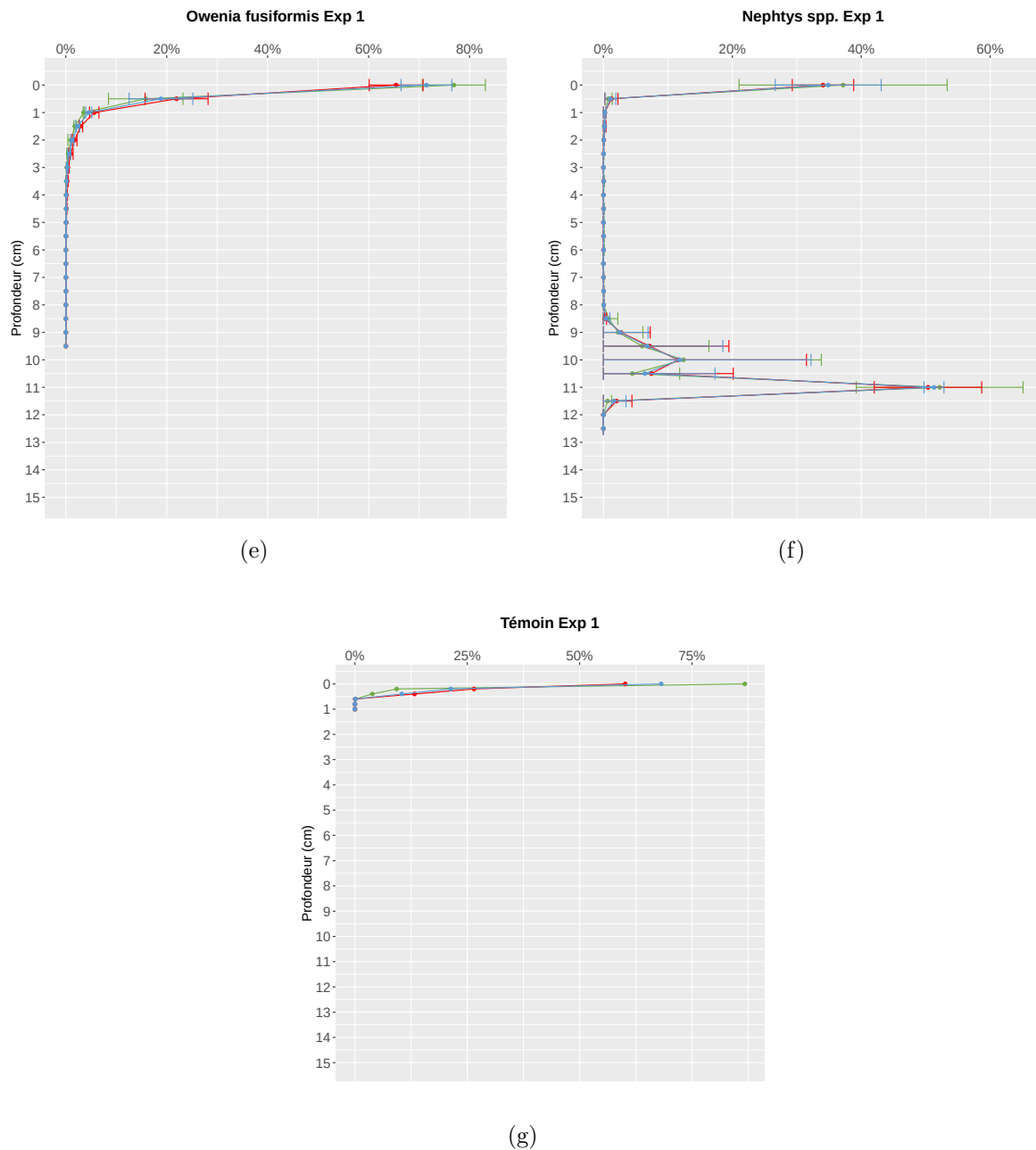


FIGURE IV.6 – Suite des profils des moyennes ($\pm$ écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 1 avec en (e) *Owenia fusiformis*, (f) *Nephtys* spp. et (g) le témoin.

Pour l'expérience 2 avec une granulométrie plus grossière (figures IV.7), les mêmes types de profils se dégagent des espèces à ceci près que, dans cette configuration, excepté les *Lagis koreni*, qui présentent des profils avec une pénétration des luminophores jusqu'à 6 cm de profondeur et une forte advection, les profils des autres espèces sont semblables et montrent une décroissance rapide de la quantité de luminophores indiquant

un faible remaniement de la surface sédimentaire. Les espèces ayant une pénétration des luminophores en profondeur dans la première expérience (*Abra alba* et *Owenia fusiformis*) montrent dans celle-ci des profils très proches des espèces qui n'avaient que peu perturbé la surface sédimentaire contenant les luminophores.

Les polychètes *Nephtys* spp. ont la particularité d'avoir une deuxième couche de luminophores en profondeur du fait de leur mode vie mobile. Au niveau de cette deuxième couche de luminophore, les deux conditions sédimentaires (Exp 1 et Exp 2) présentent les mêmes types de profils avec une pénétration des luminophores vers le haut sur environ 3 cm. Cette modification de la couche profonde de luminophores indique une activité des individus présents à cette profondeur. En revanche, l'absence de perturbation de la couche de luminophores de surface montre qu'une fois que les individus sont enfouis dans le sédiment, ils ne sont pas forcément remontés jusqu'à la surface.

Les calculs des coefficients de biodiffusion (Db) et d'advection (Vb) confirment le fort comportement bioturbateur des *Lagis koreni* observé sur les profils avec des valeurs entre 19,72 cm².an⁻¹ et 37,80 cm².an⁻¹ pour l'expérience 1 et des valeurs jusqu'à 25,57 cm².an⁻¹ pour l'expérience 2 (tableau IV.4). Cette forte capacité de remaniement sédimentaire avait déjà été notée visuellement sur les carottes des expérimentations (figure IV.8). Les photos montrent bien les perturbations engendrées par *Lagis koreni*. L'advection est également visible pour l'expérience 2 sur le zoom d'une des carottes [figure IV.8 (c)]. Cependant, il est à noter une forte variabilité entre les réplicats indiquée par les écart-types importants de l'expérience 1, alors que ces écart-types sont relativement faibles pour l'expérience 2. Les coefficients de bioturbation sont également en moyenne plus importants pour les luminophores de petite taille (verts) par rapport aux luminophores de plus grosse taille (rouges). Cette différence est d'autant plus flagrante pour l'expérience 2 avec un Db de 25,75 cm².an⁻¹ pour les luminophores verts et 0,49 cm².an⁻¹ pour les luminophores rouges. Cependant, la différence entre les deux expérimentations se note dans les Vb qui restent faibles pour l'expérience 1 et sont très forts pour l'expérience 2 excepté pour les luminophores verts. Pour cette espèce, on se retrouve donc avec de forts Db pour l'expérience 1 et les luminophores verts dans les deux expériences, mais avec de forts Vb uniquement pour l'expérience 2 avec les luminophores rouges et l'ensemble des luminophores.

IV. Comment la macrofaune benthique remodèle la structure de son habitat : expérimentations en mésocosmes

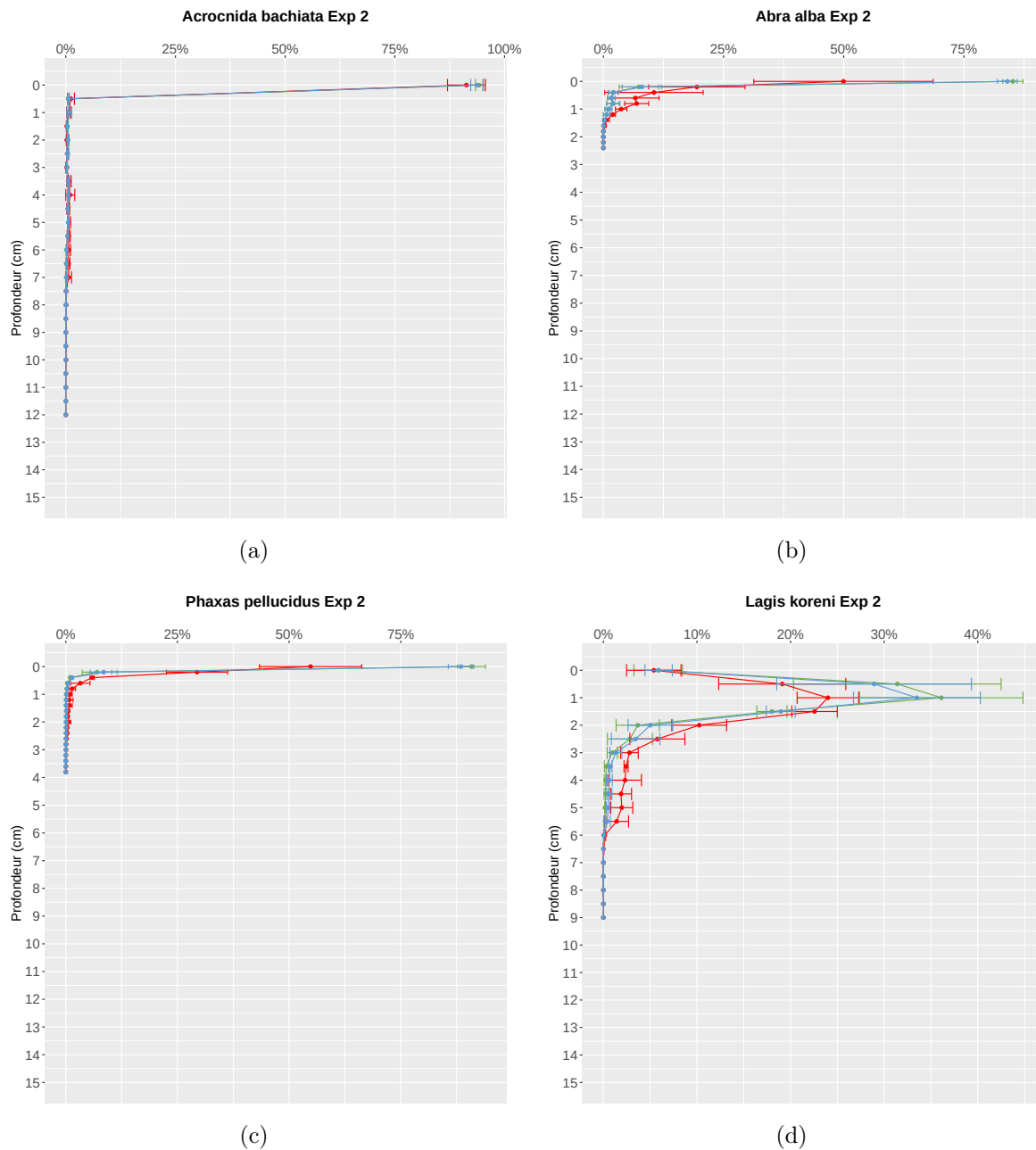


FIGURE IV.7 – Profils des moyennes ($\pm$ écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 2 [$< 63 \mu\text{m}$; $1000 \mu\text{m}$] avec en vert le profil des luminophores vert, en rouge les luminophores rouges et en bleu le total des luminophores. En (a) *Acrocnida brachiata*, (b) *Abra alba*, (c) *Phaxas pellucidus* et (d) *Lagis koreni*.

Les autres espèces montrent des coefficients de bioturbation très inférieurs aux coefficients observés pour *Lagis koreni*. *Acrocnida brachiata*, *Phaxas pellucidus* et les luminophores de surface de *Nephtys* spp. ont des Db inférieurs à 1 et ce pour les deux configurations sédimentaires (Exp 1 et Exp 2). Ces Db sont similaires aux Db du témoin

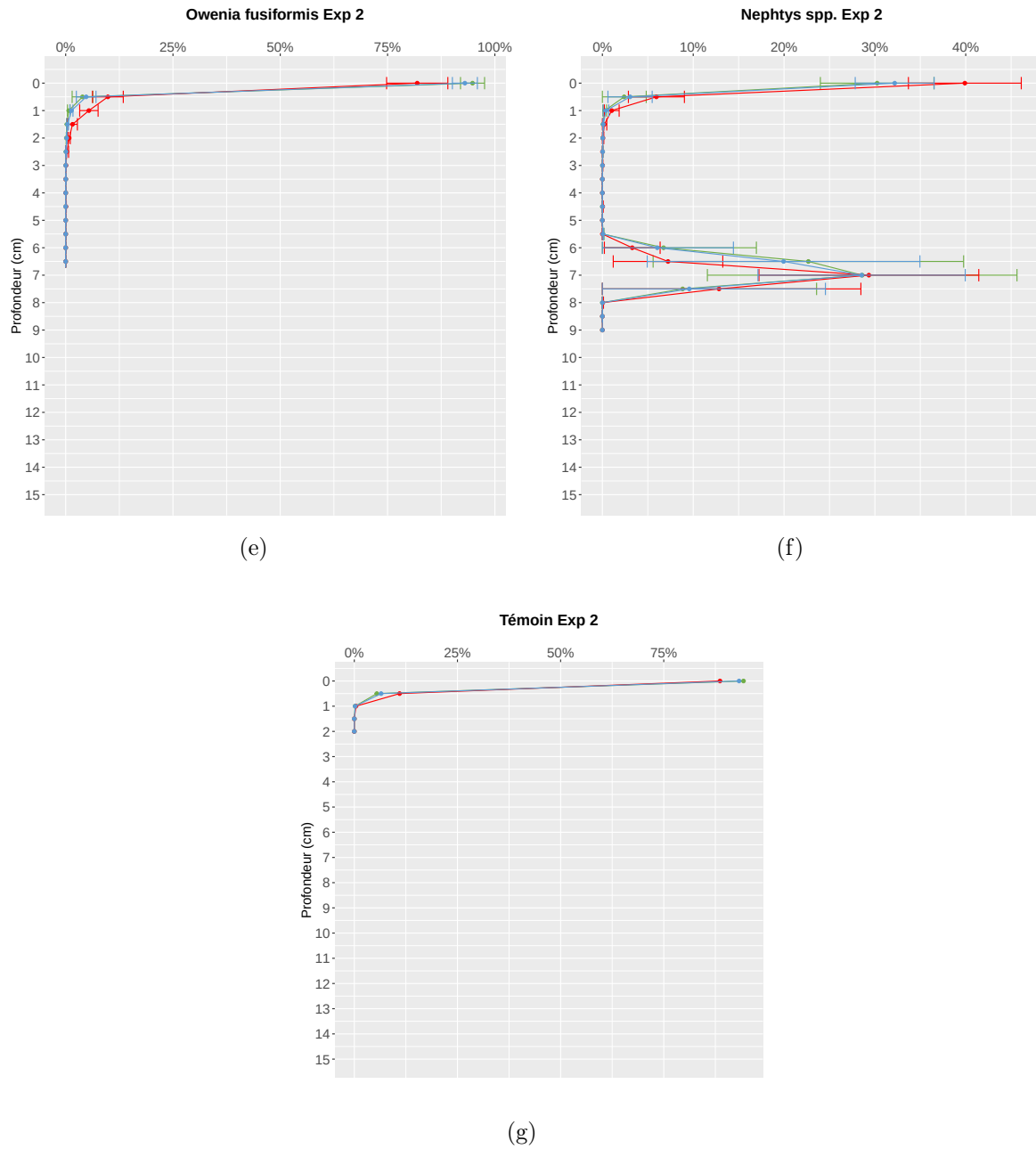


FIGURE IV.7 – Suite des profils des moyennes ($\pm$ écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 2 avec en (e) *Owenia fusiformis*, (f) *Nephtys* spp. et (g) le témoin.

et montrent un remaniement sédimentaire non discernable pour ces espèces. *Abra alba* montre également des Db inférieurs à 1 mais pour les luminophores rouges et l'ensemble des luminophores alors que les Db des luminophores verts sont de $1,55 \text{ cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ pour l'expérience 1 et $1,23 \text{ cm}^2 \cdot \text{an}^{-1}$ pour l'expérience 2 mais ce dernier avec un fort écart-type ($\pm 1,52$). Ces mêmes ordres de grandeurs se retrouvent également pour les *Owenia fusiformis*.

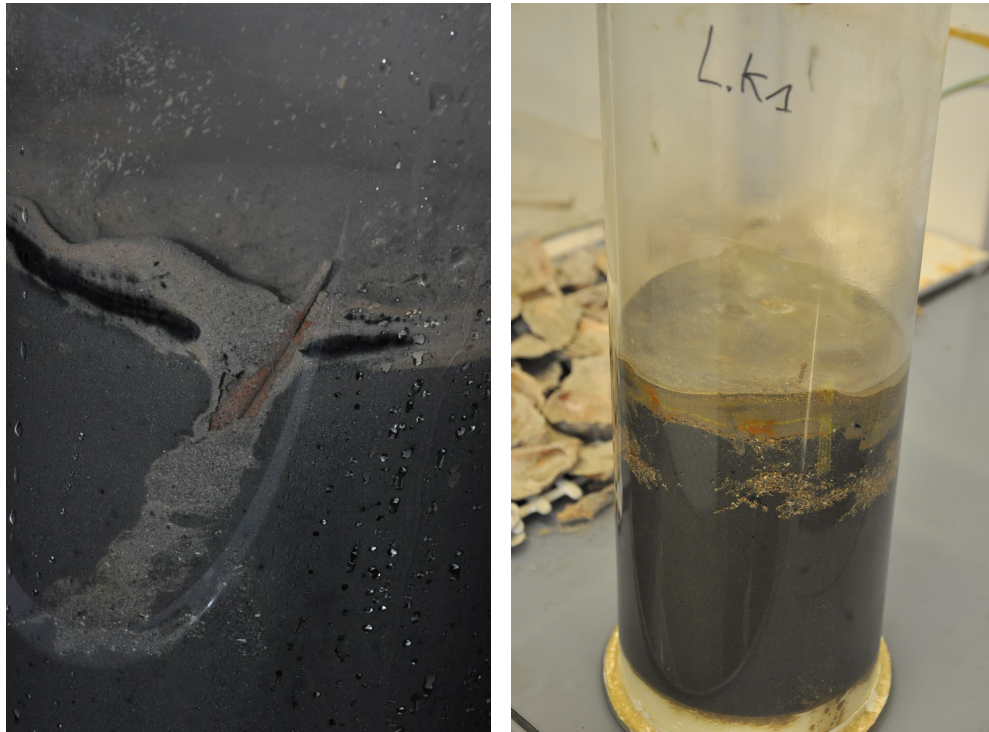
IV. Comment la macrofaune benthique remodèle la structure de son habitat :
expérimentations en mésocosmes

Tableau IV.4 – Coefficients moyens de bioturbation ($\pm$ écart-type) (Db) et d'advection (Vb) calculés d'après les profils de luminophores pour les expériences 1 et 2 et pour chacune des espèces selon les différentes tailles de luminophores.

		Expérience 1		Expérience 2	
		Db ($\text{cm}^2.\text{an}^{-1}$)	Vb	Db ($\text{cm}^2.\text{an}^{-1}$)	Vb
		($\pm$ écart-type)	($\pm$ écart-type)	($\pm$ écart-type)	($\pm$ écart-type)
<i>Acrocnida brachiata</i>	Vert	$0,86 \pm 0,61$	0	$0,51 \pm 0,10$	0
	Rouge	$0,65 \pm 0,35$	0	$0,44 \pm 0,02$	0
	Total	$0,97 \pm 0,72$	0	$0,43 \pm 0,04$	0
<i>Abra alba</i>	Vert	$1,55 \pm 0,87$	0	$1,23 \pm 1,52$	$0,09 \pm 0,15$
	Rouge	$0,88 \pm 0,36$	$0,81 \pm 0,70$	$0,12 \pm 0,02$	0
	Total	$0,97 \pm 0,39$	$0,62 \pm 0,54$	$0,12 \pm 0,02$	0
<i>Phaxas pellucidus</i>	Vert	$0,55 \pm 0,00$	0	$0,52 \pm 0,13$	$0,12 \pm 0,21$
	Rouge	$0,12 \pm 0,03$	0	$0,11 \pm 0,01$	0
	Total	$0,17 \pm 0,05$	0	$0,11 \pm 0,02$	0
<i>Lagis koreni</i>	Vert	$37,80 \pm 25,48$	$1,21 \pm 1,27$	$25,57 \pm 0,08$	$1,41 \pm 0,70$
	Rouge	$19,72 \pm 11,39$	$1,32 \pm 1,12$	$0,49 \pm 0,11$	$22,81 \pm 4,44$
	Total	$26,17 \pm 15,81$	$0,82 \pm 1$	$2,68 \pm 0,28$	$22,73 \pm 5$
<i>Owenia fusiformis</i>	Vert	$1,87 \pm 0,65$	0	$0,85 \pm 0,21$	0
	Rouge	$1,12 \pm 0,32$	0	$0,49 \pm 0,11$	0
	Total	$1,38 \pm 0,36$	0	$0,55 \pm 0,10$	0
<i>Nephtys</i> spp. Surface	Vert	$0,43 \pm 0,15$	0	$0,85 \pm 0,21$	0
	Rouge	$0,48 \pm 0,17$	0	$0,49 \pm 0,11$	0
	Total	$0,47 \pm 0,17$	0	$0,55 \pm 0,10$	0
<i>Nephtys</i> spp. Profondeur	Vert	$2,12 \pm 1,88$	0	$2,85 \pm 1,95$	0
	Rouge	$1,46 \pm 1,40$	0	$3,34 \pm 3,34$	$4,09 \pm 7,03$
	Total	$1,97 \pm 1,91$	0	$2,32 \pm 2,40$	$4,30 \pm 4,33$
Temoin	Vert	0,33	0,83	0,73	0
	Rouge	0,13	0,85	0,54	0
	Total	0,33	0,71	0,58	0

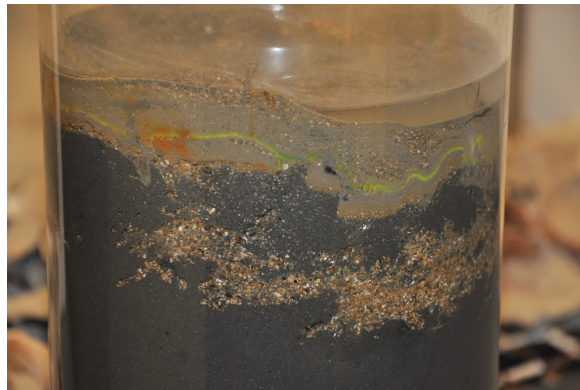
mis avec un Db maximal de $1,87 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ pour les luminophores verts. En revanche, les Db de l'expérience 2 sont tous inférieurs à ceux de l'expérience 1 avec un Db maximal de $0,85 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ toujours pour les luminophores verts. Les Db d'une valeur supérieure à 1 se retrouvent également chez les *Nephtys* spp. pour la couche profonde avec un Db maximal pour les luminophores verts de l'expérience 1 à $2,12 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ et un Db maximal de $3,34 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ pour les luminophores rouges de l'expérience 2. Les Db de l'expérience 2 sont tous supérieurs au Db de l'expérience 1 pour la couche profonde des *Nephtys* spp.

Le phénomène d'advection, déjà décrit pour *Lagis koreni* se retrouve seulement chez *Abra alba*, *Phaxas pellucidus* et *Nephtys* spp. pour la couche profonde. Pour *Abra alba*,



(a) Expérience 1

(b) Expérience 2



(c) Expérience 2 zoom de la photo (b)

FIGURE IV.8 – Photographies des carottes expérimentales de *Lagis koreni* en configuration hétérométrique homogène.

ce phénomène est présent sur les luminophores rouges et le total dans l'expérience 1 et seulement pour les luminophores verts de l'expérience 2. On retrouve également de l'advection pour *Phaxas pellucidus* uniquement pour les luminophores verts de l'expérience 2. Les coefficients d'advection restent néanmoins très faibles et sont du même ordre de grandeur que ceux observés chez le témoin. Ce coefficient d'advection chez le témoin n'était pas attendu et s'explique par le fait d'avoir mélangé les luminophores à du sédiment afin qu'il ne s'agglomère pas au contact de l'eau. *Nephtys* spp. présentent des Vb cette fois-

ci plus important pour la couche profonde. Ces coefficients d'advection se retrouvent uniquement pour l'expérience 2 pour les luminophores rouges et le total et ont des valeurs autour de 4 avec toutefois une forte variabilité ($\pm 7,03$ et $\pm 4,33$, respectivement pour les luminophores rouges et le total).

De manière générale, les luminophores de petite taille (verts) sont ceux pour qui le coefficient de bioturbation est le plus fort par rapport aux luminophores rouges pour une même espèce, et ce même lorsque les coefficients sont très faibles (par exemple *Phaxas pellucidus*) excepté pour la couche profonde de *Nephtys* spp. pour qui les coefficients de bioturbations sont plus importants pour les luminophores rouges dans l'expérience 2. La comparaison entre les deux conditions granulométriques (Exp 1 pour un mélange vase et sables très fins à fins, et Exp 2 pour un mélange de vase et sables fins à moyens-grossiers) montre des coefficients dans les mêmes ordres de grandeur. On note cependant pour l'espèce *Lagis koreni* une forte advection pour les luminophores rouges dans l'expérience 2 qui n'est pas présente lors de l'expérience 1. La couche en profondeur des *Nephtys* spp. présente aussi des coefficients d'advection pour les luminophores rouges pour l'expérience 2 qui ne sont pas présents dans l'expérience 1 et également des coefficients de bioturbation plus forts dans cette expérience avec les luminophores rouges.

Les comparaisons (ANOVA à un facteur) des coefficients (Db et Vb) entre les deux expérimentations pour chaque espèce et chaque couleur de luminophores montrent un effet significatif de la granulométrie uniquement chez *Abra alba*, *Lagis koreni*, *Owenia fusiformis* et *Nephtys* spp. pour la couche de surface (tableau IV.5). Hormis *Lagis koreni* où un effet de la granulométrie est significatif que pour le coefficient d'advection des luminophores rouges et du total, les coefficients de biodiffusion sont significatifs pour les luminophores rouges chez *Abra alba* et *Owenia fusiformis* alors que ce sont les coefficients des luminophores verts qui sont significativement différents pour la couche de surface des *Nephtys* spp. L'absence de différences significatives et les faibles coefficients de biodiffusion chez *Acrocnida brachiata* et *Phaxas pellucidus* montrent un comportement peu bioturbateur pour ces deux espèces. Les deux configurations granulométriques testées n'ont pas influencé ce comportement. Les résultats chez *Abra alba* et *Owenia fusiformis* montrent que la granulométrie n'a pas d'effet sur la bioturbation des particules fines (luminophores verts) mais sur les particules plus grosses (luminophores rouges), avec pour

conséquence une plus faible bioturbation sur les plus grosses particules de l'expérience 2. Pour ces deux espèces, les tailles des individus entre les deux expériences sont significativement différentes (voir section IV.2.1) avec des individus plus petits pour *Abra alba* et plus grands pour *Owenia fusiformis* dans l'expérience 2. Ainsi la diminution des coefficients de bioturbation pour les luminophores rouges chez *Abra alba* peut également être attribuée aux individus plus petits, mais ce raisonnement ne concorde pas avec les *Owenia fusiformis* qui sont plus grandes dans l'expérience 2, avec pourtant des coefficients de bioturbation plus faibles. Bien que les résultats des coefficients de bioturbation des *Lagis koreni* ont des ordres de grandeurs différents pour les luminophores rouges, ces différences ne sont pas significatives pour les coefficients de biodiffusion, mais le sont pour les coefficients d'advection. Les résultats traduisent un effet de la granulométrie sur les grosses particules qui ne sont pas transportées directement mais recouvertes par les particules

Tableau IV.5 – Résultats des ANOVAs entre les deux expérimentations (Exp 1 et Exp 2) pour les coefficients de bioturbation (Db) et d'advection (Vb). Les *p-value* des tests significatifs à 5 % sont symbolisés par des *, ceux significatifs à 1 % par ** et ceux significatifs à 0,1 % par ***.

Espèce	Luminophores	<i>p-value</i> Db	<i>p-value</i> Vb
<i>Acrocnida brachiata</i>	Vert	0,383	
	Rouge	0,350	
	Total	0,338	
<i>Abra alba</i>	Vert	0,767	0,374
	Rouge	0,021*	0,116
	Total	0,019*	0,117
<i>Phaxas pellucidus</i>	Vert	0,808	0,495
	Rouge	0,508	
	Total	0,138	
<i>Lagis koreni</i>	Vert	0,452	0,792
	Rouge	0,062	0,001***
	Total	0,062	0,002**
<i>Owenia fusiformis</i>	Vert	0,061	
	Rouge	0,032*	
	Total	0,019*	
<i>Nephtys</i> spp. surface	Vert	0,049*	
	Rouge	0,902	
	Total	0,516	
<i>Nephtys</i> spp. fond	Vert	0,665	
	Rouge	0,418	0,374
	Total	0,854	0,160

plus fines déplacées et éjectées à la surface. Le cas particulier de *Nephtys* spp., avec deux couches de luminophores à des profondeurs différentes, présente une différence significative seulement pour la bioturbation des petites particules sur la couche de surface, avec une augmentation de leur bioturbation dans la configuration plus grossière. Pour la couche en profondeur, bien que les coefficients de bioturbation soient plus importants dans l'expérience 2, ces différences ne sont pas significatives. Ce constat est également vrai pour les coefficients d'advection qui sont absents de l'expérience 1 et relativement importants dans l'expérience 2 mais avec une telle variabilité (écart-types supérieurs à la moyenne) rendant cette différence non significative.

IV.2.3 Configuration hétérométrique litée

Le même protocole a été utilisé pour traiter les expérimentations litées avec en plus, un sous-échantillonnage pour analyses par granulométrie laser afin d'observer l'évolution des litages du point de vue granulométrique. Pour des raisons de calendrier, le comptage des luminophores a pu être réalisé seulement pour la première expérience litée (Exp 3) et non pour la deuxième (Exp 4). Les analyses granulométriques ont cependant été effectuées pour ces deux expérimentations.

Les profils de luminophores de l'expérience 3 sont présentés en figure IV.9. Les profils montrent l'alternance entre les luminophores verts et les luminophores rouges représentant les litages. Cette alternance est très flagrante pour les espèces *Owenia fusiformis*, *Nephtys* spp. et le témoin. Cependant, il est à noter que les pics respectifs de chaque couleur de luminophore ne correspondent pas avec leur position de dépôt. Par exemple, les luminophores verts ont été déposés à la surface du sédiment sur la première couche de vase d'un centimètre. En-dessous de cette couche de vase, ont été déposés les luminophores rouges sur la couche de sable sous-jacente d'un centimètre également et ainsi de suite. Ainsi, on devrait retrouver un pic de luminophores verts en surface, un pic de luminophores rouges à 1 cm de profondeur, un pic de luminophores verts à 2 cm de profondeur, un rouge à 3 cm et ceci jusqu'à 6 cm de profondeur (voir schéma du protocole en figure IV.4). Il est plausible d'attribuer cette modification à la macrofaune introduite dans les carottes bien qu'il a été montré que certaines espèces testées sont peu bioturbatrices (voir section IV.2.2) mais cette inversion des pics de luminophores est aussi présente chez le témoin et

suggère plutôt un effet méthodologique de l'expérimentation. Par conséquent, le modèle utilisé pour le calcul des coefficients de biodiffusion (Db) et d'advection (Vb) n'a pas pu être adapté à la configuration en litage et le calcul de ces coefficients n'a pu se faire.

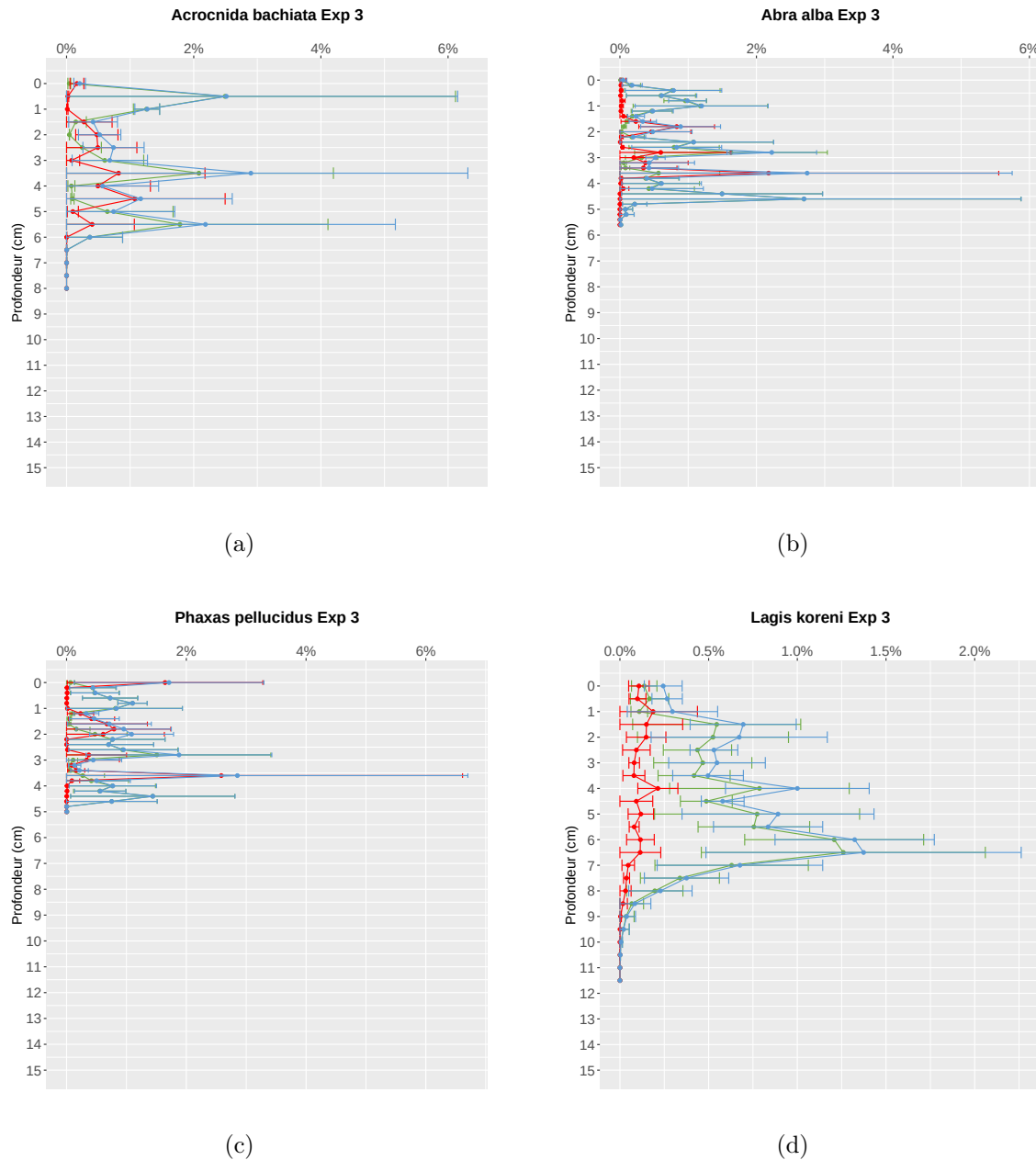


FIGURE IV.9 – Profils des moyennes ($\pm$ écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 3 avec en vert le profil des luminophores vert, en rouge les luminophores rouges et en bleu le total des luminophores. En (a) *Acrocnida brachiata*, (b) *Abra alba*, (c) *Phaxas pellucidus* et (d) *Lagis koreni*.

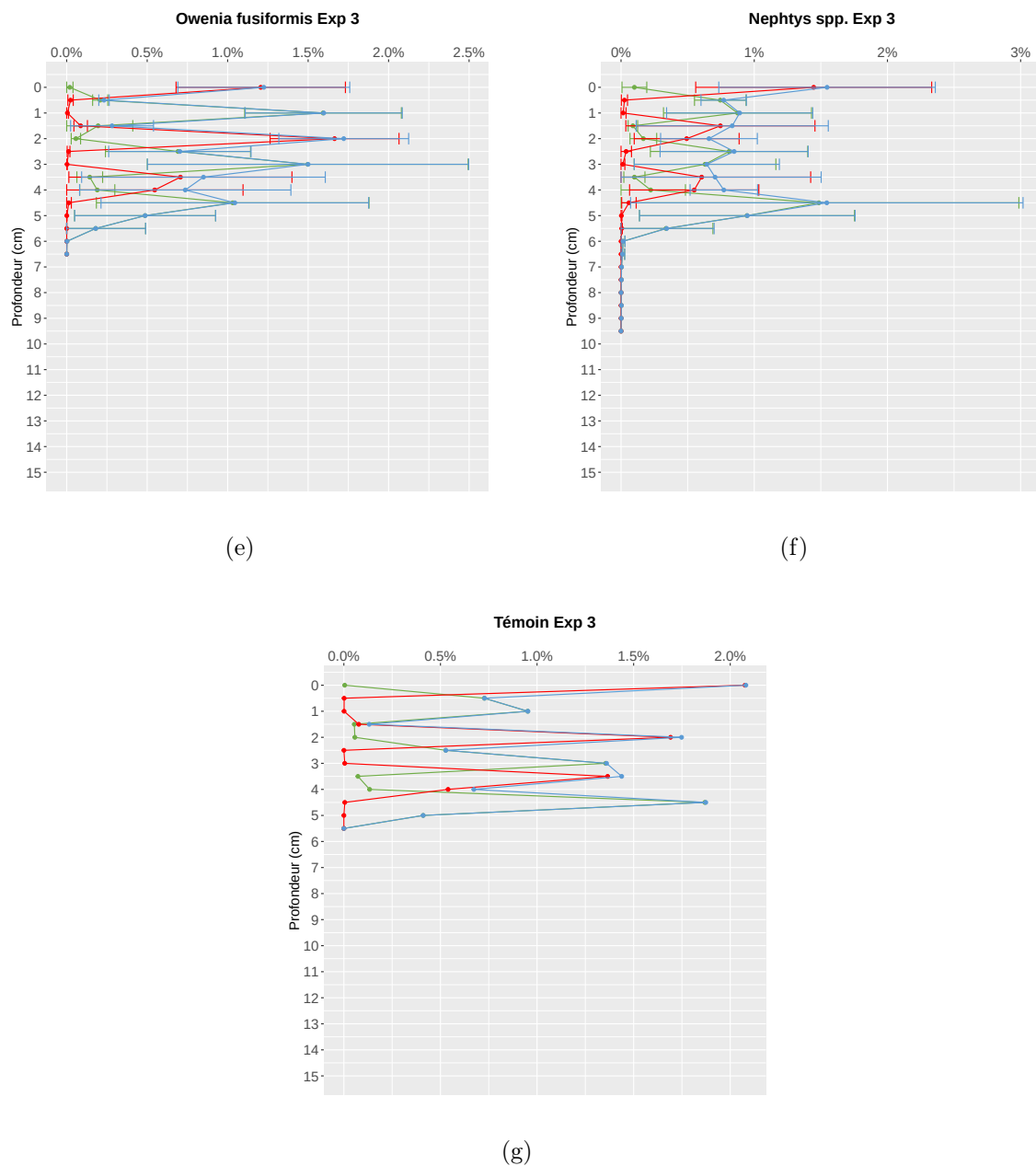
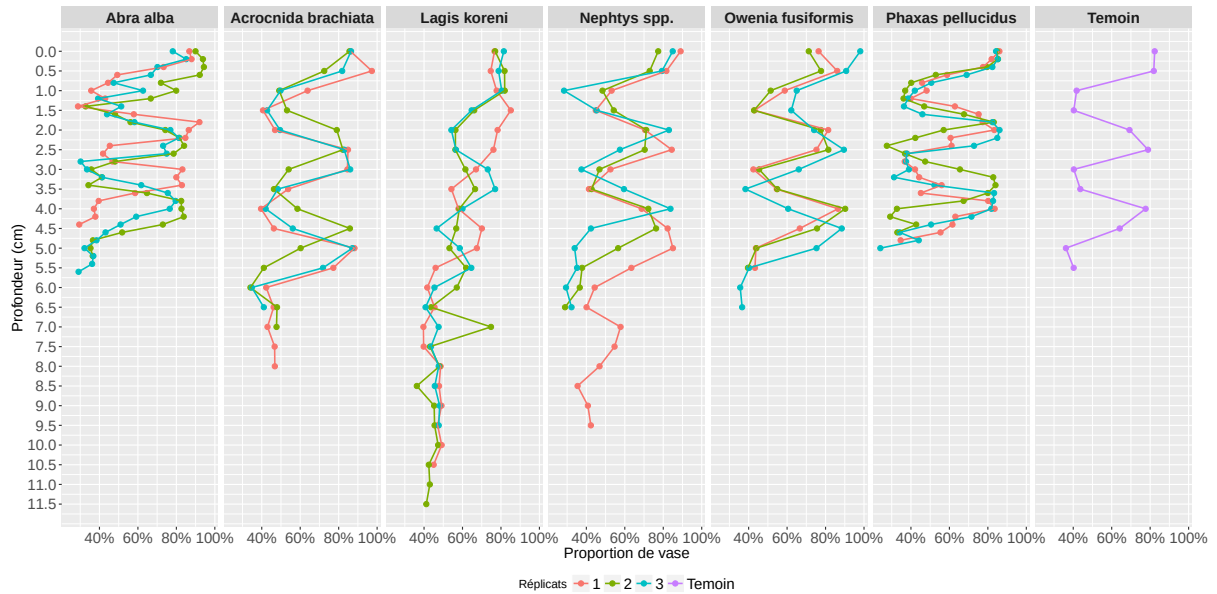
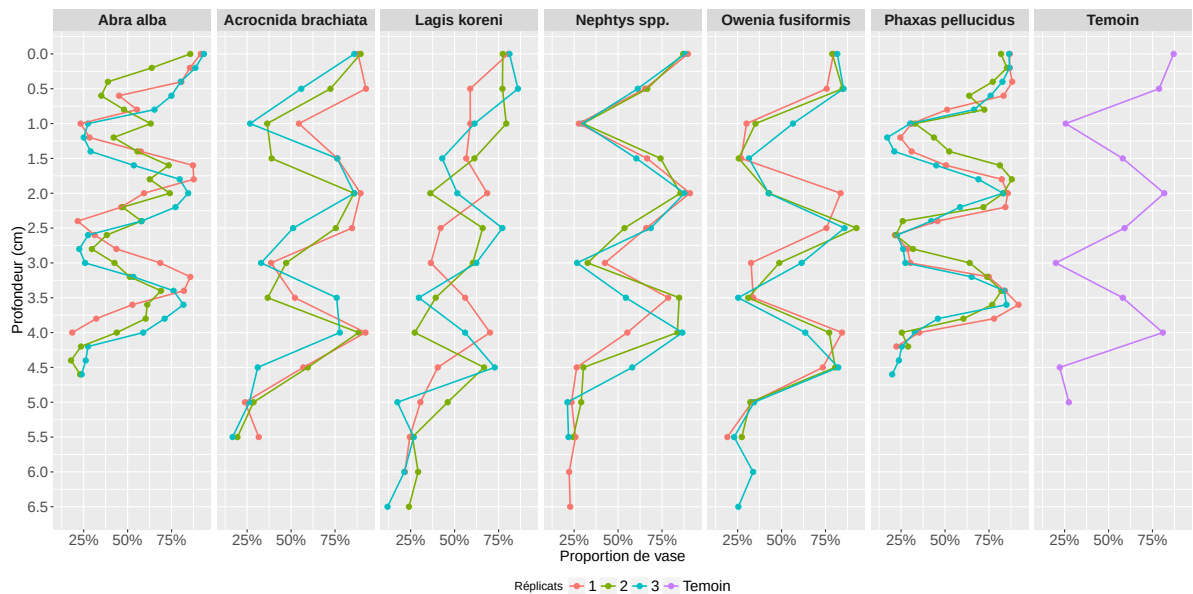


FIGURE IV.9 – Suite des profils des moyennes ($\pm$ écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 3 (e) *Owenia fusiformis*, (f) *Nephtys* spp. et (g) le témoin.

En revanche, les analyses granulométriques confirment la persistance des litages initiaux avec la première couche de vase suivie de la couche sableuse et ainsi de suite (figure IV.10). Cette figure IV.10 représente les profils de la fraction vaseuse des réplicats de chaque espèce pour l'expérience 3 (a) et l'expérience 4 (b). Les profils des fractions sableuses ne sont pas présentés étant donné qu'ils correspondent au négatif des profils vaseux, c'est-à-dire qu'une faible proportion de vase correspond au litage sableux. Ainsi les



(a)



(b)

FIGURE IV.10 – Profil des pourcentages de vase de chaque réplicats pour chaque espèce pour les expérience 3 (a) et 4 (b).

analyses granulométriques corroborent l'effet méthodologique supposé lors de l'analyses des profils de luminophores.

Ces profils granulométriques permettent de mettre en évidence la modification des litages induit par la macrofaune introduite. Pour certaines espèces (*Acrocnida brachiata*, *Phaxas pellucidus*, *Owenia fusiformis* et *Nephtys spp.*), les profils granulométriques repro-

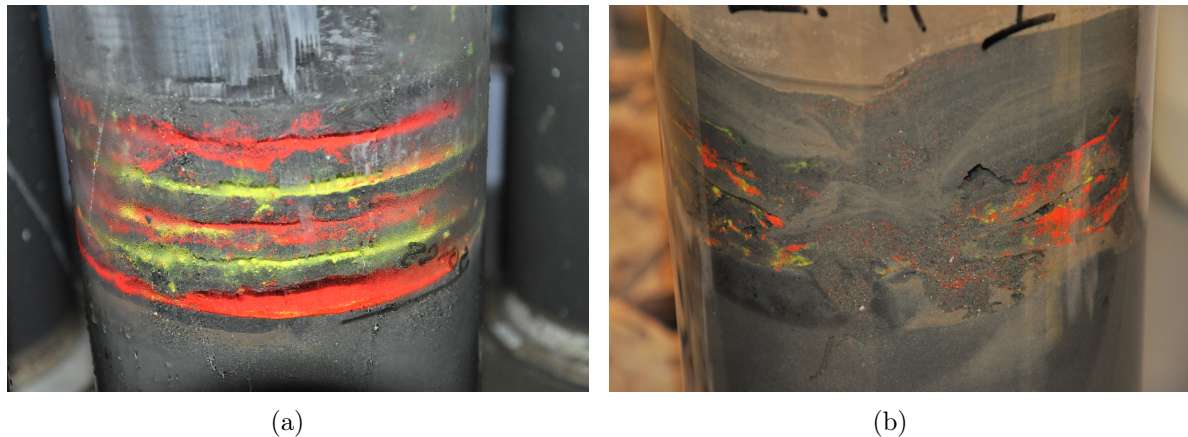


FIGURE IV.11 – Photographie des litages de l'expérience 3 lors de leur mise en place (a) puis après 15 jours d'incubations avec *Lagis koreni* montrant les conséquences de sa capacité bioturbatrice (b).

duisent l'alternance entre une forte abondance de vase correspondant au litage vaseux, et une faible abondance de vase correspondant au litage sableux. Les profils de ces espèces sont proches du profil granulométrique du témoin. Pour les deux autres espèces, *Abra alba* et *Lagis koreni*, on peut observer certaines modifications dans la série de litage particulièrement dans les tranches de surface jusqu'à environ 2 cm pour *Abra alba* et environ 3-4 cm pour *Lagis koreni*. Les observations visuelles sur les carottes sont cependant plus spectaculaires que les profils granulométriques dans le cas des *Lagis koreni*, montrant une déstructuration des litages très importantes (figure IV.11). Les profils de ces dernières sont particulièrement modifiés en surface avec une tendance à la disparition du premier litage sableux et ce dans les deux expérimentations (Exp 3 et Exp 4). Afin de tester l'influence de la macrofaune sur les litages, les profils granulométriques de chaque réplicat de chaque espèce sont comparés au profil du témoin par une corrélation de Spearman (tableau IV.6). Ainsi lorsque la corrélation est forte et significative, ceci indique que le profil testé est très proche du profil du témoin et donc qu'il n'y a eu que très peu de modifications. En revanche, lorsque la corrélation n'est pas significative et que le coefficient de corrélation est faible, alors le profil testé n'est pas proche du profil du témoin et l'on peut en déduire que la granulométrie a été modifiée par rapport à l'état initial.

Les corrélations entre les profils granulométriques des carottes contenant des organismes et ceux du témoin montrent des corrélations significatives pour au moins un réplicat de chaque espèce dans au moins une expérience. Hormis *Abra alba* et *Owenia fusiformis*

Tableau IV.6 – Résultats des corrélations de Spearman entre les profils de la proportion en vases ($< 63 \mu\text{m}$) des réplicats des espèces et le profil du témoin. Les p -value des corrélations significatives à 5 % sont symbolisés par des *, ceux significatifs à 1 % par ** et ceux significatifs à 0,1 % par ***.

Espèce	Carotte	Exp 3		Exp 4	
		r_s	p -value	r_s	p -value
<i>Acrocnida brachiata</i>	A.b1	0,14	0,667	0,77	0,008**
	A.b2	0,64	0,030*	0,75	0,012*
	A.b3	0,01	0,991	0,83	0,003**
<i>Abra alba</i>	A.a1	0,33	0,385	-0,02	0,982
	A.a2	0,92	0,000***	0,55	0,104
	A.a3	0,84	0,001***	0,90	0,001***
<i>Lagis koreni</i>	L.k1	0,25	0,430	0,77	0,008**
	L.k2	0,20	0,543	-0,16	0,634
	L.k3	0,16	0,619	0,20	0,558
<i>Nephtys</i> spp.	N.spp1	0,44	0,154	0,74	0,013*
	N.spp2	0,74	0,008**	0,81	0,004**
	N.spp3	0,80	0,003**	0,88	0,001***
<i>Owenia fusiformis</i>	O.f1	0,83	0,001***	0,79	0,006**
	O.f2	0,85	0,001***	0,25	0,468
	O.f3	0,58	0,052	0,17	0,614
<i>Phaxas pellucidus</i>	P.p1	0,52	0,133	0,60	0,097
	P.p2	0,08	0,838	0,45	0,230
	P.p3	0,83	0,003**	0,78	0,012*

qui ont plus de corrélations significatives dans l'expérience 3 que dans l'expérience 4, les autres espèces montrent une modification des litages plus faible dans la configuration sédimentaire de l'expérience 4. *Acrocnida brachiata* et *Nephtys* spp. sont les seules espèces à présenter tous leurs profils de l'expérience 4 comme identiques aux témoins suggérant aucune modification de la granulométrie, alors que pour l'expérience 3, *Nephtys* spp. n'a qu'un réplikat différent du témoin et *Acrocnida brachiata* en a deux, avec un décalage des litages en profondeur et une augmentation de la fraction vaseuse en surface [figure IV.10 (a)]. *Abra alba* et *Owenia fusiformis* présentent toutes deux un seul réplikat différent du témoin pour l'expérience 3 et deux différents pour l'expérience 4. Dans les deux expériences, les profils différents de ceux du témoin pour *Abra alba* montrant un décalage du litage vers le haut tout en conservant la succession du litage. Quant aux *Owenia fusiformis*, les profils différents du témoin révèlent un décalage du litage vers le bas dans les deux expériences. Seul un réplikat dans chaque expérience correspond au profil du

témoin pour *Phaxas pellucidus*. Les profils différents présentent également un décalage vers le haut des litages et particulièrement entre 3 et 4 cm dans les deux expériences. Même si pour ces 5 espèces des différences ont été observées par rapport aux témoins dans les deux expériences, les profils conservent néanmoins la structure initiale en litage montrant une modification minime de la structure sédimentaire. Par contre, l'espèce *Lagis koreni* se différencie des autres espèces par la modification des litages. Un seul réplikat de l'expérience 4 n'est pas différent du profil du témoin. Pour les autres, l'absence de corrélation confirme les observations mentionnées précédemment montrant l'envasement des deux premiers centimètres de surface par une proportion de vase encore importante entre 1 et 2 cm de profondeur alors qu'il y avait initialement un litage de sable à cette profondeur, et ce dans les deux expériences. Au-delà de 2 cm, l'alternance d'une couche de vase avec une couche de sable se retrouve mais en décalage avec le témoin. Ce décalage est présent dans les deux expérimentations avec toutefois des profils différents entre le réplikat 1 et les réplikats 2 et 3 dans l'expérience 3 alors que les réplikats différents du témoin dans l'expérience 4 produisent la même évolution des profils. L'analyse des tailles des individus (section IV.2.1) a montré une différence significative entre les individus de l'expérience 3 et ceux de l'expérience 4 pour *Owenia fusiformis* et *Lagis koreni*. Les tests montrent que les *Owenia fusiformis* sont en moyenne plus petites dans l'expérience 3, expérience pour laquelle il y a moins de modifications de la granulométrie que dans l'expérience 4. En ce qui concerne *Lagis koreni*, ce sont les individus de l'expérience 4 qui sont en moyenne plus petits. L'unique réplikat qui n'est pas différent du témoin en terme de granulométrie est également dans l'expérience 4 et il est donc possible que cette différence soient attribuable à la taille des individus de ce réplikat.

IV.3 Discussion sur la bioturbation en milieux hétérométriques

L'objectif de la partie expérimentale de la thèse était d'observer l'impact que peut avoir certains organismes sur la structure sédimentaire d'une carotte au travers de deux configurations sédimentaires hétérométriques : une première configuration hétérométrique en mélange, c'est-à-dire sans structure interne, et une deuxième configuration hétéromé-

trique mais cette fois-ci organisée en litage par une alternance de deux granulométries distinctes d'un centimètre d'épaisseur chacune sur un total de 6 cm de hauteur sédimentaire. La méthodologie exploitée est une méthode déjà très utilisée pour le suivi du remaniement sédimentaire selon différentes conditions comme la température, la disponibilité nutritive, la comparaison de différentes espèces etc. (Mahaut and Graf, 1987; Gerino, 1990; Gerino et al., 1998; Solan et al., 2004; Mermillod-Blondin et al., 2005; Maire, 2006; Gerino et al., 2007; Gilbert et al., 2007; Maire et al., 2007b,c; Bernard et al., 2012; Renz and Forster, 2013). Dans cette partie expérimentale, l'effet de la granulométrie est testée sur le comportement bioturbateur de six espèces.

Les résultats ont montré qu'une espèce se distingue parmi les cinq autres par sa capacité bioturbatrice très importante avec un Db moyen maximal de $37,80 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ pour les particules de petite taille (tableau IV.4). Cette espèce, *Lagis koreni* est connue pour être une espèce à forte bioturbation remobilisant les 5-6 premiers centimètres de sédiment par une advection verticale des particules sélectionnées (Gordon, 1966; Rhoads, 1967; Ronan, 1977; Bromley, 1990). La conséquence de son activité bioturbatrice est une homogénéisation de la couche sédimentaire sur les 5 premiers centimètres. Gordon (1966) a estimé le remaniement sédimentaire de *Pectinaria gouldii* à 600 g de sédiment par an et par individu en milieu intertidal. Les résultats obtenus concordent avec les observations de la bibliographie par le fort coefficient de biodiffusion mais également par la présence d'advection particulièrement élevée dans l'expérience 2 confirmant le statut de convoyeur vers le haut de l'espèce (Queirós et al., 2013). L'homogénéisation observée dans la bibliographie a également été mise en évidence dans les expérimentations en configuration litée avec une atténuation des litages de la surface à 3-4 cm.

Les cinq autres espèces peuvent être considérées comme très faiblement bioturbatrices voire non bioturbatrices dans le cadre de ces expérimentations. C'est le cas pour *Acrocnida brachiata* et *Phaxas pellucidus* qui présentent des coefficients de biodiffusion inférieurs à $1 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ n'excédant pas $0,5 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ pour *Phaxas pellucidus* et avec des coefficients d'advection faibles voire nuls pour l'expérience 2. Des valeurs de coefficient de biodiffusion pour une autre espèce d'ophiure, *Amphiura filiformis*, montrent cette espèce comme un organisme très bioturbateur avec des coefficients de biodiffusion de l'ordre de $35 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ (Gilbert et al., 2003) alors que d'autres études (Gilbert et al., 2007) montrent un coefficient

de biodiffusion pour la même espèce de l'ordre de $1 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ voire $0,7 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ (Gilbert, 2003), correspondant au même ordre de grandeur que les coefficients obtenus dans les expériences 1 et 2. Gilbert et al. (2007) attribue cette différence de coefficient de biodiffusion aux densités des individus avec pour le coefficient de biodiffusion de $35 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$, une densité d'environ 2500 ind./m^2 alors que le coefficient de biodiffusion de $1 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ a été obtenu avec des densités d'environ 750 ind./m^2 . Or dans le cas de cette étude, les densités d'*Acrocnida brachiata* utilisées sont de l'ordre de 140 ind./m^2 , bien inférieures aux densités des études cités précédemment. Il n'a pas été trouvé de référence bibliographique sur l'intensité du remaniement sédimentaire induit par *Phaxas pellucidus*. Néanmoins, les faibles valeurs de bioturbation obtenues pour cette espèce démontre un comportement immobile. Cette espèce suspensivore montre une capacité très rapide à s'enfouir dans le sédiment. Une fois en place, ses siphons affleurent à la surface sédimentaire et l'organisme commence son activité de nutrition par filtration de l'eau. Les déplacements chez cette espèce résultent d'un stress qui peut notamment être occasionné par une pression de prédation provoquant un retrait en profondeur de l'organisme (Bromley, 1990). Ainsi, sans stress, les mouvements réduits de l'espèce n'impactent guère la structure sédimentaire.

Abra alba et *Owenia fusiformis* présentent des coefficients biodiffusifs supérieurs à $1 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ dans l'expérience 1 et également dans l'expérience 2 mais seulement pour *Abra alba* avec les luminophores verts. Les résultats chez *Abra alba* coïncident avec des résultats d'autres études sur la bioturbation d'*Abra* spp. avec des coefficients de biodiffusion entre $0,17$ et $15,70 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ (Maire, 2006), entre $0,96$ et $4,47 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ (Braeckman et al., 2010), voire supérieurs dans certaines études, avec un coefficient biodiffusif moyen de $0,59 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1} (\pm 0,09)$ (Bernard et al., 2012) avec des densités du même ordre de grandeur pour les études de Braeckman et al. (2010) (382 ind./m^2 pour les plus faibles densités) et Bernard et al. (2012) ($\simeq 500 \text{ ind./m}^2$) mais bien moindre que l'étude de Maire (2006) avec 1470 ind./m^2 . L'activité de bioturbation de cette espèce résulte de sa recherche de nourriture par la prospection de ses siphons inhalants à la surface du sédiment qui lui permettent d'ingérer les particules nutritives. La rétractation des siphons lors de l'activité de nutrition ou provoqué par un stress peut également induire le transport de particules sédimentaires (donc de luminophores) en profondeur (Maire, 2006). Quant à *Owenia fusiformis*, l'activité de bioturbation a été plus importante lors de l'expérience 1 que pour

l'expérience 2, notamment sur les luminophores de plus grosse taille (rouges). Etant un polychète peu mobile, les *Owenia fusiformis* ont la capacité de se ré-enterrer dans le sédiment jusqu'à ce que la partie buccale soit à la surface du sédiment. Une fois en place, l'organisme, par des mouvements de rotation de la tête au niveau de la surface du sédiment récupère les particules nutritives grâce au panache branchial. Cette action entraîne la formation d'une auréole bioturbée par l'individu (Desroy et al., 1997) et a donc un rayon d'action très localisé autour de la partie buccale. Décrite comme convoyeur vers le bas, la quantité de luminophore transférée vers le bas n'a pas été suffisante pour être détectée par la méthodologie. Une autre explication peut résider dans le temps expérimental, pas suffisamment long pour un transport complet des luminophores jusqu'au bout du tube.

L'unique espèce entièrement mobile utilisée dans les expérimentations est le polychète *Nephtys* spp. En tant que polychète mobile, le protocole a été adapté en ajoutant une couche de luminophores en profondeur pour les expérimentations en mélange (Gilbert et al., 2007). Les résultats sur cette espèce montrent des coefficients de biodiffusion plus importants pour la couche de luminophore profonde avec des moyennes supérieures à $2 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ ($\pm 1,88$) pour l'expérience 1 et supérieures à $3 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ ($\pm 3,34$) pour l'expérience 2. En revanche, la couche de surface n'a pas été perturbée par l'activité de *Nephtys* spp. avec des valeurs de coefficients toutes inférieures à $1 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$. Les valeurs des coefficients trouvés pour ce taxon sont également du même ordre de grandeur que ceux obtenus par Braeckman et al. (2010) (entre 0,9 et $1,22 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ pour une densité de 127 à 382 ind./m²). Il a également été détecté de la bioadvection pour l'expérience 2 avec une valeur moyenne de $4,09 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ ($\pm 7,03$). L'absence de bioturbation de la couche de surface montre que les individus ne sont pas remontés à la surface pendant le temps d'incubation et sont strictement restés dans la colonne sédimentaire.

De manière générale, les coefficients de biodiffusion sont plus importants pour les luminophores verts. Le seul cas présentant un coefficient plus important pour les luminophores rouges correspond à la couche profonde chez *Nephtys* spp. de l'expérience 2, avec cependant un écart-type très important. La dominance de coefficients de biodiffusion plus important pour les luminophores verts indique une préférence par les organismes étudiés pour les particules de petites tailles de granulométrie vaseuse. La question est de savoir si c'est effectivement une sélection active de particules d'une taille précise ou si le dé-

placement préférentiel de particules plus fine résulte d'un processus indirect. Des études sur des polychètes Terebellidés (Jumars et al., 1982; Maire et al., 2007a) ont montré une sélection des particules sédimentaires plus fines. Ils ont mis en évidence la différence de sélection de particules selon leur utilité. Soit les particules sont ingérées, soit elles participent à la construction du tube, avec une efficacité plus importante sur les particules fines du fait de la perte des particules plus grosses entraînant un effort et une résistance plus importante que les particules fines. C'est en effet la conséquence des contraintes physiques plus fortes (poids, volume, résistance au déplacement etc.) sur les grosses particules qui facilite le déplacement des particules plus fines. Les plus faibles coefficients de biodiffusion des luminophores rouges significativement différents pour l'expérience 2 (*Abra alba* et *Owenia fusiformis*) peuvent s'interpréter selon les conclusions apportées par Jumars et al. (1982) et Maire et al. (2007a). Les valeurs observées pour *Lagis koreni* sont également en accord avec l'hypothèse des contraintes physiques pour de grosses particules. En effet, la différence des coefficients de bioturbation entre les expériences 1 et 2 n'est pas significative pour les coefficients de biodiffusion même si un écart est notable pour les luminophores rouges. En revanche, la différence significative des coefficients d'advection pour ces deux expériences montre l'absence de déplacement direct des particules de grosse taille. Les faibles Db ($0,49 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1} \pm 0,11$) pour les luminophores rouges associés à un Db des luminophores verts et Vb élevés (respectivement $25,57 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1} \pm 0,08$ et $22,81 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1} \pm 4,44$) montrent que les luminophores rouges ont été recouverts par des particules sédimentaires fines sans que ces derniers ne soient déplacés directement. Ces résultats s'approchent d'autres études qui ont montré que *Lagis koreni* avait une préférence pour les particules entre $63 \mu\text{m}$ et $125 \mu\text{m}$, excluant les particules de tailles supérieures mais avec une forte variabilité selon les individus ne permettant pas de distinguer une sélection active d'une sélection passive de la taille des particules sédimentaires (Dobbs and Scholly, 1986). La structure sédimentaire semble cependant ne pas avoir d'effet sur les trois autres espèces (*Acrocnida brachiata*, *Phaxas pellucidus* et *Nephtys* spp.) du fait de l'absence de significativité des coefficients de bioturbation sur les luminophores rouges.

En ce qui concerne les configurations sédimentaires litées, seul *Lagis koreni* a montré un réel remaniement sédimentaire à l'échelle centimétrique. Son action a eu pour conséquence l'atténuation du litage sableux dans les trois premiers centimètres de sédiment. On ne se

retrouve en effet plus en présence de litages bien définis comme le témoin le montre mais avec une matrice sédimentaire en mélange des deux granulométries des litages avec une proportion de sédiment fin entre 50 et 75 % alors que le témoin présente une proportion supérieure à 75 % dans le premier centimètre et inférieure à 40 % dans le litage de sable pour l'expérience 3 et 25 % pour l'expérience 4 (Bromley, 1990). Ce mélange des litages est présent dans les deux expériences et sur les mêmes profondeurs sédimentaires indiquant que l'augmentation de la taille granulométrique des litages sableux n'a pas eu d'effet sur le remaniement sédimentaire induit par *Lagis koreni*. Ce résultat est en accord avec les résultats des expériences non litées montrant un déplacement des particules plus fines favorisés par rapport aux particules plus grossières.

Le remaniement sédimentaire des autres espèces, bien que significativement différent du témoin sauf pour *Nephtys* spp., reste plus faible comparé à celui de *Lagis koreni* qui s'était déjà démarqué par les coefficients de bioturbation plus importants. Les litages restent présents avec une perturbation visible dans le premier centimètre pour *Abra alba*. Les autres espèces montrent des décalages des litages. Ce décalage peut être le fruit de l'enfouissement des individus, comme les litages et luminophores étaient déjà présents à l'introduction des organismes, mais il est également possible qu'ils résultent d'une réponse méthodologique lors du découpage des carottes et par la résolution de découpe pas suffisamment fine (Maire, 2006). De plus, la granulométrie imposée par les litages ne correspond pas forcément aux caractéristiques optimales de la niche écologique des espèces. C'est en effet le cas pour les deux bivalves testés qui sont caractérisés comme des spécialistes de substrat par Alexander et al. (1993). Ils définissent les bivalves spécialistes de substrat (« substrate specialists ») comme des organismes capable de creuser rapidement pour une gamme restreinte de granulométrie, et étant incapables de creuser dans des granulométrie extrêmes à cette gamme correspondant à leur préférendum granulométrique. Ainsi, *Abra alba* et *Phaxas pellucidus* sont décrits comme ne creusant pas dans des sédiments supérieurs aux sables moyens (250 à 500 μm) avec leur optimum dans les vases (< 63 μm) pour *Abra alba* et des sables fins (125 μm) aux vases (< 63 μm) pour *Phaxas pellucidus*. Ainsi le comportement de ces deux espèces de bivalves peut être modifié par les classes granulométriques utilisés ne correspondant pas aux optima des espèces.

IV. Comment la macrofaune benthique remodèle la structure de son habitat : expérimentations en mésocosmes

Les différentes expérimentations ont ainsi montré que *Lagis koreni* se distingue des cinq autres espèces par son fort potentiel de bioturbation par convoyage vers le haut. Elle a montré des coefficients de biodiffusion élevés, en particulier pour les particules de petite taille, mais également des coefficients d'advection important notamment dans la configuration de granulométrie la plus grossière. Elle a aussi montré sa capacité à déstructurer la colonne sédimentaire en homogénéisant les premiers centimètres de sédiment. En dehors de *Lagis koreni*, les autres espèces sont actives mais avec de faibles impacts sur la colonne sédimentaire à l'échelle d'une carotte et selon le temps expérimental. Bien que les coefficients de biodiffusion soient supérieurs au témoin et que la structure sédimentaire soit également différente du témoin après les 15 jours d'incubation des organismes, cette structure sédimentaire initiale est toujours présente et proche du témoin. Toutes les espèces ont montré leur préférence pour les petites particules favorisée par un transport plus efficace et moins coûteux en énergie que les grosses particules plus difficiles au transport.

Il faut également prendre en considération l'échelle expérimentale correspondant à une carotte de 14,4 cm de diamètre. En effet, l'activité des organismes d'une carotte est intégrée sur la surface entière de la carotte. Pour des espèces qui se sont montrées peu bioturbatrice à l'échelle de la carotte comme *Phaxas pellucidus* ou *Acrocnida brachiata*, il est possible que leur potentiel bioturbateur soit très localisé et plus important à l'échelle d'un individu qu'à l'échelle de la carotte. Maire et al. (2006) ont montré une diminution du coefficient de biodiffusion avec l'augmentation de l'échelle spatiale. Pour deux espèces du genre *Abra* testées, *A. ovata* et *A. nitida*, le coefficient de biodiffusion décroît à partir d'une échelle spatiale supérieure à 3,75 cm. Ainsi dans le cas de ces expérimentations, des carottes d'un diamètre de 14,4 cm représentant 162,86 cm², avec une densité de 10 individus par carottes dans le cas d'*Abra alba*, correspond à un partage moyen de 16,29 cm² par individu, bien supérieur à ce qui est mentionné par Maire et al. (2006). Pareillement pour *Acrocnida brachiata*, *Phaxas pellucidus* et *Nephtys* spp. d'une densité de 3 individus par carotte, représente un partage de 54,29 cm² par individu, sachant qu'il est à noter que *Nephtys* spp. étant mobile, parcourt la colonne sédimentaire et que *Acrocnida brachiata* est plus volumineuse et plus active que *Phaxas pellucidus* immobile. *Lagis koreni*, avec 9 individus par carotte correspond à 18,1 cm² par individu et *Owenia fusiformis* à 2,47 cm² par individu pour 66 individus par carotte. Par conséquent, la faible bioturbation de

certaines espèces peut être en partie la conséquence d'une échelle spatiale expérimentale trop importante.

Les réplicats par espèce ont montré une réponse différente pour une même expérience avec parfois une très forte variabilité au point d'avoir des coefficients de variation très importants comme par exemple chez *Lagis koreni* lors de la première expérience et les Db des luminophores verts avec un coefficient de variation de 67,4 %, voire de 100 % dans le cas de *Nephtys* spp. avec les Db des luminophores rouges de la couche profonde dans l'expérience 2 et 172 % pour les coefficients d'advection de cette même catégorie. Il y a donc une importante variabilité au sein d'une même espèce qui suggère une multiplication des expériences pour une espèce et la même configuration sédimentaire afin de déterminer une tendance générale de bioturbation d'une espèce.

Chapitre V

Discussion générale et perspectives

Cette thèse s'inscrit dans un contexte exploratoire et méthodologique visant à utiliser des méthodes non classiques pour étudier la relation faune-sédiment, dans un contexte de sédiments hétérométriques, à l'échelle de l'individu, et dans ce cas, à l'échelle d'une carotte sédimentaire. Les questions initiales concernaient l'impact de la structure sédimentaire sur la macrofaune benthique, à savoir, comment la structure de la colonne sédimentaire peut influencer la présence et la position des organismes vivant dans cette colonne sédimentaire ? Un autre volet de la thèse correspond à la réciproque de cette première question en étudiant cette fois-ci l'impact de la macrofaune sur la colonne sédimentaire, autrement dit, comment la macrofaune peut moduler, perturber et façonner la colonne sédimentaire, notamment au travers des comportements de bioturbation et de remaniement sédimentaire. Pour répondre à ces questions, deux approches ont été abordées : (1) une approche *in situ* par le biais de carottage en baie de Seine orientale et (2) une approche expérimentale par une reconstitution de carotte de sédiment contrôlée et l'observation du remaniement sédimentaire de six espèces à l'aide d'un traceur de particulaire.

V.1 L'approche *in situ*, une approche à poursuivre

D'autres études précédentes sur les relations faune-sédiment (Janson, 2007; Alizier, 2011) n'ont pas pu mettre en évidence une relation entre les organismes et le sédiment. Ce travail ne déroge pas à la règle et les résultats n'ont pas non plus permis d'établir une relation claire et distincte entre faune et sédiment. Bien évidemment, les résultats montrent

une répartition des assemblages faunistiques selon deux faciès sédimentaires principaux, entre un faciès de graviers envasés et un faciès lité de granulométrie plus fine. Cette répartition est déjà connue, correspondant aux niches écologiques des espèces (Gentil, 1976a; Dauvin, 1997) et du seuil de tolérance d'une espèce à son environnement (Alexander et al., 1993). Dans la plupart des études des relations faune-sédiment, les analyses sont réalisées à une échelle spatiale importante et dans le cas de la baie de Seine, à l'échelle de toute la baie (Thiébaud et al., 1997). Ces analyses sont réalisées en deux dimensions sur des observations surfaciques, intégrant la profondeur sédimentaire prélevée. Ainsi, cette méthodologie perd l'information sur la position des individus dans la colonne sédimentaire et ne permet pas d'avoir une vision de la relation faune-sédiment à l'échelle de l'individu. L'innovation de cette thèse réside dans la conservation de la structure sédimentaire et de l'observation des organismes à l'intérieur de cette colonne sédimentaire. Pour ce faire, la première approche a été d'observer les organismes directement à l'intérieur de la colonne sédimentaire sans procéder à sa destruction, par l'analyse d'images tomographiques (CAT-Scan). Cette technique, offre une vision tridimensionnelle de la colonne sédimentaire, ce qui n'est pas possible avec une imagerie classique aux rayons X, proposant qu'une vision 2D avec l'inconvénient d'intégrer toute l'épaisseur de la carotte sur un seul plan. Elle permet ainsi de caractériser l'occupation de la macrofaune à l'intérieur de la colonne de sédiment et également de la quantifier. Initialement choisies pour l'observation de la macrofaune, les images issues du CAT-Scan ont également révélé la présence de trois faciès sédimentaires principaux (*graviers envasés, en mélange sur base litée et fortement lité*) alors que les prélèvements ont été effectués à partir de faciès sédimentaires surfaciques différents. De plus, les images ont mis en évidence des structures sédimentaires qui n'ont pas été détectées par les analyses classiques de granulométrie laser, ni par observation visuelle directe lors du découpage des carottes : la présence de nombreux litages.

V.1.1 Le CAT-Scan : une technique sous-exploitée

L'exploitation des images du CAT-Scan s'est faite uniquement par la quantification des volumes de vie en réponse à la problématique de l'occupation de la colonne sédimentaire par les organismes. Cependant, le potentiel de ces images n'a pas été entièrement exploité dans le cadre de cette étude. En effet, à partir d'une seule et même série d'images,

il serait possible d'obtenir une grande quantité d'informations. Le protocole utilisé pour le calcul des volumes vides permet d'identifier chaque objet et à partir de ces objets en fonction de la profondeur, on peut obtenir les volumes vides, ce qui a été fait dans cette étude. Mais il est également possible de travailler uniquement sur les objets identifiés. Les calculs, grâce aux caractéristiques métriques des voxels, permettent d'obtenir une multitude de paramètres sur chaque objet, à savoir son volume, sa surface, sa longueur, ses coordonnées etc. Il est donc possible de caractériser chaque objet et pourquoi pas d'étudier la répartition des tailles des objets en fonction de la profondeur ou selon les différents faciès. Étant donné que les coordonnées sont disponibles pour chaque objet, il est donc également possible de s'intéresser à la position des objets les uns par rapport aux autres, leur orientation (Diaz et al., 1994), ce qui permettrait d'aborder des thèmes comme les interactions entre individus. Existe-t-il une distance minimale entre deux objets ? La densité des objets est-elle différente en fonction des faciès et de la profondeur ? Un inconvénient réside cependant dans l'attribution des volumes vides à une espèce. Certaines structures de taille importante et de forme caractéristique sont effectivement identifiables, comme par exemple chez *Lagis koreni* suffisamment importantes et de forme conique caractéristique permettant une identification sûre. Mais il est difficile de se prononcer pour d'autres structures, notamment les formes verticales rectilignes correspondantes aux organismes tubicoles par exemple. Cette limite de la technique réside principalement dans la résolution obtenue qui est de 730 μm de côté et 625 μm de profondeur pour un voxel. Ainsi, les petits organismes ne sont pas clairement détectés. La résolution est dépendante du scanner utilisé, c'est-à-dire qu'un scanner General Electric, spécialiste d'imagerie cardiaque ne pourra pas avoir de meilleure résolution que celle obtenue dans cette étude, alors qu'un scanner Siemens, spécialisé dans l'imagerie cérébrale aura une résolution bien plus fine de l'ordre de la centaine de micromètres, voire inférieure (Dufour et al., 2005; Bouchet et al., 2009). Il existe d'autres types de scanner comme les micro-scans permettant d'obtenir une résolution de l'ordre de la dizaine de micromètre. L'inconvénient de tels appareils est que l'objet scanné doit être de petite taille, de l'ordre d'un tube de seringue d'environ 1,5 cm de diamètre et 6 cm de longueur, ne correspondant pas à l'échelle d'étude de cette thèse.

Bien évidemment, les calculs réalisés sur les volumes vides peuvent également être effectués sur les parties plus denses comme les graviers (Mermillod-Blondin et al., 2003).

Dans ce cas, il est désormais possible de quantifier les volumes de graviers en fonction de la profondeur et peut-être établir un lien avec l'abondance de macrofaune et les volumes vides ; une perspective intéressante qui n'a pu être mise en œuvre dans le temps imparti de cette thèse. Dans une thématique plus sédimentologique, il serait également intéressant de quantifier les litages observés par leur épaisseur et leur fréquence afin d'établir une datation en liens avec des analyses géochimiques (Orsi et al., 1994; Boespflug et al., 1995; Crémer et al., 2002). L'observation des structures sédimentaires a également mis en évidence des ruptures dans la structure régulière des litages par des intrusions verticales attribuables à la macrofaune (de Montety et al., 2003; Michaud et al., 2003). L'analyse des images par CAT-Scan est également une méthode utilisée dans les domaines de géologie et permettant l'établissement de correspondances pour la taphonomie (Kantzas et al., 1992; Fu et al., 1994; Cnudde and Boone, 2013).

V.1.2 Une méthodologie préliminaire à approfondir

L'absence de relation claire entre la répartition verticale des individus et le sédiment peut également être la conséquence de la stratégie d'analyse des résultats. La mise en évidence des trois faciès types sur les quatre zones échantillonnées au travers des 17 carottes analysées a conduit à effectuer les analyses par faciès à partir du postulat où les espèces se comporteraient de la même manière dans un faciès identique. Mais les fortes variabilités obtenues dans les résultats montrent une grande hétérogénéité dans les distributions des organismes. Une autre stratégie d'analyse consisterait à prendre une carotte type de chaque faciès (Mermillod-Blondin et al., 2003; Bouchet et al., 2009). Mais la grande variabilité observée dans les résultats montre que cette approche empêche une généralisation de la structure de l'assemblage faunistique selon la profondeur pour un faciès et indique qu'il pourrait exister autant de typologie qu'il y a de carotte. Néanmoins, un effort d'échantillonnage plus important sur chaque zone précise pourrait pallier cette forte variabilité permettant une analyse plus fine sur un faciès. Rappelons que cette thèse, qui se veut exploratoire, représente un travail préliminaire sur une nouvelle approche des relations faune-sédiment en intégrant la profondeur comme troisième dimension. Ainsi deux stratégies sont possibles. La première serait d'intensifier l'effort d'échantillonnage sur trois points précis dans chacun des faciès afin d'observer la variabilité de chaque faciès

en un seul point et peut-être d'en tirer une typologie précise de l'occupation de la colonne sédimentaire par les organismes. Une deuxième stratégie, à l'inverse de la première, serait de réaliser un échantillonnage plus épars, selon un maillage, à l'échelle de la baie de Seine, tels que les échantillonnages effectués lors des campagnes COLMATAGE, ou des campagnes PECTOW. Cette stratégie aurait le double avantage de couvrir la baie de Seine orientale dans son ensemble et de travailler sur l'ensemble des faciès sédimentaires observés dans la partie orientale de la baie de Seine (Lesourd et al., 2016), ce qui permettrait de voir si les trois faciès identifiés sont présents sur d'autres zones de la baie de Seine orientale ou s'il en existe d'autres, et également de suivre l'évolution de ces faciès selon un gradient de latitude et longitude. En effet, les images des CAT-Scans qui ont permis la caractérisation des trois faciès montrent que l'on passe d'un faciès très lité pour les prélèvements les plus au sud, à un faciès avec une couche de surface homogène, en mélange, reposant sur une base litée, pour ensuite finir plus au nord sur un faciès de graviers envasés avec une matrice sédimentaire en mélange sans structures internes visibles. La question est de savoir ce qu'il y a spatialement entre ces faciès. Sachant que la proximité structurale des faciès lités suggère l'existence d'un continuum entre les faciès, ils sont régis par les apports sédimentaires orientés ouest-est et en direction du nord lors de crues (Avoine, 1995) et une activité anthropique forte avec la proximité de dépôts de dragages (Lesourd et al., 2003). Quelle va-t-elle être la part de l'activité de la macrofaune en place dans le cas du faciès *en mélange sur base litée* par exemple ?

Une autre question concernant l'échelle d'étude se pose quant à l'absence de relations évidente entre le sédiment et la macrofaune. Le but initial était une observation des micro-habitats de la macrofaune dans les sédiments hétérométriques. Mais ces deux paramètres, macrofaune (> 1 mm) et micro-habitats (< 1 mm) présentent une incompatibilité d'échelle. L'exemple le plus marquant de l'étude est la présence des litages. En effet, les litages sont clairement visibles sur les images des CAT-Scans, mais ne sont pas détectés lors des analyses par granulométrie laser. La raison de cette différence réside dans la résolution de l'analyse des tranches des carottes qui sont d'un minimum d'1 cm d'épaisseur, échelle compatible pour l'étude de la macrofaune mais pas pour l'analyse des micro-habitats sédimentaires, qui sont moyennés sur la tranche entière. La méthode, d'une bonne résolution pour l'étude de la macrofaune, se révèle peut-être pas suffisamment précise pour l'étude

des paramètres abiotiques. Le concept des micro-habitats sédimentaires est déjà connu (Stockdale et al., 2009) et l'hétérogénéité des micro-habitats dépend de l'échelle d'analyses des processus. Un exemple de l'effet de l'échelle d'observation sur la porosité est bien représenté par la figure V.1, montrant l'effet d'une échelle trop importante par rapport au processus étudié avec pour conséquence une valeur moyennée du paramètre. Ainsi, l'analyse des paramètres abiotiques annexes à la granulométrie (teneur en eau, teneur en matière organique etc.) pourraient être analysés à une échelle plus fine grâce à une méthodologie adaptée comme l'utilisation de micro-électrodes, d'optopodes planaires pour une observation en deux dimensions, ou encore de gels ou micro-films diffusifs (Stockdale et al., 2009). Une échelle qui pourrait tout à fait correspondre aux analyses tomographiques avec un scanner cérébral de meilleure résolution comme l'a utilisé Dufour et al. (2005). L'emploi de micro-électrodes avait effectivement été envisagé mais leur utilisation dans des sédiments autres que vaseux est incertaine du fait de la fragilité des électrodes et du grand nombre d'objets solides dans les graviers envasés par exemple. Cependant, une mesure directe de l'oxygène dans les sédiments permettrait de confirmer ce qui a été obtenu avec les analyses par XRF sur l'élément soufre montrant une zone complètement oxygène sur toute la colonne sédimentaire des carottes du faciès *fortement lité* alors qu'il est très proche en terme de granulométrie du faciès *en mélange sur base litée* qui lui est pratiquement anoxique sauf pour les premiers centimètres de sédiment, un profil toutefois attendu (Janson, 2007).

Parmi tous les paramètres analysés par XRF, seulement le soufre et le brome ont été traités en relation avec le carbone organique total dans le but d'une caractérisation de la zone oxygène et de l'origine de la matière organique. Les autres paramètres sont disponibles, et dans l'objectif d'approfondissement des analyses, l'étude des autres paramètres pourrait dégager des signatures qui n'ont pas été observées avec les deux seuls paramètres traités. Le couplage entre les autres éléments chimiques analysés et le gradient nord-sud des prélèvements, les caractéristiques granulométriques et faunistiques, la profondeur sédimentaire apporterait une caractérisation géochimique plus fine et plus complète qui serait à analyser avec l'assemblage macrobenthique.

Les résultats ont néanmoins montré la présence profonde et en grande abondance de certaines espèces telles que *Kurtiella bidentata* ou *Chaetozone* spp., des espèces de petites

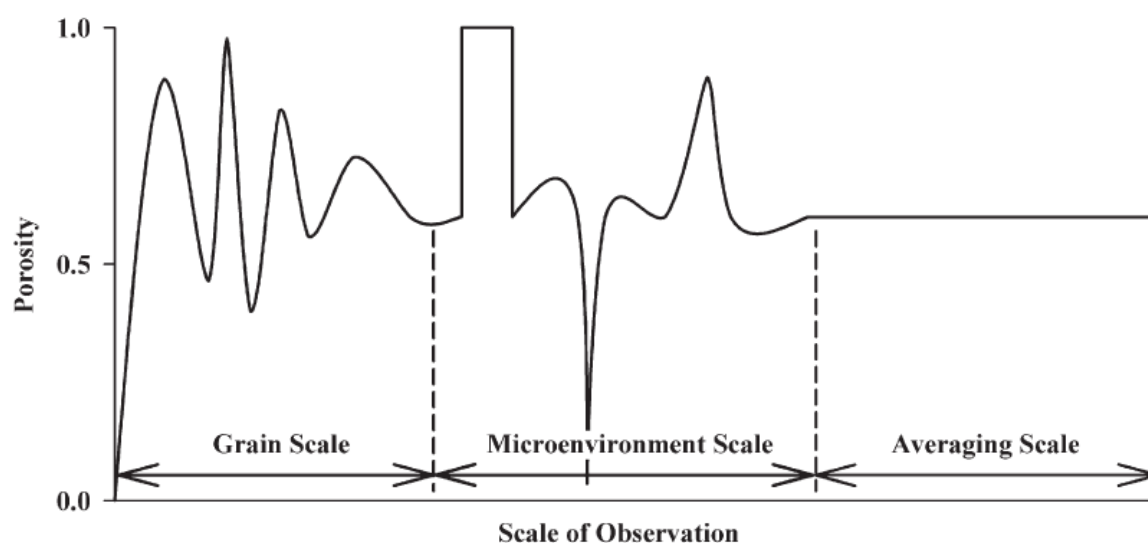


FIGURE V.1 – Exemple de la variation de la porosité en fonction de l'échelle d'observation. La variabilité de la section centrale est due aux caractéristiques du sédiment comme par exemple un terrier de macrofaune, des organismes benthiques, des pelotes fécales. Modifiée de Boudreau (1997) d'après Stockdale et al. (2009).

taille sans différence de taille avec la profondeur. La présence d'individus de petite taille indique des conditions favorables pour leur survie mais leur présence à ces profondeurs n'a pas encore été expliquée. Cela suggère des hypothèses sur les interactions spécifiques ou encore les modifications des propriétés physiques (Rhoads and Germano, 1982) et chimiques (Aller, 1982) du sédiment par les organismes benthiques. Ainsi, comme il a déjà été montré, la granulométrie n'est pas le seul paramètre expliquant la répartition de la macrofaune (Janson, 2007) mais il semble également que les facteurs hydrodynamiques, morpho-sédimentaires, le recrutement larvaire ou encore la disponibilité en nourriture sont des paramètres agissant sur la distribution des organismes dans leur habitat (Snelgrove and Butman, 1994).

La variabilité temporelle n'a pu être prise en compte du fait des prélèvements à seulement trois dates différentes dans une même année. Mais il a été montré qu'un même cortège faunistique pouvait présenter de grandes variations de densité en fonction des années notamment pour des espèces caractéristiques d'assemblage telles que *Abra alba* et *Lagis koreni* (Janson, 2007). Ainsi la question se pose sur l'organisation tridimensionnelle des organismes en fonction des ces densités. Quel va-t-être l'impact d'une année à forte densité d'une espèce sur l'ensemble de l'assemblage faunistique ? Quelles sont les consé-

quences sur le remaniement sédimentaire lors de fort recrutement de *Lagis koreni* qui, comme cela a été montré dans ce travail, à un potentiel bioturbateur très important ? Un couplage entre observation tridimensionnelle et mesure de bioturbation pourrait apporter un début de réponse.

V.2 L'approche expérimentale, prélude pour de futurs travaux

Les expérimentations ont montré la forte capacité d'une des six espèces à remanier son environnement sédimentaire, *Lagis koreni*. Avec des coefficients de biodiffusion supérieurs à $20 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ et des coefficients d'advection allant jusqu'à $22,81 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ en moyenne, cette espèce a confirmé son statut de convoyeur vers le haut. Les expérimentations en litage ont également montré la capacité de *Lagis koreni* à déstructurer une colonne sédimentaire sur les premiers centimètres de sédiment par une homogénéisation des litages. Ces résultats peuvent être mis en complément des observations faites avec les prélèvements *in situ* et les images au CAT-Scans du faciès décrit *en mélange sur base litée*. La couche de mélange pourrait-elle être due à l'activité des organismes macrobenthiques présents dans la colonne sédimentaire ? Au-delà de toutes les espèces trouvées dans les carottes de ce faciès (H2O 185 et H2O 200), *Lagis koreni* est respectivement présente en 15 individus et 12 individus, ce qui représente une densité supérieure aux densités des carottes expérimentales, sans compter la présence des autres organismes. Une autre carotte présente une forte abondance de *Lagis koreni*, avec 19 individus, la carotte H2O 181 du faciès *fortement lité*. Cette carotte a la particularité d'être celle présentant le moins de litage, voire une partie supérieure en mélange, sans structures sédimentaires nettes et la partie inférieure laisse apparaître des litages. Cette carotte, bien que prélevée dans le faciès *fortement lité* présente la même typologie que les carottes du faciès *en mélange sur base litée* et conforte l'idée que la couche supérieure en mélange résulte de l'activité de *Lagis koreni* qui homogénéise la structure sédimentaire et agissant également dans la remise en suspension du sédiment dans la colonne d'eau (Davis, 1993). On peut de ce fait se demander comment distinguer un dépôt sédimentaire « en masse » d'un dépôt lité remanié par la macrofaune ? Ce qui représente un fort intérêt pour le sédimentologue et les

études des dynamiques sédimentaires. Une autre question que laisse supposer ce résultat revient également à se demander quel peut-être l'impact de *Lagis koreni* à l'échelle de la baie de Seine sur le transport sédimentaire en fonction des densités *in situ*? Dans une étude à l'échelle de la baie de Seine, il serait donc intéressant d'extrapoler ces résultats sur les zones de présence de *Lagis koreni*. Cependant, les expérimentations réalisées ont été faites en conditions monospécifiques. Il serait par conséquent intéressant de poursuivre les expérimentations sur des prélèvements *in situ* de l'assemblage à *Lagis koreni* comme ont pu le faire certains auteurs (Gerino, 1990; Gilbert et al., 2003; Solan et al., 2004) avec des coefficients de biodiffusion pouvant atteindre plusieurs centaines de $\text{cm}^2.\text{an}^{-1}$. Les expérimentations sur l'assemblage faunistique *in situ* permettrait de mesurer la part de la bioturbation de *Lagis koreni* sur la bioturbation globale et de voir si la présence d'autres espèces impacterait négativement le comportement de *Lagis koreni* (Mermillod-Blondin et al., 2005).

Il faut néanmoins préciser que les expérimentations réalisées présentent de fortes variabilités entre les réplicats d'une même espèce avec parfois des coefficients de variation supérieurs à 100 %. Afin de conforter les résultats présents, un effort expérimental sur une même espèce avec l'augmentation des réplicats pour une même configuration sédimentaire serait approprié pour consolider les valeurs des coefficients de bioturbation. De plus, les résultats des autres espèces ont montré des capacités bioturbatrices bien moindre que *Lagis koreni*. Avec des ordres de grandeurs autour de $1 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ et une faible modification de la structure en litage, ces espèces semblent montrer une capacité réduite à la modification de leur habitat. Cependant, Braeckman et al. (2010) et Gilbert et al. (2007) ont montré un effet de la densité d'une même espèce sur la capacité globale de bioturbation. Les densités trop faibles décrites dans le chapitre IV peuvent être la conséquence d'une bioturbation atténuée par la surface de la carotte lors de l'analyse des luminophores. Ainsi, des expérimentations en optant pour les densités *in situ* maximales augmenteraient la bioturbation globale au sein du mésocosme. Cette augmentation de densité des individus peut être contournée par la diminution du diamètre des carottes ayant le même effet que l'augmentation de la densité. La réduction de la surface sédimentaire disponible par individu réduira l'échelle spatiale des coefficients de bioturbation (Maire et al., 2006). Pour les études utilisant des carottes comme mésocosmes, beaucoup choisissent un diamètre de 10

cm (Gilbert et al., 1998, 2003; Mermillod-Blondin et al., 2004, 2005; Gilbert et al., 2007; Braeckman et al., 2010) par rapport à ceux choisissant un diamètre supérieur [14,6 cm, Gerino et al. (1998)]. Le choix de ce diamètre s'est justifié par le choix des espèces étudiées avec notamment *Acrocnida brachiata* qui utilise beaucoup d'espace par l'étendue de leurs bras (obs. pers.) et ainsi limite les probabilités de retrouver les individus contre la paroi du tube. C'est également le même ordre de grandeur que les tubes utilisés pour les carottes *in situ*, à quelques millimètres près. En revanche, la réduction du diamètre des tubes des carottes serait intéressant pour des espèces comme *Phaxas pellucidus* qui a montré un faible remaniement sédimentaire, même si c'est une espèce peu mobile restant en place une fois enfouie s'il n'y a pas de stress provoqué. Ainsi des tests seraient à réaliser sur le diamètre idéal pour l'étude de la bioturbation de ces organismes, avec pourquoi pas un seul individu par carotte. Il est également possible de diminuer l'épaisseur de découpe des carottes pour augmenter la résolution d'observation du remaniement sédimentaire sur la dimension verticale. Une section tous les 2 mm comme celle utilisée pour les bivalves semble relativement fine pour observer un remaniement sédimentaire plus faible et par conséquent plus adaptée pour des organismes à faible comportement bioturbateur.

Deux autres paramètres n'ont pas été modifiés afin de limiter leur influence sur le comportement bioturbateur des individus, la température et la disponibilité en nourriture. Maire et al. (2006) ont montré des coefficients plus importants dans des conditions de température et de disponibilité en nourriture plus élevées. Ainsi, des expérimentations à 18°C et non 12°C révéleraient peut-être un comportement bioturbateur plus important chez certaines espèces. Pour continuer dans les perspectives expérimentales, *Lagis koreni* a montré une forte capacité d'advection, notamment dans l'expérience 2. Après 15 jours d'incubation, les luminophores rouges n'ont pas atteint la profondeur de vie de *Lagis koreni* suggérant que le phénomène d'advection pouvait se poursuivre. Il serait donc intéressant de poursuivre l'expérimentation jusqu'à ce que les luminophores rouges atteignent la profondeur de vie de *Lagis koreni* pour ainsi observer le trajet des luminophores rouges directement en contacts avec les tentacules de *Lagis koreni*. Le temps expérimental mériterait également d'être allongé pour *Owenia fusiformis*. En effet, même à la fin des expérimentations, *Owenia fusiformis* n'était pas entièrement enfoui dans le sédiment. Les *Owenia fusiformis* ont la capacité de s'enfouir à nouveau entièrement jusqu'à ce qu'il ne

reste que la couronne tentaculaire hors du sédiment (obs. pers.). Pour des expérimentations ultérieures, il faudrait donc déterminer le temps nécessaires aux *Owenia fusiformis* pour être complètement enfouis dans le sédiment.

Les expériences en litages n'ont pas pu être exploitées dans leur intégralité. En effet, la proportion des luminophores de petite taille n'est pas cohérente avec la granulométrie des litages, et cette observation est commune à toutes les carottes, y compris le témoin. Après une nouvelle analyse des photos prises pour la quantification des luminophores, il est apparu que les réglages de l'appareil photo n'étaient pas adaptés pour la détection des luminophores verts de petite taille, bien que ces réglages étaient du même ordre que pour les expériences 1 et 2. Une hypothèse est que les luminophores verts, de petite taille, et une trop faible luminosité de la source UV pour qu'ils fluorescent, n'ont pas pu être détectés. Après un traitement des photos obtenues, il s'est avéré que les luminophores verts étaient bien présents et en grande quantité pour les tranches de surface. La méthodologie a donc fonctionné pour les expérimentations en litage et le problème a été identifié pour un mauvais réglage de la prise de vue. Malheureusement, pour des raisons de temps, les photos n'ont pas pu être traitées ce qui n'a pas permis d'adapter le modèle pour le calcul des coefficients de bioturbation. Il faut tout de même noter que la mise en place des litages est un exercice délicat et que des transferts de luminophores ont été observés lors de leur dépôt. En effet, les tranches congelées pour la réalisation des litages ne sont pas parfaitement planes, ce qui a pour conséquence une orientation des tranches lors de l'installation jusqu'à ce que les tranches décongèlent. Une alternative serait de réaliser l'ensemble du litage avec le dépôt des luminophores et de congeler l'ensemble qui sera ensuite déposer le litage entier dans la carotte. Il réside tout de même un inconvénient dans le fait de congeler les tranches de sédiment. En effet, la congélation a pour conséquence l'évacuation de l'eau du sédiment, ce qui ne change rien pour les sables, qui étant poreux se rechargent en eau rapidement. En revanche, le cas de la vase est plus délicat. Après congélation, la teneur en eau de la vase est plus faible qu'avant la congélation (Yarbaşı et al., 2007) qui change également sa rhéologie (Lesourd comm. pers.). La conséquence sur les organismes n'a pas été évaluée mais il faut être conscient qu'une modification de la teneur en eau de la vase est possible.

Dans un contexte plus global, la bioturbation induite par les organismes benthiques a des conséquences sur les propriétés physiques et chimiques du sédiment (Aller, 1982; Rhoads and Germano, 1982). Les organismes peuvent avoir un impact sur la déstabilisation ou la stabilisation des sédiments (Eckman et al., 1981; Jumars and Nowell, 1984), la remise en suspension du sédiment (Davis, 1993). Ils jouent un rôle dans les processus biogéochimiques (Kristensen et al., 2012) [voir notamment les travaux de Aller sur le rôle des terriers dans les flux biogéochimiques (Aller, 1980, 1984, 1988)] et de nombreux travaux sont consacrés entièrement aux impacts liés à la bioturbation sur l'écosystème (Ciutat, 2003; Kristensen et al., 2012; Massé, 2014) constituant une approche à part entière. Cependant, peu d'études se sont focalisées sur l'effet de la granulométrie sur le remaniement sédimentaire, et de plus dans un contexte de sédiments hétérométriques. Ce travail sur le remaniement sédimentaire en sédiment hétérométrique a donc pour vocation d'être poursuivi et enrichi afin de mettre en perspective l'impact des assemblages macrobenthiques à l'échelle de la baie de Seine.

V.3 Synthèse des perspectives

Dans l'objectif de la poursuite des thématiques abordées dans ce travail de thèse, les principales perspectives pour une poursuite des travaux sont résumées en quelques points ci-dessous.

L'approche *in situ* a montré l'intérêt d'une complémentarité entre l'analyse d'image et le dépouillement classique des échantillons par identification et le dénombrement de la macrofaune sans pouvoir néanmoins définir clairement la relation faune-sédiment. Les perspectives seraient donc :

- Approfondissement des analyses par CAT-Scans au niveaux des objets, par leur catégorisation : forme, taille, volume, position dans la colonne sédimentaire, proximité entre objets, répartition des objets en profondeur, densité d'objets. Mais également sur les structures sédimentaires : succession des litages, épaisseurs des litages, densité des graviers et répartition en profondeur.

Utilisation d'un scanner avec une meilleure résolution pour une meilleure discrimi-

nation des volumes vides et structures biogènes, ainsi que des individus de petite taille.

- Réaliser une analyse carotte par carotte sans moyenne avec un effort d'échantillonnage plus important pour consolider les données.
- Un échantillonnage à l'échelle de la baie de Seine orientale dans son ensemble au niveau des faciès sédimentaires superficiels déjà identifiés.
- Affinement des analyses des paramètres abiotiques par réduction de l'échelle de mesure notamment à l'aide de micro-électrodes pour la mesure directe de la concentration en oxygène, ou encore des mesures de perméabilité des sédiments.
- Des expérimentations sur les deux espèces trouvées en profondeur, *Kurtiella bidentata* et *Chaetozone* spp. afin d'identifier les facteurs favorisant leur présence en profondeur.

L'efficacité des expérimentations de bioturbation par l'utilisation des luminophores et la modélisation des coefficients biodiffusifs et d'advection n'est plus à prouver. L'utilisation de cette méthode dans le cas de ce travail a montré la grande capacité de bioturbation d'une des espèces sélectionnées, *Lagis koreni*. Mais pour une meilleure observation des effets de la macrofaune sur la structure sédimentaire, des améliorations sont à effectuer :

- Augmentation du nombre de réplicats pour chaque espèce afin de réduire la variabilité observée.
- Réduction de la surface sédimentaire pour les espèces peu bioturbantes.
- Augmentation des densités des espèces afin d'être en condition exagérées pour avoir un signal de bioturbation suffisamment fort pour être détectable.
- Augmentation du temps d'incubation chez *Owenia fusiformis* jusqu'à un enfouissement total des organismes.
- Augmentation de la température pour une activité des espèces plus importante.
- Multiplication des configurations sédimentaires s'approchant des caractéristiques des faciès observés en baie de Seine orientale.
- Amélioration de la méthodologie de reconstruction des litages et adaptation du modèle pour la quantification du remaniement sédimentaire.

- Expérimentation sur des prélèvements *in situ* permettant d'obtenir une vision du remaniement sédimentaire sur un assemblage faunistique et d'évaluer les interactions iner-spécifiques.

Conclusion générale

Ce sujet de thèse s'est inscrit dès le départ dans une démarche exploratoire et méthodologique afin de poursuivre des thématiques déjà étudiées : les relations faune-sédiment. Dans une approche différente des précédentes études réalisées à l'échelle de la baie de Seine orientale, et en deux dimensions (sans tenir compte de l'organisation structurale verticale du sédiment à l'échelle du prélèvement), ce travail s'est établi à l'échelle de la carotte en conservant la structure sédimentaire verticale. L'innovation réside dans cette prise en compte de la structure sédimentaire verticale et de la répartition des organismes macrobenthiques dans cette colonne sédimentaire, le tout dans un contexte de sédiments hétérométriques avec notamment un faciès particulier, les graviers envasés. Le défi du travail a été d'établir une méthodologie compatible avec les difficultés (résistance à la pénétration des engins de prélèvements), l'instabilité des sédiments prélevés (faciès des graviers envasés) et la conservation de la structure sédimentaire. L'utilisation de techniques de prélèvement indirect par l'intermédiaire de la benne Flucha a montré sa capacité à conserver la structure sédimentaire, mais a également montré les difficultés à prélever dans des sédiments grossiers avec des taux d'échecs importants dans les zones de prélèvement du nord de l'embouchure de la Seine. Les profondeurs de pénétration dans le faciès des graviers envasés ont également montré les limites de la technique de prélèvement avec une profondeur moyenne de 12 cm, alors que le même engin a permis des prélèvements d'une vingtaine de centimètre en moyenne dans les faciès lités vaseux. Cette limitation empêche donc l'observation des structures sédimentaires et faunistiques au-delà de 10 cm de profondeur dans le faciès des graviers envasés. Des prélèvements en plongée permettraient peut-être d'obtenir des prélèvements sur une plus grande profondeur sédimentaire.

L'utilisation d'un CAT-Scan pour observer la structure interne des carottes avec la macrofaune en place est, bien que connue, une méthodologie innovante pour la baie de

Seine et de plus en milieu subtidal. En effet, beaucoup d'études utilisant la tomographie dans le but d'observer les structures internes de la macrofaune ont été réalisées en domaine intertidal et vaseux, plus facile à prélever (Mermillod-Blondin et al., 2003; Dufour et al., 2005; Bouchet et al., 2009; Gagnoud et al., 2009; Salvo et al., 2013). L'analyse des volumes de vie en fonction de la profondeur a montré des proportions plus fortes dans les cinq premiers centimètres de l'ordre de 3-4 % de volumes vides, corroborées par les proportions des individus avec, pour l'ensemble des faciès, 98 % des individus dans les neuf premiers centimètres de sédiment mais sans corrélation directe entre les pourcentages de volumes vides et l'abondance de la macrofaune. Les résultats des abondances ont également mis en évidence la présence de deux pics d'abondance, le premier entre 0 et 2 cm de profondeur, représentant près de 60 % des individus et le deuxième pic entre 5 et 7 cm de profondeur avec 15 % des individus. Ces deux pics d'abondance sont communs aux trois faciès identifiés avec l'absence de macrofaune au-delà de 16 cm de profondeur pour les zones litées.

En revanche, l'analyse des paramètres abiotiques n'a pas mis en évidence de corrélations fortes avec la profondeur. Les valeurs de soufre pour le faciès *fortement lité* montre un environnement oxique sur toute la colonne sédimentaire. Ce résultat surprenant et inattendu pourrait être représentatif d'un habitat instable dans le temps et un dépôt très récent avec une remobilisation sédimentaire permanente dans lequel les réactions sulfato-réductrices n'ont pas encore eu le temps de se mettre en place.

L'approche adoptée pour l'analyse de la macrofaune en fonction des paramètres abiotiques a été de moyenniser les données par profondeur dans chaque faciès, considérant ainsi chaque prélèvement comme une réplique du faciès. Cette approche a montré la grande variabilité des paramètres, biotiques et abiotiques, lissant ainsi l'information. Ainsi, lors de l'analyse des données de macrofaune contraintes par les données abiotiques, les résultats montrent une répartition de la macrofaune selon deux gradients, un premier gradient granulométrique avec les espèces des fractions grossières [150 μ m ; 450 μ m[(*graviers envasés*) et les espèces des fractions plus fines [63 μ m ; 150 μ m[(faciès lités). Un deuxième gradient correspondant à la profondeur partage les espèces en trois principaux groupes tels que les espèces de surface, présentent de la surface du sédiment à environ 5 cm, les espèces de subsurface, présentent entre 5 et 11 cm de profondeur puis les espèces profondes trouvées

à partir de 11 cm. Cependant, aucune relation stricte avec le sédiment n'a été mise en évidence et les espèces semblent plutôt se distribuer par rapport à une distance à l'interface eau-sédiment. Deux espèces représentent à elle seules 79 % des individus du pic entre 5 et 7 cm, *Kurtiella bidentata* et les *Chaetozone* spp.. Elles n'ont pas montré de lien direct avec la granulométrie ou un autre paramètre abiotique. La présence à une telle profondeur d'espèces de petite taille reste inexpliquée actuellement. Des investigations sur les interactions spécifiques (sur plusieurs échelles, méiofaune, macrofaune, ichtyofaune) pourraient mettre en évidence des symbioses et modifications d'habitat facilitant la présence d'autres espèces en profondeur. L'absence de relations nettes entre la macrofaune et les paramètres abiotiques combinée à de forts écart-types des paramètres biotiques comme abiotiques montrent une grande variabilité des écosystèmes même au sein d'un même faciès.

Les expérimentations ont mis en évidence le fort potentiel bioturbateur de *Lagis koreni* avec un coefficient de biodiffusion moyen maximal de $37,8 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ par rapport aux autres espèces qui présentent des coefficients de biodiffusion autour de $1 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$. *Lagis koreni* est également l'espèce présentant des coefficients d'advection les plus importants avec $22,8 \text{ cm}^2.\text{an}^{-1}$ pour les luminophores rouges. Toutes les espèces ont montré une préférence pour le déplacement des luminophores verts, de petite taille, pouvant s'expliquer par une préférence des petites tailles mais également par les contraintes physiques engendrées par les particules plus grossières, plus difficiles à transporter. L'effet de la granulométrie sur le comportement des individus n'a été observé vraiment que chez *Lagis koreni* qui a montré des coefficients d'advection très forts dans la configuration sédimentaire grossière en mélange alors que dans la configuration plus fine, les coefficients biodiffusifs étaient élevés pour les deux tailles de luminophores. L'augmentation de la granulométrie n'a pas eu d'effet pour les autres espèces qui n'ont pas exprimé de fort potentiel bioturbateur.

Les expérimentations en configuration litée ont montré les mêmes conclusions avec *Lagis koreni* qui est la seule espèce à avoir déstructuré une partie des litages reconstitués, sur les trois premiers centimètres de sédiment, et ceux, pour les deux configurations de litage.

Ces expérimentations ont quantifié la capacité de bioturbation de *Lagis koreni* mais ne se sont pas montrées adaptées pour les autres espèce notamment en relation avec la

densité des individus choisis. Pour les travaux futurs, l'augmentation de la densité paraît indispensable pour une bonne observation des comportements de bioturbation des espèces choisies. L'amélioration de la méthodologie pour la reconstruction des litages et l'analyses des données restantes apparaît important pour la poursuite dans cette configuration sédimentaire. Le couplage d'expérimentation de carottes sédimentaires reconstituées et de carottes prélevées *in situ* sur les mêmes assemblages faunistiques que les espèces étudiées permettrait : 1) d'évaluer la bioturbation de l'assemblage et donc d'avoir une vision plus proche de ce qui peut se produire en baie de Seine et 2) d'évaluer les interactions inter-spécifiques sur la bioturbation.

En tant que travail préliminaire, la thématique abordée est vouée à être poursuivie avec les méthodologies utilisées qui ont montré leur potentiel sans avoir été entièrement exploitées avec notamment une complémentarité des analyses au CAT-Scan et des analyses classiques d'étude du benthos par la vision d'un sédiment global. Dans le cadre d'études des relations entre la faune et le sédiment, l'approche expérimentale apparaît également indispensable et indissociable des analyses *in situ* afin de mieux cerner les processus abiotiques et biotiques entre les organismes et leur habitat.

Bibliographie

- Alexander, R.R., Stanton, R.J., Dodd, J.R., 1993. Influence of Sediment Grain Size on the Burrowing of Bivalves : Correlation with Distribution and Stratigraphic Persistence of Selected Neogene Clams. *PALAIOS* 8, 289.
- Alizier, S., 2011. Echelles Spatio-Temporelles D'observation Des Relations Macrobenthos-Sédiments : Organisation et Changements À Long Terme (1988-2009) Des Communautés Benthiques Subtidales de La Partie Orientale de La Baie de Seine. Ph.D. thesis.
- Aller, R.C., 1980. Relationships of tube-dwelling benthos with sediment and overlying water chemistry. The Belle W. Baruch Library in Marine Science 11.
- Aller, R.C., 1982. The Effects of Macrobenthos on Chemical Properties of Marine Sediment and Overlying Water, in : McCall, P.L., Tevesz, M.J.S. (Eds.), *Animal-Sediment Relations*. Springer US. number 100 in *Topics in Geobiology*, pp. 53–102.
- Aller, R.C., 1984. The importance of relict burrow structures and burrow irrigation in controlling sedimentary solute distributions. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48, 1929–1934.
- Aller, R.C., 1988. Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediments : The role of burrow structures, in : *Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments*. T. H. Blackburn and J. Sørensen, Scope edition. pp. 301–338.
- Anderson, M.J., 2008. Animal-sediment relationships re-visited : Characterising species' distributions along an environmental gradient using canonical analysis and quantile regression splines. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366, 16–27.

- Atkinson, R.J.A., Chapman, C.J., 1984. Resin casting : A technique for investigating burrows in sublittoral sediments. *Progress in Underwater Science* 9, 15–25.
- Atkinson, R.J.A., Froggia, C., Arneri, E., Antolini, B., 1998. Observations on the burrows and burrowing behaviour of *Brachynotus gemmellari* and on the burrows of several other species occurring on *Squilla* grounds off Ancona, Central Adriatic. *Scientia Marina* 62, 91–100.
- Avoine, J., 1995. Synthèse des connaissances sur l'estuaire de la Seine - Partie 2 - Sédimentologie. Synthèse des connaissances réalisée par l'Ifremer à la demande du Port autonome Du Havre , 191.
- Barnett, P.R.O., Watson, J., Connelly, D., 1984. A multiple corer for taking virtually undisturbed samples from shelf, bathyal and abyssal sediments. *Oceanologica acta* 7, 399–408.
- Bentley, S.J., Sheremet, A., Jaeger, J.M., 2006. Event sedimentation, bioturbation, and preserved sedimentary fabric : Field and model comparisons in three contrasting marine settings. *Continental Shelf Research* 26, 2108–2124.
- Berkenbusch, K., Rowden, A.A., 1999. Factors influencing sediment turnover by the burrowing ghost shrimp *Callinassa filholi* (Decapoda : Thalassinidea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 238, 283–292.
- Bernard, G., 2013. Mesures Expérimentales et Modélisation Du Remaniement Sédimentaire Dans Le Bassin d'Arcachon. Ph.D. thesis. Université Sciences et Technologies - Bordeaux I.
- Bernard, G., Grémare, A., Maire, O., Lecroart, P., Meysman, F.J., Ciutat, A., Deflandre, B., Duchêne, J.C., 2012. Experimental assessment of particle mixing fingerprints in the deposit-feeding bivalve *Abra alba* (Wood). *Journal of Marine Research* 70, 689–718.
- Birkett, L., 1958. A Basis for Comparing Grabs. *Journal du Conseil* 23, 202–207.
- Blair, N.E., Levin, L.A., DeMaster, D.J., Plaia, G., 1996. The short-term fate of fresh algal carbon in continental slope sediments. *Limnology and Oceanography* 41, 1208–1219.

- Blanpain, O., du Bois, P.B., Cugier, P., Lafite, R., Lunven, M., Dupont, J., Le Gall, E., Legrand, J., Pichavant, P., 2009. Dynamic sediment profile imaging (DySPI) : A new field method for the study of dynamic processes at the sediment-water interface. *Limnology and Oceanography : Methods* 7, 8–20.
- Blomqvist, S., 1990. Sampling performance of Ekman grabs — in situ observations and design improvements. *Hydrobiologia* 206, 245–254.
- Blomqvist, S., 1991. Quantitative Sampling of Soft-Bottom Sediments - Problems and Solutions. *Marine Ecology Progress Series* 72, 295–304. WOS :A1991FR47100011.
- Boespflug, X., Long, B.F.N., Occhietti, S., 1995. CAT-scan in marine stratigraphy : A quantitative approach. *Marine Geology* 122, 281–301.
- Boespflug, X., Ross, N., Long, B., Dumais, J.F., 1994. Tomodensitométrie axiale : Relation entre l'intensité tomographique et la densité de la matière. *Canadian Journal of Earth Sciences* 31, 426–434.
- Bolam, S.G., Fernandes, T.F., 2002. Dense aggregations of tube-building polychaetes : Response to small-scale disturbances. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 269, 197–222.
- Bolte, S., Cordelières, F.P., 2006. A guided tour into subcellular colocalization analysis in light microscopy. *Journal of Microscopy* 224, 213–232.
- Bouchet, V.M.P., Sauriau, P.G., Debenay, J.P., Mermillod-Blondin, F., Schmidt, S., Amiard, J.C., Dupas, B., 2009. Influence of the mode of macrofauna-mediated bioturbation on the vertical distribution of living benthic foraminifera : First insight from axial tomodensitometry. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 371, 20–33.
- Boudreau, B.P., 1997. Diagenetic Models and Their Implementation : Modelling Transport and Reactions in Aquatic Sediments. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. OCLC : 851842693.
- Bouma, A.H., 1964. Sampling and treatment of unconsolidated sediments for study of internal structures. *Journal of Sedimentary Research* 34, 349–354.

- Bouma, T.J., Olenin, S., Reise, K., Ysebaert, T., 2009. Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments : Posing hypotheses. *Helgoland Marine Research* 63, 95–106.
- Boyd, S., Barry, J., Nicholson, M., 2006. A comparative study of a 0.1 m² and 0.25 m² Hamon grab for sampling macrobenthic fauna from offshore marine gravels. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86, 1315–1328.
- Braeckman, U., Provoost, P., Gribsholt, B., Van Gansbeke, D., Middelburg, J., 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.
- Bromley, R.G., 1990. Trace Fossils : Biology and Taphonomy. Number 3 in Special topics in palaeontology, Unwin Hyman, London ; Boston.
- Cabioch, L., Gentil, F., Glaçon, R., Retière, C., 1977. Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche : Distribution générale et écologie. *Biology of benthic organisms* , 115–128.
- Cadée, G., 1976. Sediment reworking by arenicola marina on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research* 10, 440–460.
- Camañez, L., 2014. Relation animal-sédiment et variabilité des communautés benthiques en baie de Seine orientale. Rapport de Master 2. Université Pierre et Marie Curie - Paris 6.
- Cardoso, I., Granadeiro, J.P., Cabral, H., 2010. Benthic macroinvertebrates' vertical distribution in the Tagus estuary (Portugal) : The influence of tidal cycle. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 86, 580–586.
- Ciutat, A., 2003. Impact de La Bioturbation Des Sédiments Sur Les Transferts et La Biodisponibilité Des Métaux : Approches Expérimentales. Ph.D. thesis. Bordeaux 1.
- Clark, R., 1962. Observations on the food of Nephtys. *Limnol. Oceanogr* 7, 380–385.
- Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18, 117–143.

- Clavier, J., 1983. Efficacités comparées d'un carottier manœuvré en plongée et de deux bennes, sur substrat de sables fins vaseux. *Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne* 55, 93–97.
- Clavier, J., 1984. Distribution verticale de la macrofaune benthique dans un sédiment fin non exondable. *Cahiers de biologie marine* 25, 141–152.
- Cnudde, V., Boone, M.N., 2013. High-resolution X-ray computed tomography in geosciences : A review of the current technology and applications. *Earth-Science Reviews* 123, 1–17.
- Coelho, V.R., Cooper, R.A., Rodrigues, S.R., 2000. Burrow morphology and behavior of the mud shrimp *Upogebia omissa* (Decapoda : Thalassinidea : Upogebiidae). *Marine Ecology Progress Series* 200, 229–240.
- Cojan, I., Renard, M., 1999. *Sédimentologie*. Dunod. 1^{ère} édition.
- Crémer, J.F., Long, B., Desrosiers, G., de Montety, L., Locat, J., 2002. Application de la scanographie à l'étude de la densité des sédiments et à la caractérisation des structures sédimentaires : Exemple des sédiments déposés dans la rivière Saguenay (Québec, Canada) après la crue de juillet 1996. *Canadian Geotechnical Journal* 39, 440–450.
- Crémer, J.F., 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 : exemples des sédiments déposés dans le Saguenay après la crue de juillet 1996, Montréal. pp. 153–159.
- Dales, R.P., 1957. The feeding mechanism and structure of the gut of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 36, 81–89.
- D'Andrea, A.F., Lopez, G.R., Aller, R.C., 2004. Rapid physical and biological particle mixing on an intertidal sandflat. *Journal of Marine Research* 62, 67–92.
- Darwin, C., 1838. On the formation of mould. *Journal of the Franklin Institute* 25, 349–351.

- Dashtgard, S.E., 2011. Linking invertebrate burrow distributions (neoichnology) to physicochemical stresses on a sandy tidal flat : Implications for the rock record. *Sedimentology* 58, 1303–1325.
- Datry, T., Malard, F., Niederreiter, R., Gibert, J., 2003. Video-logging for examining biogenic structures in deep heterogeneous subsurface sediments. *Comptes Rendus Biologies* 326, 589–597.
- Dauer, D., Ranasinghe, J., Weisberg, S., 2000. Relationships between benthic community condition, water quality, sediment quality, nutrient loads and land use patterns in Chesapeake Bay. *Estuaries* 23, 80–96.
- Dauvin, J., 1979. Recherches quantitatives sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire, Baie de Morlaix, et sur sa perturbation par les hydrocarbures de l'AMOCO-CADIZ". Ph.D. thesis.
- Dauvin, J.C., 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, J.C., 1993. Le benthos : Témoin des variations de l'environnement. *Oceanis* 19, 25–53.
- Dauvin, J.C., 1997. Les Biocénoses Marines et Littorales Françaises Des Côtes Atlantique, Manche et Mer Du Nord Synthèse, Menaces et Perspectives. Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Dauvin, J.C., 2015. History of benthic research in the English Channel : From general patterns of communities to habitat mosaic description. *Journal of Sea Research* 100, 32–45.
- Dauvin, J.C., Alizier, S., Rolet, C., Bakalem, A., Bellan, G., Gomez Gesteira, J., Grimes, S., De-La-Ossa-Carretero, J., Del-Pilar-Ruso, Y., 2012a. Response of the different indices to the diverse human pressures. *Ecological Indicators* 12, 143–143.
- Dauvin, J.C., Bellan, G., Bellan-Santini, D., 2010. Benthic indicators : From subjectivity to objectivity – Where is the line ? *Marine Pollution Bulletin* 60, 947–953.

- Dauvin, J.C., Brind'Amour, A., Cuvilliez, A., Dancie, C., Desroy, N., Le Hir, P., Lesourd, S., Méar, Y., Morin, J., 2012b. COLMATAGE : Couplages Bio-Morpho-Sédimentaires et Dynamique À Long Terme Des Habitats et Peuplements Benthiques et Ichtyologiques En Seine Aval. GIP Seine-Aval 4.
- Dauvin, J.C., Dewarumez, J.M., Elkaim, B., Bernardo, D., Fromentin, J.M., Ibanez, F., 1993. Cinétique de *Abra alba* (mollusque bivalve) de 1977 à 1991 en Manche-Mer du Nord, relation avec les facteurs climatiques. *Oceanologica acta* 16, 413–422.
- Dauvin, J.C., Gillet, P., 1991. Spatio-temporal variability in population structure of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Annelida : Polychaeta) from the bay of Seine (eastern english channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 152, 105–122.
- Dauwe, B., Herman, P.M.J., Heip, C.H.R., 1998. Community structure and bioturbation potential of macrofauna at four North Sea stations with contrasting food supply. *Marine Ecology Progress Series* 173, 67–83.
- Davey, E., Wigand, C., Johnson, R., Sundberg, K., Morris, J., Roman, C.T., 2011. Use of computed tomography imaging for quantifying coarse roots, rhizomes, peat, and particle densities in marsh soils. *Ecological Applications* 21, 2156–2171.
- Davis, R.B., 1974. Stratigraphic effects of tubificids in profundal lake sediments¹. *Limnology and Oceanography* 19, 466–488.
- Davis, W.R., 1993. The role of bioturbation in sediment resuspension and its interaction with physical shearing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 171, 187–200.
- de Montety, L., Long, B., Desrosiers, G., Crémer, J.F., Locat, J., Stora, G., 2003. Utilisation de la scanographie pour l'étude des Sediments : Influence des paramètres physiques, chimiques et biologiques sur la mesure des intensités tomographiques. *Canadian Journal of Earth Sciences* 40, 937–948.
- Desroy, N., Janson, A.L., Denis, L., Charrier, G., Lesourd, S., Dauvin, J.C., 2007. The intra-annual variability of soft bottom macrobenthos abundance patterns in the North Channel of the Seine Estuary. *Hydrobiologia* 588, 173–188.

- 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.
- Diaz, R.J., Cutter, G.R., Rhoads, D.C., 1994. The importance of bioturbation to continental slope sediment structure and benthic processes off Cape Hatteras, North Carolina. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 41, 719–734.
- Dobbs, F.C., Scholly, T.A., 1986. Sediment processing and selective feeding by *Pectinaria koreni* (Polychaeta : Pectinariidae). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 29, 165–176.
- Dormann, C.F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J.R.G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P.J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P.E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A.K., Zurell, D., Lautenbach, S., 2013. Collinearity : A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36, 27–46.
- Duchesne, M.J., Moore, F., Long, B.F., Labrie, J., 2009. A rapid method for converting medical Computed Tomography scanner topogram attenuation scale to Hounsfield Unit scale and to obtain relative density values. *Engineering Geology* 103, 100–105.
- Dufour, S.C., 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.
- Duliu, O.G., 1999. Computer axial tomography in geosciences : An overview. *Earth-Science Reviews* 48, 265–281.
- Eckman, J.E., Nowell, A.R., Jumars, P.A., 1981. Sediment destabilization by animal tubes. *Journal of Marine Research* 39, 361–374.
- Eleftheriou, A., Moore, D.C., 2013. Macrofauna Techniques, in : Eleftheriou, A. (Ed.), *Methods for the Study of Marine Benthos*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 175–251.

- Elliott, J.M., Tullet, P.A., 1978. A Bibliography of Samplers for Benthic Invertebrates. Freshwater Biological Association, Ambleside, UK.
- Esselink, P., Zwarts, L., 1989. Seasonal trend in burrow depth and tidal variation in feeding activity of *Nereis diversicolor*. Marine ecology progress series. Oldendorf 56, 243–254.
- Farrell, K.M., Harris, W.B., Mallinson, D.J., Culver, S.J., Riggs, S.R., Pierson, J., Self-Trail, J.M., Lautier, J.C., 2012. Standardizing Texture and Facies Codes for A Process-Based Classification of Clastic Sediment and Rock. Journal of Sedimentary Research 82, 364–378.
- Flach, E., Heip, C., 1996. Vertical distribution of macrozoobenthos within the sediment on the continental slope of the Goban Spur area (NE Atlantic). Marine ecology progress series. Oldendorf 141, 55–66.
- Folk, R.L., 1980. Petrology of Sedimentary Rocks. Hemphill Publishing Company.
- Foster Johnson, R., 1988. A box corer 30 cm square and 4 m long. Continental Shelf Research 8, 1011–1024.
- Fournier, J., Bonnot-Courtois, C., Paris, R., Voldoire, O., Le Vot, M., 2012. Analyses granulométriques. Principes et méthodes. CNRS , 99.
- Foveau, A., 2009. Habitats et communautés benthiques du bassin oriental de la Manche : état des lieux au début du XXI^e siècle. Ph.D. thesis.
- Francois, F., Poggiale, J.C., Durbec, J.P., Stora, G., 1997. A new approach for the modeling of sediment reworking induced by a macrobenthic community. Acta Biotheoretica 45, 295–319.
- Frontier, S., 1969. Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton. Technical Report. ORSTOM. Nosy-Bé.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Leprêtre, A., Davoult, D., Luczak, C., 2008. Écosystèmes - Structure, Fonctionnement, Évolution. Dunod. 4 edition.

- Fu, S., Werner, F., Brossmann, J., 1994. Computed tomography ; application in studying biogenic structures in sediment cores. *PALAIOS* 9, 116–119.
- Gage, J.D., 1975. A comparison of the deep-sea epibenthic sledge and anchor-box dredge samplers with the van Veen grab and hand coring by diver. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* 22, 693–702.
- Gage, J.D., Bett, B.J., 2005. Deep-Sea Benthic Sampling, in : Eleftheriou, A., McIntyre, A. (Eds.), *Methods for the Study of Marine Benthos*. Blackwell Science Ltd, pp. 273–325.
- Gagnoud, M., Lajeunesse, P., Desrosiers, G., Long, B., Dufour, S., Labrie, J., Mermillod-Blondin, F., Stora, G., 2009. Litho- and biofacies analysis of postglacial marine mud using CT-Scanning. *Engineering Geology* 103, 106–111.
- Garcia, C., 2010. Approche Fonctionnelle Des Communautés Benthiques Du Bassin Oriental de La Manche et Du Sud de La Mer Du Nord. Ph.D. thesis. Lille 1.
- Gentil, F., 1976a. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. Ph.D. thesis. Université Paris 6.
- Gentil, F., 1976b. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. Ph.D. thesis. Université Paris 6.
- Gentil, F., Cabioch, L., 1997. Carte des peuplements macrobenthiques de la Baie de Seine et Manche centrale sud. *Station Biologique de Roscoff* , 1.
- Gerdes, D., 1990. Antarctic trials of the multi-box corer, a new device for benthos sampling. *Polar Record* 26, 35–38.
- Gerino, M., 1990. The effects of bioturbation on particle redistribution in Mediterranean coastal sediment. Preliminary results. *Hydrobiologia* 207, 251–258.
- Gerino, M., Aller, R.C., Lee, C., Cochran, J.K., Aller, J.Y., Green, M.A., 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.

- Gerino, M., Frignani, M., Mugnai, C., Bellucci, L.G., Prevedelli, D., Valentini, A., Castelli, A., Delmotte, S., Sauvage, S., 2007. Bioturbation in the Venice Lagoon : Rates and relationship to organisms. *Acta Oecologica* 32, 14–25.
- Gerino, M., Stora, G., 1991. Analyse quantitative in vitro de la bioturbation induite par la polychète *Nereis diversicolor*. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 3, Sciences de la vie* 313, 489–494.
- Germano, J.D., 1995. Sediment profile imaging : A rapid seafloor impact assessment tool for oil spills, in : ARCTIC AND MARINE OILSPILL PROGRAM TECHNICAL SEMINAR, MINISTRY OF SUPPLY AND SERVICES, CANADA. pp. 1271–1280.
- Germano, J.D., 2012. Germano & Associates, Inc. : Sediment Profile Imaging. <http://www.remots.com/>.
- Germano, J.D., Rhoads, D.C., Valente, R.M., Carey, D.A., Solan, M., 2011. The use of Sediment Profile Imaging (SPI) for environmental impact assessments and monitoring studies : Lessons learned from the past four decades, in : Gibson, R.N., Atkinson, R.J.A., Gordon, J.D.M., Smith, I.P., Hughes, D.J. (Eds.), *Oceanography and Marine Biology : An Annual Review*. volume 49, Crc press edition. pp. 235–298.
- Gersonde, R., Seidenkrantz, M.S., 2013. Sampling marine sediment. Inside PAGES .
- Gilbert, F., 2003. Bioturbation et Biogéochimie Des Sédiments Marins Côtiers : Cycle de L'azote et Devenir de La Matière Organique. Demande d'Habilitation à Diriger des Recherches. Université de la Méditerranée.
- Gilbert, F., Hulth, S., Grossi, V., Poggiale, J.C., Desrosiers, G., Rosenberg, R., Gérino, M., François-Carcaillet, F., Michaud, E., Stora, G., 2007. Sediment reworking by marine benthic species from the Gullmar Fjord (Western Sweden) : Importance of faunal biovolume. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 348, 133–144.
- Gilbert, F., Hulth, S., Strömberg, N., Ringdahl, K., Poggiale, J.C., 2003. 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., Stora, G., Bonin, P., 1998. Influence of bioturbation on denitrification activity in Mediterranean coastal sediments : An in situ experimental approach. *Marine Ecology Progress Series* 163, 99–107.
- Glass, B.P., Baker, R.N., Storzer, D., Wagner, G.A., 1973. North American microtektites from the Caribbean Sea and their fission track age. *Earth and Planetary Science Letters* 19, 184–192.
- de Goeij, P., Luttikhuisen, P.C., van der Meer, J., Piersma, T., 2001. Facilitation on an intertidal mudflat : The effect of siphon nipping by flatfish on burying depth of the bivalve *Macoma balthica*. *Oecologia* 126, 500–506.
- Gordon, D.C., 1966. The Effects of the Deposit Feeding Polychaete *Pectinaria Gouldii* on the Intertidal Sediments of Barnstable Harbor1. *Limnology and Oceanography* 11, 327–332.
- Gray, J., Elliott, M., 2009. *Ecology of Marine Sediments : From Science to Management*. Oxford Biology. second edition edition.
- Grémare, A., Duchêne, J.C., Rosenberg, R., David, E., Desmalades, M., 2004. Feeding behaviour and functional response of *Abra ovata* and *A. nitida* compared by image analysis. *Marine Ecology Progress Series* 267, 195–208.
- Hessler, R.R., Jumars, P.A., 1974. Abyssal community analysis from replicate box cores in the central North Pacific. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* 21, 185–209.
- Hines, A.H., Comtois, K.L., 1985. Vertical distribution of infauna in sediments of a subestuary of central Chesapeake Bay. *Estuaries* 8, 296–304.
- Holland, K., Elmore, P., 2008. A review of heterogeneous sediments in coastal environments. *Earth-Science Reviews* 89, 116–134.
- Holler, P., Kögler, F.C., 1990. Computer tomography : A nondestructive, high-resolution technique for investigation of sedimentary structures. *Marine Geology* 91, 263–266.
- Hollertz, K., Duchene, J.C., 2001. Burrowing behaviour and sediment reworking in the heart urchin *Brissopsis lyrifera* Forbes (Spatangoida). *Marine Biology* 139, 951–957. ISI

- Document Delivery No. : 503HR Times Cited : 35 Cited Reference Count : 32 Hollertz, K Duchene, JC Springer-verlag New york.
- Holme, N.A., 1961. The Bottom Fauna of the English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 41, 397–461.
- Holyer, R.J., Young, D.K., Sandidge, J.C., Briggs, K.B., 1996. Sediment density structure derived from textural analysis of cross-sectional X-radiographs. *Geo-Marine Letters* 16, 204–211.
- Hounsfield, G.N., 1973. Computerized transverse axial scanning (tomography) : Part 1. Description of system. *The British Journal of Radiology* 46, 1016–1022.
- Howard, J.D., 1968. X-Ray radiography for examination of burrowing in sediments by marine invertebrate organisms. *Sedimentology* 11, 249–258.
- Howard, J.D., Mayou, T.V., Heard, R.W., 1977. Biogenic sedimentary structures formed by rays. *Journal of Sedimentary Research* 47, 339–346.
- Jackson, P.D., Briggs, K.B., Flint, R.C., 1996. Evaluation of sediment heterogeneity using microresistivity imaging and X-radiography. *Geo-Marine Letters* 16, 219–225.
- Jamieson, A.J., Boorman, B., Jones, D.O., 2013. Deep-Sea Benthic Sampling, in : Eleftheriou, A. (Ed.), *Methods for the Study of Marine Benthos*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 285–347.
- Janson, A.L., 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. Ph.D. thesis.
- Jenkins, R., Vries, J.L., 1969. *Practical X-Ray Spectrometry*. OCLC : 913654907.
- Jørgensen, B.B., 1982. Mineralization of organic matter in the sea bed—the role of sulphate reduction. *Nature* 296, 643–645.
- Jørgensen, B.B., Kasten, S., 2006. Sulfur Cycling and Methane Oxidation, in : Schulz, P.D.H.D., Zabel, D.M. (Eds.), *Marine Geochemistry*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 271–309.

- Jumars, P.A., Nowell, A.R.M., 1984. Effects of benthos on sediment transport : Difficulties with functional grouping. *Continental Shelf Research* 3, 115–130. ISI Document Delivery No. : SU741 Times Cited : 108 Cited Reference Count : 92 Jumars, pa nowell, arm Pergamon-elsevier science ltd Oxford.
- Jumars, P.A., Self, R.F., Nowell, A.R., 1982. Mechanics of particle selection by tentaculate deposit-feeders. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 64, 47–70.
- Kantzas, A., Marentette, D., Jha, K.N., 1992. Computer-Assisted Tomography : From Qualitative Visualization To Quantitative Core Analysis. *Journal of Canadian Petroleum Technology* 31.
- Koretsky, C.M., Meile, C., Cappellen, P.V., 2002. Quantifying bioirrigation using ecological parameters : A stochastic approach†. *Geochemical Transactions* 3, 17–30.
- Kristensen, E., Penha-Lopes, G., Delefosse, M., Valdemarsen, T., Quintana, C., Banta, G., 2012. What is bioturbation ? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Marine Ecology Progress Series* 446, 285–302.
- Kullenberg, B., Sweden, Hydrografisk-biologiska kommissionen, 1947. The Piston Core Sampler. Elanders boktr., Guteborg. OCLC : 23376539.
- Labrune, C., Romero-Ramirez, A., Amouroux, J.M., Duchêne, J.C., Desmalades, M., Escoubeyrou, K., Buscail, R., Grémare, A., 2012. Comparison of ecological quality indices based on benthic macrofauna and sediment profile images : A case study along an organic enrichment gradient off the Rhône River. *Ecological Indicators* 12, 133–142.
- Larsonneur, C., Bouysse, P., Auffret, J.P., 1982. The superficial sediments of the English Channel and its Western Approaches. *Sedimentology* 29, 851–864.
- Lee, Y.H., Koh, C.H., 1994. Biogenic sedimentary structures on a Korean mud flat : Spring-neap variations. *Netherlands Journal of Sea Research* 32, 81–90.
- Legendre, P., Gallagher, E., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271–280.

- Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical Ecology. Number 24 in Developments in environmental modelling, Elsevier, Amsterdam. third english edition edition.
- Lemoine, J.P., Verney, R., 2015. Fonctionnement hydro-sédimentaire de l'estuaire de la Seine. Fascicule Seine-Aval 3.3.
- Leri, A.C., Hakala, J.A., Marcus, M.A., Lanzirotti, A., Reddy, C.M., Myneni, S.C.B., 2010. Natural organobromine in marine sediments : New evidence of biogeochemical Br cycling. *Global Biogeochemical Cycles* 24, 1–15.
- Leri, A.C., Mayer, L.M., Thornton, K.R., Ravel, B., 2014. Bromination of marine particulate organic matter through oxidative mechanisms. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 142, 53–63.
- Leri, A.C., Myneni, S.C., 2012. Natural organobromine in terrestrial ecosystems. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 77, 1–10.
- Lesourd, S., 2000. Processus D'envasement D'un Estuaire Macrotidal : Zoom Temporel Du Siecle a L'heure ; Application a L'estuaire de La Seine. Ph.D. thesis. Caen.
- Lesourd, S., Lesueur, P., Brun-Cottan, J.C., Auffret, J.P., Poupinet, N., Laignel, B., 2001. Morphosedimentary evolution of the macrotidal Seine estuary subjected to human impact. *Estuaries* 24, 940.
- Lesourd, S., Lesueur, P., Brun-Cottan, J.C., Garnaud, S., Poupinet, N., 2003. Seasonal variations in the characteristics of superficial sediments in a macrotidal estuary (the Seine inlet, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58, 3–16.
- Lesourd, S., Lesueur, P., Fisson, C., Dauvin, J.C., 2016. Sediment evolution in the mouth of the Seine estuary (France) : A long-term monitoring during the last 150 years. *Comptes Rendus Geoscience* 348, 442–450.
- Lesueur, P., Lesourd, S., Lefebvre, D., Garnaud, S., Brun-Cottan, J.C., 2003. Holocene and modern sediments in the Seine estuary (France) : A synthesis. *Journal of Quaternary Science* 18, 339–349.

- Ligier, Y., Ratib, O., Logean, M., Girard, C., 1994. Osiris : A medical image-manipulation system. *M.D. Computing : Computers in Medical Practice* 11, 212–218.
- Lofi, J., Weber, O., 2001. SCOPIX - digital processing of X-ray images for the enhancement of sedimentary structures in undisturbed core slabs. *Geo-Marine Letters* 20, 182–186.
- Lohrer, A.M., Thrush, S.F., Hunt, L., Hancock, N., Lundquist, C., 2005. Rapid reworking of subtidal sediments by burrowing spatangoid urchins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 321, 155–169.
- Lontoc-Roy, M., Dutilleul, P., Prasher, S.O., Han, L., Brouillet, T., Smith, D.L., 2006. Advances in the acquisition and analysis of CT scan data to isolate a crop root system from the soil medium and quantify root system complexity in 3-D space. *Geoderma* 137, 231–241.
- Lozach, S., 2011. Habitats Benthiques Marins Du Bassin Oriental de La Manche : Enjeux Écologiques Dans Le Contexte D'extraction de Granulats Marins. Ph.D. thesis. Lille 1.
- Lozach, S., Dauvin, J.C., Méar, Y., Murat, A., Davoult, D., Migné, A., 2011. Sampling epifauna, a necessity for a better assessment of benthic ecosystem functioning : An example of the epibenthic aggregated species *Ophiothrix fragilis* from the Bay of Seine. *Marine Pollution Bulletin* 62, 2753–2760.
- Mahaut, M.L., Graf, G., 1987. A luminophore tracer technique for bioturbation studies. *Oceanologica acta* 10, 323–328.
- Maire, O., 2006. Développement et Applications de Protocoles Automatisés D'acquisition et de Traitement D'image Pour L'étude de L'influence Des Paramètres Environnementaux Sur L'écophysiologie Des Invertébrés Benthiques. Ph.D. thesis.
- Maire, O., Duchêne, J.C., Amouroux, J.M., Grémare, A., 2007a. Activity patterns in the terebellid polychaete *Eupolymnia nebulosa* assessed using a new image analysis system. *Marine Biology* 151, 737–749.

- Maire, O., Duchêne, J.C., Bigot, L., Grémare, A., 2007b. Linking feeding activity and sediment reworking in the deposit-feeding bivalve *Abra ovata* with image analysis, laser telemetry, and luminophore tracers. *Marine Ecology Progress Series* 351, 139–150.
- Maire, O., Duchêne, J.C., Grémare, A., Malyuga, V.S., Meysman, F.J.R., 2007c. A comparison of sediment reworking rates by the surface deposit-feeding bivalve *Abra ovata* during summertime and wintertime, with a comparison between two models of sediment reworking. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 343, 21–36.
- Maire, O., Duchene, J.C., Rosenberg, R., de Mendonca, J.B., Grémare, A., 2006. Effects of food availability on sediment reworking in *Abra ovata* and *A. nitida**. *Marine Ecology Progress Series* 319, 135.
- Maire, O., Lecroart, P., Meysman, F., Rosenberg, R., Duchêne, J.C., Grémare, A., 2008. Quantification of sediment reworking rates in bioturbation research : A review. *Aquatic Biology* 2, 219–238.
- Marchant, R., 1988. Vertical distribution of benthic invertebrates in the bed of the Thomson River, Victoria. *Marine and Freshwater Research* 39, 775–784.
- Massé, C., 2014. Effets de La Bioturbation Sur La Diversité Des Communautés Bactériennes Du Sédiment : Approches Expérimentale et in-Situ : De *Melinna Palmata* Aux Communautés de La Vasière Ouest-Gironde. Ph.D. thesis. Bordeaux.
- Mayer, L.M., Macko, S.A., Mook, W.H., Murray, S., 1981. The distribution of bromine in coastal sediments and its use as a source indicator for organic matter. *Organic Geochemistry* 3, 37–42.
- Mayer, L.M., Schick, L.L., Allison, M.A., Ruttenberg, K.C., Bentley, S.J., 2007. Marine vs. terrigenous organic matter in Louisiana coastal sediments : The uses of bromine :organic carbon ratios. *Marine Chemistry* 107, 244–254.
- Mazik, K., Curtis, N., Fagan, M.J., Taft, S., Elliott, M., 2008. Accurate quantification of the influence of benthic macro- and meio-fauna on the geometric properties of estuarine muds by micro computer tomography. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 354, 192–201.

- McNally, W., Mehta, A., 2009. Sediment transport in estuaries, in : Coastal Zones and Estuaries. EOLSS Publications. Google-Books-ID : eVeHCwAAQBAJ.
- 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.
- Ménard, F., Gentil, F., Dauvin, J.C., 1990. Population dynamics and secondary production of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Polychaeta) from the Bay of Seine (eastern English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 133, 151–167.
- 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., Marie, S., Desrosiers, G., Long, B., de Montety, L., Michaud, E., Stora, G., 2003. Assessment of the spatial variability of intertidal benthic communities by axial tomodesitometry : Importance of fine-scale heterogeneity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 287, 193–208.
- Mermillod-Blondin, F., Rosenberg, R., François-Carcaillet, F., Norling, K., Mauclaire, L., 2004. Influence of bioturbation by three benthic infaunal species on microbial communities and biogeochemical processes in marine sediment. *Aquatic Microbial Ecology* 36, 271–284.
- Meysman, F.J., Galaktionov, O.S., Gribsholt, B., Middelburg, J.J., 2006a. Bioirrigation in permeable sediments : Advective pore-water transport induced by burrow ventilation. *Limnology and Oceanography* 51, 142.
- Meysman, F.J., Middelburg, J.J., Heip, C.H., 2006b. Bioturbation : A fresh look at Darwin's last idea. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 688–695.
- Michaud, E., Aller, C., R., Stora, G., 2010. Sedimentary organic matter distributions, burrowing activity, and biogeochemical cycling : Natural patterns and experimental artifacts. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 90, 21–34.

- Michaud, E., Desrosiers, G., Long, B., de Montety, L., Crémer, J.F., Pelletier, E., Locat, J., Gilbert, F., Stora, G., 2003. Use of axial tomography 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.
- Migeon, S., Weber, O., Faugeres, J.C., Saint-Paul, J., 1998. SCOPIX : A new X-ray imaging system for core analysis. *Geo-Marine Letters* 18, 251–255.
- Miron, G., Desrosiers, G., Retière, C., Lambert, R., 1991. Évolution spatio-temporelle du réseau de galeries chez le polychète *Nereis virens* (Sars) en relation avec la densité. *Canadian Journal of Zoology* 69, 39–42.
- Mucha, A.P., Costa, M.H., 1999. Macrozoobenthic community structure in two Portuguese estuaries : Relationship with organic enrichment and nutrient gradients. *Acta Oecologica* 20, 363–376.
- Mucha, A.P., Vasconcelos, M.S., Bordalo, A.A., 2004. Vertical distribution of the macrobenthic community and its relationships to trace metals and natural sediment characteristics in the lower Douro estuary, Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 59, 663–673.
- Munro, C., 2013. Diving, in : Eleftheriou, A. (Ed.), *Methods for the Study of Marine Benthos*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 125–173.
- Murat, A., Méar, Y., Poizot, E., Dauvin, J., Beryouni, K., 2016. Silting up and development of anoxic conditions enhanced by high abundance of the geoengineer species *Ophiothrix fragilis*. *Continental Shelf Research* 118, 11–22.

- Noffke, A., Hertweck, G., Kröncke, I., Wehrmann, A., 2009. Particle size selection and tube structure of the polychaete *Owenia fusiformis*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 81, 160–168.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., 2016. *Vegan : Community Ecology Package*. R package version 2.4-0.
- Olivier, F., Vallet, C., Dauvin, J.C., Retière, C., 1996. Drifting in post-larvae and juveniles in an *Abra alba* (wood) community of the eastern part of the Bay of Seine (English Channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 199, 89–109.
- Orland, C., Queirós, A.M., Spicer, J.I., McNeill, C.L., Higgins, S., Goldworthy, S., Zanariri, T., Archer, L., Widdicombe, S., 2016. Application of computer-aided tomography techniques to visualize kelp holdfast structure reveals the importance of habitat complexity for supporting marine biodiversity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 477, 47–56.
- Orsi, T.H., Edwards, C.M., Anderson, A.L., 1994. X-Ray Computed Tomography : A Nondestructive Method for Quantitative Analysis of Sediment Cores. *Journal of Sedimentary Research* 64.
- Patterson, A., Kennedy, R., O'Reilly, R., Keegan, B.F., 2006. Field test of a novel, low-cost, scanner-based sediment profile imaging camera. *Limnology and Oceanography : Methods* 4, 30–37.
- Perez, K.T., Davey, E.W., Moore, R.H., Burn, P.R., Rosol, M.S., Cardin, J.A., Johnson, R.L., Kopans, D.N., 1999. Application of Computer-Aided Tomography (CT) to the Study of Estuarine Benthic Communities. *Ecological Applications* 9, 1050–1058.
- Persson, A., Svensson, J.M., 2006. Vertical distribution of benthic community responses to fish predators, and effects on algae and suspended material. *Aquatic Ecology* 40, 85–95.
- Pielou, E.C., 1975. *Ecological Diversity*. Wiley.

- Price, N.B., Calvert, S.E., 1977. The contrasting geochemical behaviours of iodine and bromine in recent sediments from the Namibian shelf. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 41, 1769–1775.
- QGIS Development Team, 2009. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation.
- Queirós, A.M., Birchenough, S.N.R., Bremner, J., Godbold, J.A., Parker, R.E., Romero-Ramirez, A., Reiss, H., Solan, M., Somerfield, P.J., Van Colen, C., Van Hoey, G., Widicombe, S., 2013. A bioturbation classification of European marine infaunal invertebrates. *Ecology and Evolution* 3, 3958–3985.
- R Development Core Team, 2008. R : A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.
- Reise, K., 1981. High abundance of small zoobenthos around biogenic structures in tidal sediments of the Wadden Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 34, 413–425.
- Reise, K., 2002. Sediment mediated species interactions in coastal waters. *Journal of Sea Research* 48, 127–141.
- Reise, K., Elliott, M., Ducrotoy, J., 1991. Macrofauna in mud and sand of tropical and temperate tidal flats. *Estuaries and coasts : spatial and temporal intercomparisons* , 211–216.
- Renz, J.R., Forster, S., 2013. Are similar worms different? A comparative tracer study on bioturbation in the three sibling species *Marenzelleria arctica* , *M. viridis* , and *M. neglecta* from the Baltic Sea. *Limnology and Oceanography* 58, 2046–2058.
- Rhoads, D.C., 1963. Rates of sediment reworking by *Yoldia limatula* in Buzzards Bay, Massachusetts, and Long Island Sound. *Journal of Sedimentary Research* 33, 723–727.
- Rhoads, D.C., 1967. Biogenic reworking of intertidal and subtidal sediments in Barnstable Harbor and Buzzards Bay, Massachusetts. *The Journal of Geology* 75, 461–476.
- Rhoads, D.C., 1974. Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanography and Marine Biology : An Annual Review* .

- Rhoads, D.C., Cande, S., 1971. Sediment Profile Camera for *in situ* Study of Organism-Sediment Relations1. *Limnology and Oceanography* 16, 110–114.
- Rhoads, D.C., Germano, J.D., 1982. Characterization of Organism-Sediment Relations Using Sediment Profile Imaging : An Efficient Method of Remote Ecological Monitoring of the Seafloor(REMOTS super (TM) System). *Marine ecology progress series*. Oldendorf 8, 115–128.
- Riddle, M.J., 1989. Bite profiles of some benthic grab samplers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 29, 285–292.
- Rigolet, C., Dubois, S.F., Thiébaud, E., 2014. Benthic control freaks : Effects of the tubiculous amphipod *Haploops nira* on the specific diversity and functional structure of benthic communities. *Journal of Sea Research* 85, 413–427.
- Romero-Ramirez, A., Grémare, A., Desmalades, M., Duchêne, J., 2013. Semi-automatic analysis and interpretation of sediment profile images. *Environmental Modelling & Software* 47, 42–54.
- Ronan, T.E., 1977. Formation and paleontologic recognition of structures caused by marine annelids. *Paleobiology* 3, 389–403.
- Rosenberg, R., Davey, E., Gunnarsson, J., Norling, K., Frank, M., 2007. Application of computer-aided tomography to visualize and quantify biogenic structures in marine sediments. *Marine Ecology Progress Series* 331, 23–34.
- Rosenberg, R., Grémare, A., Duchêne, J.C., Davey, E., Frank, M., 2008. 3D visualization and quantification of marine benthic biogenic structures and particle transport utilizing computer-aided tomography. *Marine Ecology Progress Series* 363, 171–182.
- Rosenberg, R., Ringdahl, K., 2005. Quantification of biogenic 3-D structures in marine sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 326, 67–76.
- Rothwell, R.G., Rack, F.R., 2006. New techniques in sediment core analysis : An introduction. *Geological Society, London, Special Publications* 267, 1–29.

- Rumohr, H., Schomann, H., 1992. REMOTS sediment profiles around an exploratory drilling rig in the southern North Sea. *Marine Ecology - Progress Series* 91, 303–311.
- Rutledge, P.A., Fleeger, J.W., 1988. Laboratory studies on core sampling with application to subtidal meiobenthos collection. *Limnology and Oceanography* 33, 274–280.
- Salvo, F., Dufour, S.C., Archambault, P., Stora, G., Desrosiers, G., 2013. Spatial distribution of *Alitta virens* burrows in intertidal sediments studied by axial tomodensitometry. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 93, 1543–1552.
- Schaffner, L.C., 1990. Small-scale organism distributions and patterns of species diversity : Evidence for positive interactions in an estuarine benthic community. *Marine ecology progress series*. Oldendorf 61, 107–117.
- Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E., Kaynig, V., Longair, M., Pietzsch, T., Preibisch, S., Rueden, C., Saalfeld, S., Schmid, B., Tinevez, J.Y., White, D.J., Hartenstein, V., Eliceiri, K., Tomancak, P., Cardona, A., 2012. Fiji : An open-source platform for biological-image analysis. *Nature Methods* 9, 676–682.
- Schmidt, S., Jouanneau, J.M., Weber, O., Lecroart, P., Radakovitch, O., Gilbert, F., Jézéquel, D., 2007. Sedimentary processes in the Thau Lagoon (France) : From seasonal to century time scales. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72, 534–542.
- Shepard, F.P., 1954. Nomenclature based on sand-silt-clay ratios. *Journal of Sedimentary Research* 24, 151–158.
- Shinn, E.A., 1968. Burrowing in Recent Lime Sediments of Florida and the Bahamas. *Journal of Paleontology* 42, 879–894.
- Shull, D.H., Yasuda, M., 2001. Size-selective downward particle transport by cirratulid polychaetes. *Journal of Marine Research* 59, 453–473.
- Simonini, R., Ansaloni, I., Pagliai, A.M.B., Prevedelli, D., 2004. Organic enrichment and structure of the macrozoobenthic community in the northern Adriatic Sea in an area facing Adige and Po mouths. *ICES Journal of Marine Science : Journal du Conseil* 61, 871–881.

- Smith, C.J., Rumohr, H., 2013. Imaging Techniques, in : Eleftheriou, A. (Ed.), *Methods for the Study of Marine Benthos*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 97–124.
- Smith, K.L., Howard, J.D., 1972. Comparison of a Grab Sampler and Large Volume Corer. *Limnology and Oceanography* 17, 142–145.
- Snelgrove, P.V., Butman, C.A., 1994. Animal-sediment relationships revisited : Cause versus effect. *Oceanography and Marine Biology : an Annual Review* 32.
- Snelgrove, P.V.R., 1998. The biodiversity of macrofaunal organisms in marine sediments. *Biodiversity & Conservation* 7, 1123–1132.
- Snelgrove, P.V.R., 1999. Getting to the Bottom of Marine Biodiversity : Sedimentary Habitats : Ocean bottoms are the most widespread habitat on Earth and support high biodiversity and key ecosystem services. *BioScience* 49, 129–138.
- Solan, M., Cardinale, B.J., Downing, A.L., Engelhardt, K.A.M., Ruesink, J.L., Srivastava, D.S., 2004. Extinction and Ecosystem Function in the Marine Benthos. *Science* 306, 1177–1180.
- Solan, M., Germano, J.D., Rhoads, D.C., Smith, C., Michaud, E., Parry, D., Wenzhöfer, F., Kennedy, B., Henriques, C., Battle, E., Carey, D., Iocco, L., Valente, R., Watson, J., Rosenberg, R., 2003. Towards a greater understanding of pattern, scale and process in marine benthic systems : A picture is worth a thousand worms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 285–286, 313–338.
- Solan, M., Kennedy, R., 2002. Observation and quantification of in situ animal-sediment relations using time-lapse sediment profile imagery (t-SPI). *Marine Ecology Progress Series* 228, 179–191.
- Solan, M., Wigham, B.D., 2005. Biogenic particle reworking and bacterial-invertebrate interactions in marine sediments, in : Kristensen, E., Haese, R.R., Kostka, J.E. (Eds.), *Coastal and Estuarine Studies*. American Geophysical Union, Washington, D. C.. volume 60, pp. 105–124.

- Somerfield, P.J., Clarke, K.R., 1997. A comparison of some methods commonly used for the collection of sublittoral sediments and their associated fauna. *Marine Environmental Research* 43, 145–156.
- St-Onge, G., Long, B.F., 2009. CAT-scan analysis of sedimentary sequences : An ultrahigh-resolution paleoclimatic tool. *Engineering Geology* 103, 127–133.
- Stockdale, A., Davison, W., Zhang, H., 2009. Micro-scale biogeochemical heterogeneity in sediments : A review of available technology and observed evidence. *Earth-Science Reviews* 92, 81–97.
- Stocker, Z.S.J., Williams, D.D., 1972. A freezing core method for describing the vertical distribution of sediments in a streambed. *Limnology and Oceanography* 17, 136–138.
- Suchanek, T.H., Colin, P.L., McMurtry, G.M., Suchanek, C.S., 1986. Bioturbation and redistribution of sediment radionuclides in Enewetak Atoll lagoon by callianassid shrimp : Biological aspects. *Bulletin of Marine Science* 38, 144–154.
- Sun, M., Aller, R.C., Lee, C., 1991. Early diagenesis of chlorophyll-a in Long Island Sound sediments : A measure of carbon flux and particle reworking. *Journal of Marine Research* 49, 379–401.
- Taina, I.A., Heck, R.J., Elliot, T.R., 2008. Application of X-ray computed tomography to soil science : A literature review. *Canadian Journal of Soil Science* 88, 1–19.
- Thiébaud, E., Cabioch, L., Dauvin, J.C., Retiere, 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.
- University of Minnesota, 2010. Coring Devices. <http://lrc.geo.umn.edu/laccore/assets/pdf/sops/coringdevices.pdf>.
- Wang, M., Gao, X., Wang, W., 2014. Differences in burrow morphology of crabs between *Spartina alterniflora* marsh and mangrove habitats. *Ecological Engineering* 69, 213–219.

- Weltje, G.J., Tjallingii, R., 2008. Calibration of XRF core scanners for quantitative geochemical logging of sediment cores : Theory and application. *Earth and Planetary Science Letters* 274, 423–438.
- Wentworth, C.K., 1922. A Scale of Grade and Class Terms for Clastic Sediments. *The Journal of Geology* 30, 377–392.
- Wheatcroft, R.A., 1991. Conservative tracer study of horizontal sediment mixing rates in a bathyal basin, California borderland. *Journal of Marine Research* 49, 565–588.
- Wheatcroft, R.A., Olmez, I., Pink, F.X., 1994. Particle bioturbation in Massachusetts Bay : Preliminary results using a new deliberate tracer technique. *Journal of Marine Research* 52, 1129–1150.
- White, D.S., Klahr, P.C., Robbins, J.A., 1987. Effects of Temperature and Density on Sediment Reworking by *Stylodrilus Heringianus* (Oligochaeta : Lumbriculidae). *Journal of Great Lakes Research* 13, 147–156.
- Wickham, H., 2009. *ggplot2 : Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.
- Wiltshire, K.H., Blackburn, J., Paterson, D.M., 1997. The Cryolander : A new method for fine-scale in situ sampling of intertidal surface sediments. *Journal of Sedimentary Research* 67, 977–981.
- Witte, U., 2000. Vertical distribution of metazoan macrofauna within the sediment at four sites with contrasting food supply in the deep Arabian Sea. *Deep Sea Research Part II : Topical Studies in Oceanography* 47, 2979–2997.
- Wolanski, E., Elliott, M., 2016. *Estuarine Ecohydrology : An Introduction*. Elsevier, Amsterdam Boston Heidelberg. second edition edition. OCLC : 930453387.
- WoRMS Editorial Board, 2016. *World Register of Marine Species*.
- Yarbaşı, N., Kalkan, E., Akbulut, S., 2007. Modification of the geotechnical properties, as influenced by freeze–thaw, of granular soils with waste additives. *Cold Regions Science and Technology* 48, 44–54.

Table des figures

I.1	Cartographie des faciès sédimentaires superficiels de la baie de Seine orientale, modifiée de Lesourd et al. (2016).	3
I.2	Carte des peuplements macrobenthiques à l'échelle de la baie de Seine, redessinée de Gentil and Cabioch (1997).	6
I.3	Vue tridimensionnelle d'organismes benthiques. Les numéros font références à différentes espèces de trois zones géographique d'après Reise et al. (1991).	8
I.4	Schématisation de la bioturbation comme un phénomène « parapluie », divisé en deux catégories principales : le remaniement sédimentaire et la ventilation induite par les terriers, c'est-à-dire les mouvements d'eau. Ces deux catégories sont ensuite subdivisées en d'autres catégories selon les fonctions des organismes et des terriers (Kristensen et al., 2012).	9
I.5	Principaux processus physiques et biotiques structurant l'écosystème marin côtier benthique d'après Reise (2002).	10
II.1	Relation entre le diamètre des particules, la typologie de Wentworth, le mode de transport des particules et leur cohésion (Lemoine and Verney, 2015).	14
II.2	Profils de pénétration de bennes benthiques de 0,1 m ² , redessiné de Riddle (1989).	18
II.3	(a) Carottier à main avec en 1) le corps en P.V.C., 2) barres de manutention, 3) plaque métallique de rétention du sédiment et 4) un couvercle grillagé ; (b) le système de remontée des prélèvements avec en 1) le bac de stockage et 2) le parachute de levage (Clavier, 1983).	22

II.4	(a) Carottier manœuvré en plongée muni de ses plaques séparatrices pour l'étude de la distribution verticale pour un échantillonnage de 30 cm de profondeur ; (b) dispositif permettant de séparer une carotte de sédiment en fraction régulière de 1 cm avec en 1) le boîtier en plexiglas, 2) le carottier en P.V.C., 3) les plaques séparatrices métalliques et 4) le godet amovible (hauteur 1 cm) (Clavier, 1984).	25
II.5	Perturbation verticale des couches sédimentaires suite à la congélation dans un congélateur du commerce (FZ), à de la neige carbonique et de l'acétone (DA) et de l'azote liquide (LN) (Rutledge and Fleeger, 1988). .	27
II.6	(a) Principe d'utilisation du Sediment Profile Imagery (SPI) et (b) le détail du prisme pénétrant dans le sédiment pour la prise de vue de l'interface eau-sédiment (Germano, 1995).	30
II.7	Exemples de trois images que l'on peut obtenir avec le SPI (Germano, 2012).	31
II.8	(a) Photos du système SCOPIX avec en photo 1, le système de rayons X, en photo 2 le chargeur d'échantillons, en photo 3, la commande de contrôle. (b) Schéma des deux principales méthodes d'analyses radioscopiques : à gauche, l'enregistrement de la carotte avec la courbe d'intensité de gris et à droite, les analyses d'images déterminant les faciès et structures sédimentaires (Migeon et al., 1998).	35
II.9	(a) Schéma d'un scanner rotatif (Boespflug et al., 1994). (b) Principe de la tomographie par ordinateur d'un scanner de 3 ^{ème} génération (Duliu, 1999).	37
II.10	Représentation d'image obtenue par CAT-Scan avec à gauche les structures de faible densité et à droite la représentation des coquilles pour la même carotte (Bouchet et al., 2009).	39
II.11	Exemple d'images issues de CAT-Scan seuillées sur les densités de l'air (A) et de la matière organique (B) (Dufour et al., 2005).	40

II.12	Principe général de quantification du remaniement sédimentaire par la méthode de mesure de profils verticaux de traceurs sédimentaires. (1) Les traceurs déposés à la surface du sédiment sont mélangés dans la colonne sédimentaire par l'activité des organismes. (2) Un profil vertical des traceurs est obtenu par dénombrement des traceurs en fonction de la profondeur. (3) Calcul du coefficient de bioturbation par ajustement d'un modèle mathématique (line noire) par rapport au profil des traceurs (ligne grise). Modifié de Maire et al. (2008) tiré de Bernard (2013).	46
II.13	Prélèvement raté au carottier Reineck dans un sédiment sablo-vaseux. On peut apercevoir la présence d'organismes dans le prélèvement comme des bivalves <i>Abra alba</i> ou des polychètes <i>Owenia fusiformis</i>	48
III.1	Navire océanographique de l'INSU CNRS utilisé pour les campagnes en mer : le Côtes de la Manche	54
III.2	Carte des zones de prélèvements avec les faciès sédimentaires de surface (Dauvin et al., 2012b; Lesourd et al., 2016)	56
III.3	Carte des points sélectionnées pour les prélèvements de carottes à la benne Flucha.	57
III.4	Benne Flucha (a) avec sa boîte de prélèvement amovible où l'on voit les 3 faces transparentes (b) et la même boîte avec la lame de fermeture de la boîte (c).	58
III.5	Sous-échantillonnage dans une boîte de la benne Flucha. Le cylindre gris correspond aux carottes en PVC d'un diamètre de 16 cm pour l'étude de la macrofaune et le tube transparent correspond aux carotte de 8 cm de diamètre pour l'étude des paramètres abiotiques (granulométrie, teneur en eau et en matière organique, analyse des éléments chimiques par XRF).	59
III.6	Étapes de conditionnement des carottes prélevées avec (a) la mise en circuit d'eau de mer ouvert des carottes de macrofaune, (b) le découpage des carottes des paramètres abiotiques, (c) l'homogénéisation de ses tranches et (d) le sous-échantillonnage dans des piluliers pour chaque paramètre abiotique.	59

III.7	Schéma récapitulatif du protocole d'échantillonnage des carottes prélevées à l'aide de la benne Flucha.	61
III.8	Carte de tous les prélèvements réalisés à l'aide de la benne Flucha pour les 3 campagnes.	63
III.9	Carte des 17 prélèvements réalisés à l'aide de la benne Flucha sélectionnés pour analyse.	65
III.10	Résultats des CAT-Scan de 4 carottes types de chaque zone avec en (a) la carotte H2O 163 de la zone 1, en (b) la carotte H2O 188 de la zone 3, en (c) la carotte H2O 200 de la zone 4 et en (d) la carotte H2O 197 de la zone 5.	66
III.11	Carte des 17 carottes sélectionnées pour analyse avec la répartition des 3 faciès.	68
III.12	Courbes des analyses par granulométrie laser de toutes les tranches de toutes les carottes confondues avec leur profondeur, du gris clair pour les tranches de surface au noir pour les tranches les plus profondes. En arrière plan des courbes, la classification granulométrique selon Wentworth (1922) est en représentation colorée.	69
III.13	Diagramme ternaire de Shepard représentant la répartition granulométrique selon les proportions en argiles, silt et sable. Toutes les tranches de toutes les carottes analysées sont représentées avec leur profondeur par un dégradé de bleu depuis la surface en bleu clair aux plus profondes en bleu foncé avec en (a) leur zone de prélèvement et en (b) leur faciès symbolisés.	70
III.14	Diagramme ternaire représentant la répartition granulométrique selon les proportions en vase (argiles et silts donc $< 63 \mu\text{m}$), en sable fin (de $63 \mu\text{m}$ à $200 \mu\text{m}$) et en sable grossier (de $200 \mu\text{m}$ à $2000 \mu\text{m}$).	72
III.15	Comparaison des granulométries des tranches par faciès entre les diagrammes ternaires de Shepard (a) et les diagrammes ternaires modifiés des sables (b).	73

III.16	Courbes des analyses par granulométrie laser de toutes les tranches de toutes les carottes confondues groupées par faciès avec leur profondeur, du gris clair pour les tranches de surface au noir pour les tranches les plus profondes. En arrière plan des courbes, les classifications granulométriques selon Wentworth (1922) est en représentation colorée.	74
III.17	Comparaisons des spectres granulométriques entre les 3 faciès selon la classification granulométrique issue de Wentworth (1922) (en haut) et la nouvelle classification granulométrique (en bas) issues des observations granulométriques des échantillons.	76
III.18	Comparaison des moyennes granulométriques avec écart-types de chaque classe entre la classification classique (a) et la nouvelle classification établie (b) selon les 3 faciès.	78
III.19	Matrice des corrélations de Spearman des classes granulométriques avec la profondeur et la latitude. En partie inférieure est représentée les graphiques de chaque paramètre avec la droite de régression linéaire et l'intervalle de confiance à 5 % en gris. Le faciès des Gravieres Envasés (GE) est représenté en bleu, le faciès en Mélange sur Base Litée (MBL) est représenté en vert et le faciès Fortement Lité (FL) est représenté en rose. En partie supérieure sont présentés les coefficients des corrélations de Spearman suivant les mêmes couleurs pour les faciès et en noir le coefficient de corrélation tous faciès confondus. Les densités des paramètres sont présentés par des histogramme dans la diagonale.	79
III.20	Représentations des coefficients de corrélations de Spearman de chaque paramètres avec leur coefficient de corrélation avec en (a) le faciès des Gravieres envasés, en (b) le faciès En mélange sur base litée et en (c) le faciès Fortement lité. Les coefficient de corrélation non significatif au seuil de 5 % sont présentés en blanc.	80
III.21	(a) L'appareil xSORT avec le cylindre rempli de sédiment sec broyé prêt à être analysé et en (b) le détail du cylindre avec la feuille de polypropylène et un piston de seringue permettant la compaction du sédiment contre la fine feuille.	82

III.22	Profils de la teneur en soufre (%) moyenne ($\pm$ écart-types) en fonction de la profondeur selon les trois faciès. La partie grisée représente les valeurs supérieurs à 0,4 % indiquant la zone anoxique dans laquelle s'effectuent les réactions sulfato-réductrices.	84
III.23	Régression linéaire entre le Br_{org} et le Br total et coefficient de corrélation de Spearman.	85
III.24	Profils des moyennes ($\pm$ écart-types) des rapports Br_{org}/COT et l'écart-type en fonction de la profondeur selon les trois faciès.	86
III.25	Profils de la teneur en eau moyenne ($\pm$ écart-types) en fonction de la profondeur selon les trois faciès.	88
III.26	Profils de la teneur en matière organique moyenne ($\pm$ écart-types) en fonction de la profondeur selon les trois faciès.	89
III.27	Profils de la teneur en carbone organique total (COT) moyenne ($\pm$ écart-types) en fonction de la profondeur selon les trois faciès.	89
III.28	Matrice des corrélations de Spearman de la teneur en eau, de la teneur en matière organique et du COT avec la profondeur et la latitude de tous les échantillons. En partie inférieure sont représentés les graphiques de chaque paramètre avec la droite de régression linéaire et l'intervalle de confiance à 5 % en gris. Le faciès des Gravieres Envasés (GE) est représenté en bleu, le faciès en Mélange sur Base Litée (MBL) est représenté en vert et le faciès Fortement Lité (FL) est représenté en rose. En partie supérieure sont présentés les coefficients des corrélations de Spearman suivant les mêmes couleurs pour les faciès et en noir le coefficient de corrélation tous faciès confondus. Les densités des paramètres sont présentés par des histogrammes dans la diagonale.	90
III.29	Résultats de l'ACP projetée sur les axes 1 et 2. La projection des échantillons est présentée en (a) avec les échantillons des <i>gravieres envasés</i> en bleu, <i>en mélange sur base litée</i> en vert et <i>fortement lité</i> en rose ainsi que les ellipses de confiance à 95% pour chaque faciès. En (b) sont représentées les variables des facteurs.	92

III.30	Résultats de l'ACP des échantillons du faciès <i>graviers envasés</i> projetée sur les axes 1 et 2. La projection des échantillons est présentée sur la gauche et la variables sont présentées sur la droite. (a) et (b) sont les résultats de l'ACP réalisée sur tous les moyennes des tranches et en (c) et (d), les résultats de l'ACP sans les tranches au-delà de 9,5 cm de la carotte H2O 176.	93
III.31	Résultats des ACP du faciès <i>En mélange sur base litée</i> projetée sur les axes 1 et 2 en (a) et (b), et en (c) et (d) pour le faciès <i>Fortement lité</i> . La projection des échantillons est présentée sur la gauche et la variables sont présentées sur la droite.	95
III.32	Scan d'une carotte de macrofaune au scanner du laboratoire Cyceron de l'Université Caen Normandie.	97
III.33	Étapes de traitement des CAT-scans pour chaque carotte. Ici sont présentées les images de la carotte H2O 163 du faciès <i>graviers envasés</i> . En (a), le résultat sorti par le scanner, (b) vue transversale pour le calcul selon la profondeur, (c) inversion des couleurs pour le traitement par 3D OC, (d) réglages du seuil précisé visible sur l'image (e) pour obtenir les voxels des volumes de vie (f) qui sont dénombrés par Voxel Counter.	98
III.34	Représentation en trois dimensions des volumes vides pur une carotte de chacun des faciès.	99
III.35	Volumes de vie moyens en fonction de la profondeur pour chacun des faciès. En gris sont représentés les écart-types.	100
III.36	Proportion relative des individus selon la macrofaune pour tous les faciès confondus.	102
III.37	Moyennes et écart-types des abondances selon la profondeur pour chacun des faciès.	103
III.38	Diagrammes rang-fréquences réalisés pour chacun des faciès et la totalité des échantillons.	106
III.39	Richesse spécifique (S), indice de Shannon (H') et équitabilité de Pielou (J') calculés sur les abondances moyennes de chaque espèce par profondeur pour chaque faciès.	108

III.40	Pourcentage d'abondance relative des phylums en fonction de la profondeur pour chacun des faciès.	109
III.41	Représentations des abondances relatives des espèces de polychètes pour chacun des faciès. Les espèces présentent à une seule profondeur ne sont pas représentées.	111
III.42	Représentations des abondances relatives des espèces de bivalves pour chacun des faciès. Les espèces présentent à une seule profondeur ne sont pas représentées.	112
III.43	nMDS réalisée à partir des données d'abondances moyennées par tranche pour chacun des faciès. Chaque faciès est représenté par une couleur, bleu pour <i>graviers envasés</i> (GE), vert pour <i>en mélange sur base litée</i> (MBL) et rose pour <i>fortement lité</i> (FL). Les profondeurs sont associées au nom de chaque faciès.	113
III.44	Tailles moyennes (mm) ($\pm$ écart-types) des cinq espèces de bivalves en fonction de la profondeur pour tous les faciès confondus.	115
III.45	Représentation de la tb-RDA de la macrofaune contrainte par la combinaison des paramètres abiotiques la plus parcimonieuse d'après la méthode "Forward selection". Ces paramètres environnementaux sont représentés par les flèches bleues. Chaque faciès est représenté par une couleur, bleu pour <i>graviers envasés</i> (GE), vert pour <i>en mélange sur base litée</i> (MBL) et rose pour <i>fortement lité</i> (FL). Les profondeurs sont associées au nom de chaque faciès.	118
IV.1	Représentation du remaniement sédimentaire par les quatre principaux groupes de bioturbateurs avec en (A) les biodiffuseurs, en (B) les convoyeurs vers le haut, en (C) les convoyeurs vers le bas et en (D) les régénérateurs. Modifié de Francois et al. (1997), d'après Kristensen et al. (2012).	129
IV.2	Carottes en circuit d'eau de mer ouvert et à l'obscurité pour les expérimentations du remaniement sédimentaire. La circulation d'eau de mer se fait par écoulement gravitaire.	132

IV.3	Comparaison des luminophores avant agitation (a) et après une nuit d'agitation magnétique (b).	134
IV.4	Schéma du protocole expérimental pour les deux configurations sédimentaires testées.	136
IV.5	Box-plot des tailles de chaque espèce pour chaque réplicat. Les couleurs représentent les différentes expérience. En (a) <i>Acrocnida brachiata</i> , (b) <i>Abra alba</i> , (c) <i>Phaxas pellucidus</i> , (d) <i>Lagis koreni</i> , (e) <i>Owenia fusiformis</i> et (f) <i>Nephtys</i> spp..	141
IV.6	Profils des moyennes ($\pm$ écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 1 [$< 63 \mu\text{m}$; $160 \mu\text{m}$] avec en vert le profil des luminophores vert, en rouge les luminophores rouges et en bleu le total des luminophores. En (a) <i>Acrocnida brachiata</i> , (b) <i>Abra alba</i> , (c) <i>Phaxas pellucidus</i> et (d) <i>Lagis koreni</i>	143
IV.6	Suite des profils des moyennes ($\pm$ écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 1 avec en (e) <i>Owenia fusiformis</i> , (f) <i>Nephtys</i> spp. et (g) le témoin.	144
IV.7	Profils des moyennes ($\pm$ écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 2 [$< 63 \mu\text{m}$; $1000 \mu\text{m}$] avec en vert le profil des luminophores vert, en rouge les luminophores rouges et en bleu le total des luminophores. En (a) <i>Acrocnida brachiata</i> , (b) <i>Abra alba</i> , (c) <i>Phaxas pellucidus</i> et (d) <i>Lagis koreni</i>	146
IV.7	Suite des profils des moyennes ($\pm$ écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 2 avec en (e) <i>Owenia fusiformis</i> , (f) <i>Nephtys</i> spp. et (g) le témoin.	147
IV.8	Photographies des carottes expérimentales de <i>Lagis koreni</i> en configuration hétérométrique homogène.	149
IV.9	Profils des moyennes ($\pm$ écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 3 avec en vert le profil des luminophores vert, en rouge les luminophores rouges et en bleu le total des luminophores. En (a) <i>Acrocnida brachiata</i> , (b) <i>Abra alba</i> , (c) <i>Phaxas pellucidus</i> et (d) <i>Lagis koreni</i>	153

IV.9	Suite des profils des moyennes ($\pm$ écart-types) des pourcentages de luminophores de l'expérience 3 (e) <i>Owenia fusiformis</i> , (f) <i>Nephtys</i> spp. et (g) le témoin.	154
IV.10	Profil des pourcentages de vase de chaque réplicats pour chaque espèce pour les expérience 3 (a) et 4 (b).	155
IV.11	Photographie des litages de l'expérience 3 lors de leur mise en place (a) puis après 15 jours d'incubations avec <i>Lagis koreni</i> montrant les conséquences de sa capacité bioturbatrice (b).	156
V.1	Exemple de la variation de la porosité en fonction de l'échelle d'observation. La variabilité de la section centrale est due aux caractéristiques du sédiment comme par exemple un terrier de macrofaune, des organismes benthiques, des pelotes fécales. Modifiée de Boudreau (1997) d'après Stockdale et al. (2009).	173
B.1	Carte des prélèvements de prospection à la benne Shipek dans les 5 zones de prélèvement.	232
C.1	CAT-Scan des carottes sélectionnées pour analyses.	234
D.1	Diagrammes ternaires de chaque carotte du faciès des Gravieres envasés avec le diagramme de Shepard à gauche et le diagramme des sables à droite.237	
D.2	Diagrammes ternaires de chaque carotte du faciès du faciès En mélange sur base litée avec le diagramme de Shepard à gauche et le diagramme des sables à droite.	238
D.3	Diagrammes ternaires de chaque carotte du faciès du faciès Fortement lité avec le diagramme de Shepard à gauche et le diagramme des sables à droite.240	
E.1	Comparaison des classes granulométriques de Wentworth et de la nouvelle classification des carottes des Gravieres envasés.	242
E.2	Comparaison des classes granulométriques de Wentworth et de la nouvelle classification des carottes En mélange sur base litée.	243
E.3	Comparaison des classes granulométriques de Wentworth et de la nouvelle classification des carottes Fortement lité.	244

F.1	Comparaison des moyennes granulométriques avec écart-types de chaque classe entre la classification classique (a) et la nouvelle classification établie (b) pour le faciès des Gravieres envasés.	246
F.2	Comparaison des moyennes granulométriques avec écart-types de chaque classe entre la classification classique (a) et la nouvelle classification établie (b) pour le faciès En mélange sur base litée.	247
F.3	Comparaison des moyennes granulométriques avec écart-types de chaque classe entre la classification classique (a) et la nouvelle classification établie (b) pour le faciès Fortement lité.	248
G.1	Distribution des valeurs de teneur en soufre de tous les prélèvements. . .	249
G.2	Profils verticaux de la teneur en soufre (en orange) et du rapport Br_{org}/COT (en vert) pour chaque carotte du faciès <i>Gravieres envasés</i> . (Voir page suivante pour le reste des carottes)	250
G.2	Suite des profils verticaux de la teneur en soufre (en orange) et du rapport Br_{org}/COT (en vert) pour chaque carotte du faciès <i>Gravieres envasés</i> . . .	251
G.3	Profils verticaux de la teneur en soufre (en orange) et du rapport Br_{org}/COT (en vert) pour chaque carotte du faciès <i>En mélange sur base litée</i>	252
G.4	Profils verticaux de la teneur en soufre (en orange) et du rapport Br_{org}/COT (en vert) pour chaque carotte du faciès <i>Fortement lité</i> . (Voir page suivante pour le reste des carottes)	253
G.4	Suite des profils verticaux de la teneur en soufre (en orange) et du rapport Br_{org}/COT (en vert) pour chaque carotte du faciès <i>Fortement lité</i>	254
H.1	Profils verticaux de la teneur en eau (en bleu foncé), en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) pour chaque carotte du faciès <i>Gravieres envasés</i> . (Voir page suivante pour le reste des carottes).	256
H.1	Suite des profils verticaux de la teneur en eau (en bleu foncé), en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) pour chaque carotte du faciès <i>Gravieres envasés</i> . (Voir page suivante pour le reste des carottes). .	257

H.1	Suite des profils verticaux de la teneur en eau (en bleu foncé), en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) pour chaque carotte du faciès <i>Graviers envasés</i>	258
H.2	Profils verticaux de la teneur en eau (en bleu foncé), en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) pour chaque carotte du faciès <i>En mélange sur base litée</i>	259
H.3	Profils verticaux de la teneur en eau (en bleu foncé), en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) pour chaque carotte du faciès <i>Fortement lité</i> . (Voir page suivante pour le reste des carottes).	260
H.3	Suite des profils verticaux de la teneur en eau (en bleu foncé), en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) pour chaque carotte du faciès <i>Fortement lité</i> . (Voir page suivante pour le reste des carottes).	261
H.3	Suite des profils verticaux de la teneur en eau (en bleu foncé), en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) pour chaque carotte du faciès <i>Fortement lité</i>	262
I.1	Représentation des volumes vides et des profils de ces volumes en fonction de la profondeur pour chacune des carottes des <i>Graviers envasés</i>	264
I.1	Suite de la représentation des volumes vides et des profils de ces volumes en fonction de la profondeur pour chacune des carottes des <i>Graviers envasés</i>	265
I.1	Suite de la représentation des volumes vides et des profils de ces volumes en fonction de la profondeur pour chacune des carottes des <i>Graviers envasés</i>	266
I.2	Représentation des volumes vides et des profils de ces volumes en fonction de la profondeur pour chacune des carottes du faciès <i>En mélange sur base litée</i>	267
I.3	Représentation des volumes vides et des profils de ces volumes en fonction de la profondeur pour chacune des carottes du faciès <i>Fortement lité</i>	268
I.3	Suite de la représentation des volumes vides et des profils de ces volumes en fonction de la profondeur pour chacune des carottes du faciès <i>Fortement lité</i>	269

I.3	Suite de la représentation des volumes vides et des profils de ces volumes en fonction de la profondeur pour chacune des carottes du faciès <i>Fortement lité</i>	270
-----	---	-----

Liste des tableaux

II.1	Taille et cohésion du sédiment d'après McNally and Mehta (2009)	15
II.2	Les différents engins de prélèvement de macrofaune benthique	17
II.3	Densité et IT d'après Boespflug et al. (1994)	38
II.4	Tailles des carottes utilisées pour l'étude de la distribution de la macrofaune d'après la bibliographie.	51
III.1	Efficacité des prélèvements à la benne Flucha selon les différents points d'échantillonnage pour toutes les campagnes confondues.	64
III.2	Correspondance entre la classification classique de Wentworth et la nouvelle classification établie à partir des analyses granulométriques.	77
III.3	Résultats des tests des corrélations de la teneur en soufre et du rapport Br_{org}/COT avec la profondeur pour tous les échantillons et selon chaque faciès.	86
III.4	Moyennes des pourcentages de teneur en eau, en matière organique et en carbone organique total ainsi que les écarts-types pour la totalité des échantillons et pour chaque faciès.	87
III.5	Résultats des tests des corrélations entre la profondeur et la teneur en soufre et le rapport Br_{org}/COT pour tous les échantillons et selon chaque faciès.	91
III.6	Moyennes des hauteurs des carottes de macrofaune et des paramètres géochimiques avec les écart-types pour chaque faciès.	96
III.7	Moyennes ($\pm$ écart-types) du nombre d'individus par profondeur pour chacun des faciès.	102

III.8	Richesse spécifique (S), indices de Shannon (H') et équitabilité de Pielou (J') pour chacun des faciès et l'ensemble de prélèvements.	105
III.9	Pourcentage d'abondance relative des phylums pour chacun des faciès et l'ensemble des faciès.	108
III.10	Résultats des corrélations de Spearman entre la profondeur et la taille (mm) des individus pour les cinq espèces de bivalves les plus abondantes et présentes à plusieurs profondeurs. Les (-) correspondent aux espèces ne présentant pas assez de données pour le calcul de la corrélation.	116
IV.1	Composition granulométrique des sédiments utilisés pour les expérimentations. Les points (●) représentent la granulométrie de chaque couche pour les expérimentations en litage.	131
IV.2	Quantité de luminophores utilisés selon la granulométrie de l'expérience. Les tailles colorées représentent la couleur des luminophores. Lorsqu'une taille a été utilisée selon deux couleurs pour différentes expériences, la couleur est affichée dans la colonne des expériences.	133
IV.3	Résultats des tests de comparaison des tailles de chaque espèce pour les expériences de même configuration. Les tests significatifs à 5 % sont symbolisés par des *, ceux significatifs à 1 % par ** et ceux significatifs à 0,1 % par ***.	142
IV.4	Coefficients moyens de bioturbation ($\pm$ écart-type) (Db) et d'advection (Vb) calculés d'après les profils de luminophores pour les expériences 1 et 2 et pour chacune des espèces selon les différentes tailles de luminophores.	148
IV.5	Résultats des ANOVAs entre les deux expérimentations (Exp 1 et Exp 2) pour les coefficients de bioturbation (Db) et d'advection (Vb). Les <i>p-value</i> des tests significatifs à 5 % sont symbolisés par des *, ceux significatifs à 1 % par ** et ceux significatifs à 0,1 % par ***.	151
IV.6	Résultats des corrélations de Spearman entre les profils de la proportion en vases ($< 63 \mu\text{m}$) des répliquats des espèces et le profil du témoin. Les <i>p-value</i> des corrélations significatives à 5 % sont symbolisés par des *, ceux significatifs à 1 % par ** et ceux significatifs à 0,1 % par ***.	157

- J.1 Pourcentage d'abondance relatif de chaque espèce au sein de chaque faciès. Les valeurs vides indiquent l'absence de l'espèce concernée dans le faciès. Les couleurs représentent les espèces communes à plusieurs faciès. Les espèces en rouge sont présentes dans les trois faciès, en vert, elles sont communes aux *graviers envasés* et *en mélange sur base litée*, en bleu, communes entre les *graviers envasés* et *fortement lité*, et en mauve, communes entre *en mélange sur base litée* et *fortement lité*. 272
- J.1 Suite des pourcentage d'abondance relatif de chaque espèce au sein de chaque faciès. Les valeurs vides indiquent l'absence de l'espèce concernée dans le faciès. Les couleurs représentent les espèces communes à plusieurs faciès. Les espèces en rouge sont présentes dans les trois faciès, en vert, elles sont communes aux *graviers envasés* et *en mélange sur base litée*, en bleu, communes entre les *graviers envasés* et *fortement lité*, et en mauve, communes entre *en mélange sur base litée* et *fortement lité*. 273
- J.2 Pourcentage d'abondance relative des phylums pour chacun des faciès et l'ensemble des faciès. 274
- J.2 Suite des pourcentage d'abondance relative des phylums pour chacun des faciès et l'ensemble des faciès. 275
- J.3 Pourcentages relatifs d'abondance de chaque espèce de **POLYCHETES** en fonction de la profondeur et pour chacun des faciès. Les valeurs grisées représente les espèces présentes uniquement à une profondeur pour le faciès concerné. Les espèces en gris-bleu présentes uniquement dans le faciès concerné. Ainsi les espèces avec la combinaison gris-bleu et la valeur grisée sont des espèces qui ont été trouvées à une unique profondeur dans un seul faciès. 276

- J.3 Suite des pourcentages relatifs d'abondance de chaque espèce de **POLY-CHETES** en fonction de la profondeur et pour chacun des faciès. Les valeurs grisées représente les espèces présentes uniquement à une profondeur pour le faciès concerné. Les espèces en gris-bleu présentes uniquement dans le faciès concerné. Ainsi les espèces avec la combinaison gris-bleu et la valeur grisée sont des espèces qui ont été trouvées à une unique profondeur dans un seul faciès. 277
- J.4 Pourcentages relatifs d'abondance de chaque espèce des **BIVALVES** en fonction de la profondeur et pour chacun des faciès. Les valeurs grisées représente les espèces présentes uniquement à une profondeur pour le faciès concerné. Les espèces en gris-bleu présentes uniquement dans le faciès concerné. Ainsi les espèces avec la combinaison gris-bleu et la valeur grisée sont des espèces qui ont été trouvées à une unique profondeur dans un seul faciès. 278

Annexe A

Logiciels utilisés

Cette annexe présente les références des logiciels utilisés pour la réalisation des cartes, des schémas, des analyses de données, des graphiques et pour la rédaction du manuscrit.

Les cartes présentées ont été tracées par SIG avec le logiciel QGIS (QGIS Development Team, 2009). Les schémas ont été réalisés grâce au logiciel Inkscape 0.91. Le traitement des données a été fait à l'aide du logiciel R (R Development Core Team, 2008). Les graphiques ont été réalisés grâce au package GGLOT 2 (Wickham, 2009) et les analyses statistiques et multivariées avec le package Vegan (Oksanen et al., 2016). Ce mémoire a été édité avec T_EXmaker 4.4.1[©] compilé sous L^AT_EX3 avec MikT_EX 2.9[©].

Annexe B

Prospection à la benne Shipek

Carte des prospections réalisées à la benne Shipek afin de sélectionner les futurs sites de prélèvements de carottes (voir section III.1.2.

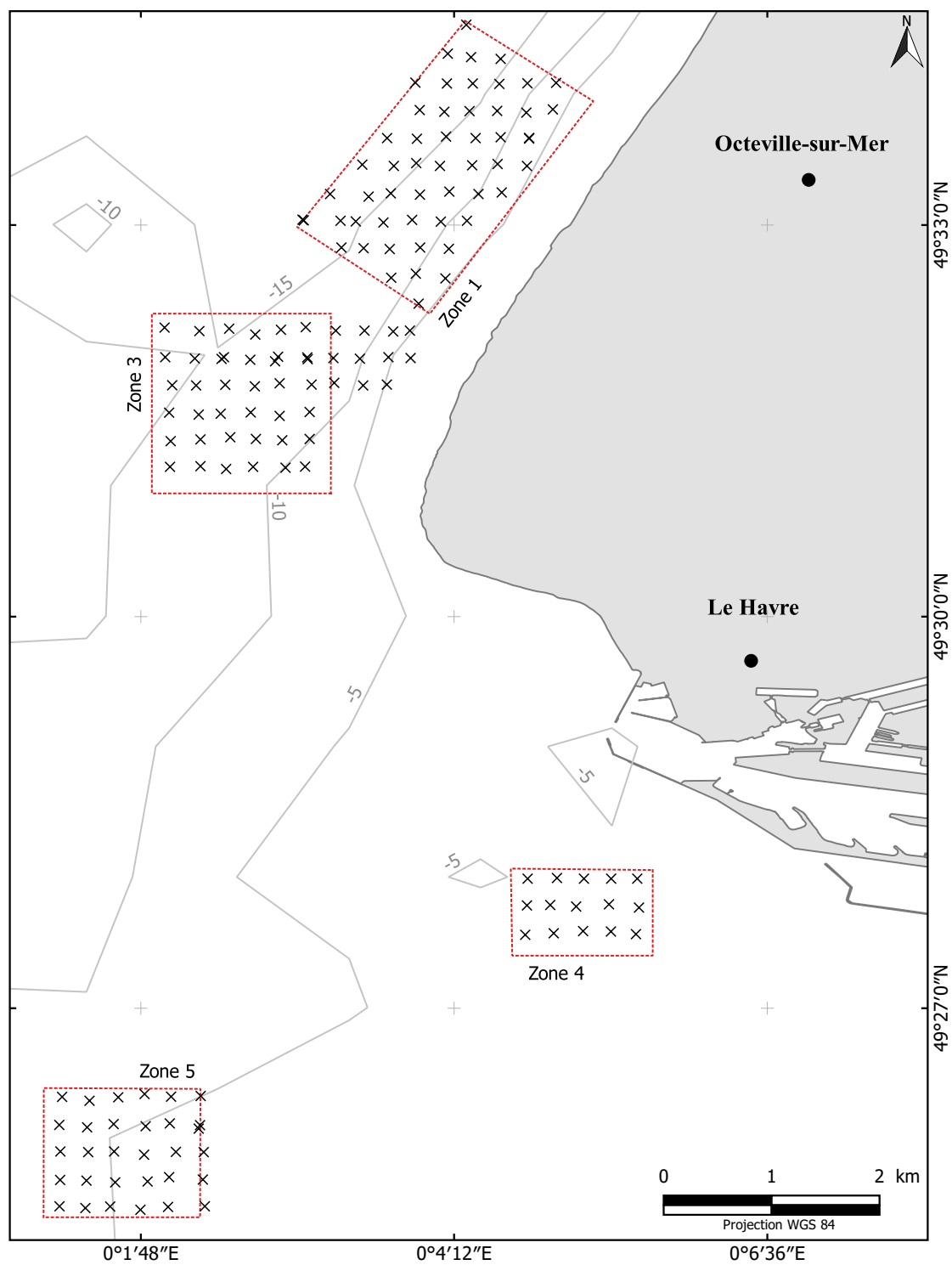


FIGURE B.1 – Carte des prélèvements de prospection à la benne Shipek dans les 5 zones de prélèvement.

Annexe C

CAT-Scan des carottes sélectionnées pour analyses

Résultats des CAT-Scans bruts en sortie de scanner pour les 17 carottes sélectionnées pour être analysées. Les carottes sont rangées par faciès en ligne, et les pointillés regroupent les prélèvements d'une même campagne.

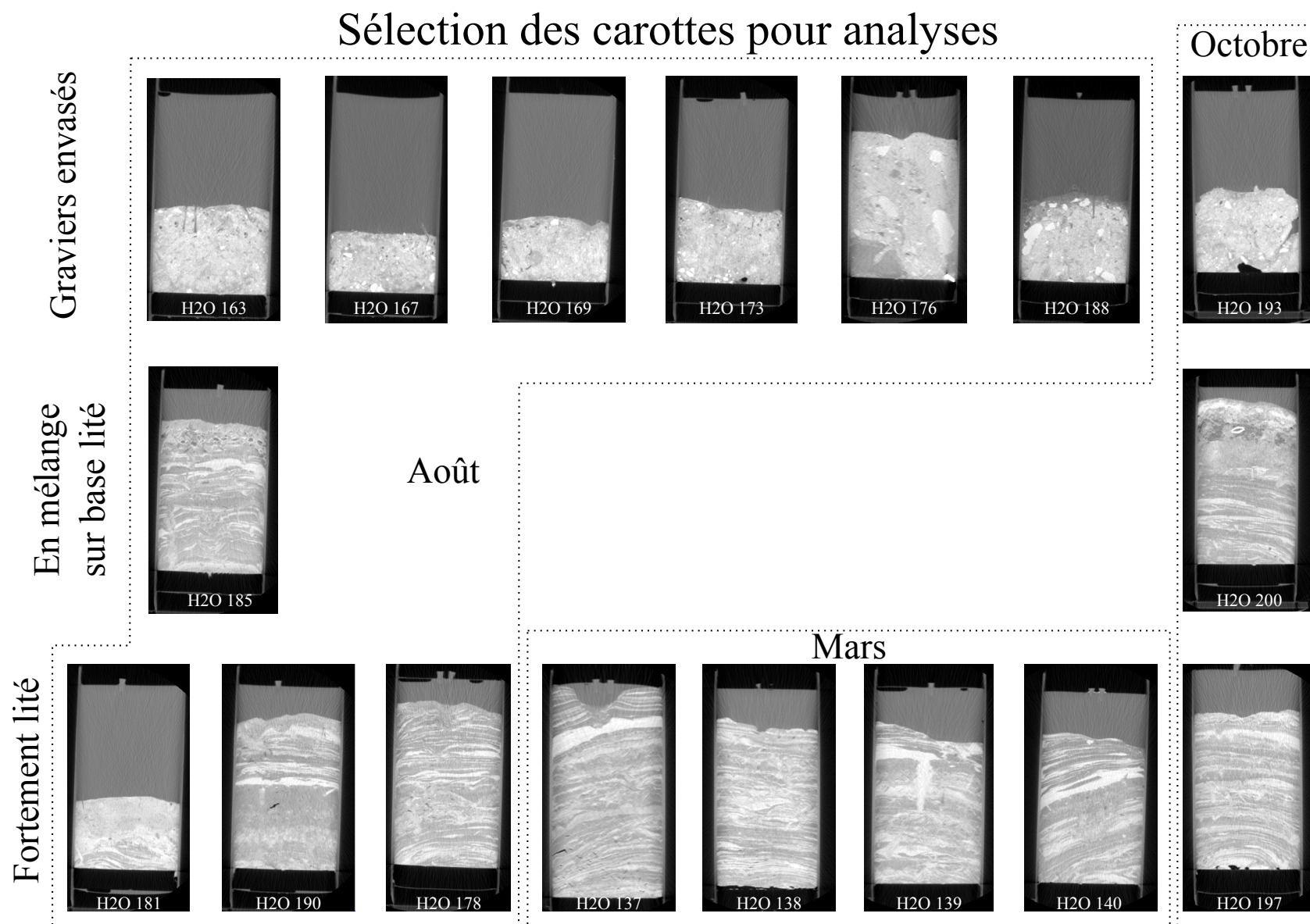


FIGURE C.1 – CAT-Scan des carottes sélectionnées pour analyses.

Annexe D

Diagramme ternaire de chaque carotte

Les diagrammes ternaires de chaque carotte sont présentés avec sur la colonne de gauche, les diagrammes de Shepard en opposition aux diagrammes des sables de la même carotte à droite. Chaque page représente toutes les carottes d'un même faciès avec en premier les carottes du faciès *graviers envasés* (figure D.1), puis les carottes du faciès *en mélange sur base litée* (figure D.2) et les carottes du faciès *fortement lité* (figure D.3).

D. Diagramme ternaire de chaque carotte

Diagramme ternaire de Shepard de H2O 163

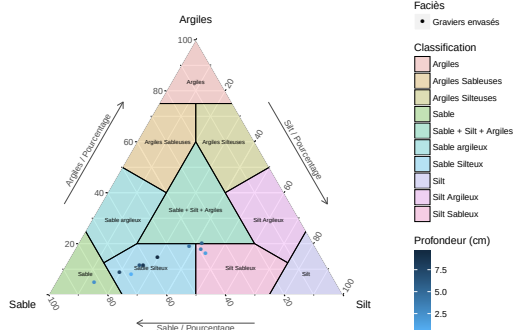


Diagramme ternaire des sables H2O 163

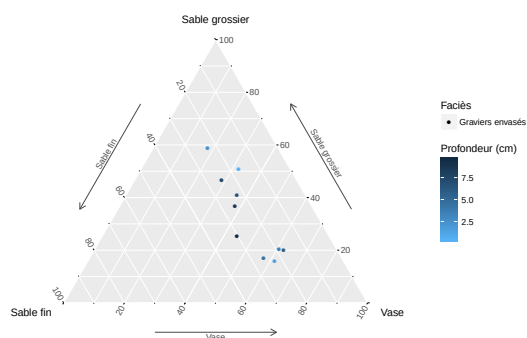


Diagramme ternaire de Shepard de H2O 167

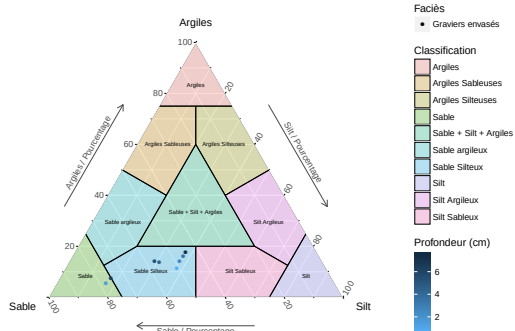


Diagramme ternaire des sables H2O 167

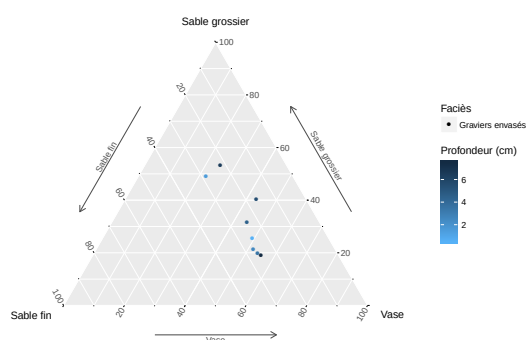


Diagramme ternaire de Shepard de H2O 169

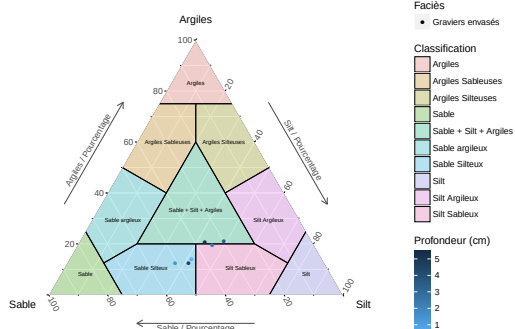


Diagramme ternaire des sables H2O 169

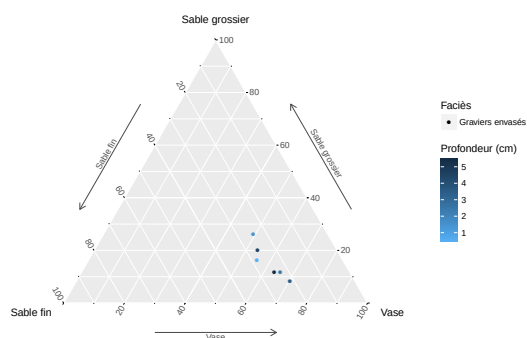


Diagramme ternaire de Shepard de H2O 176

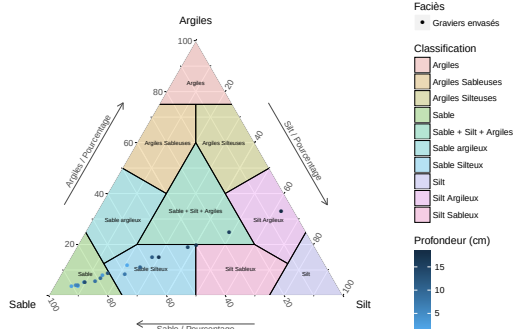
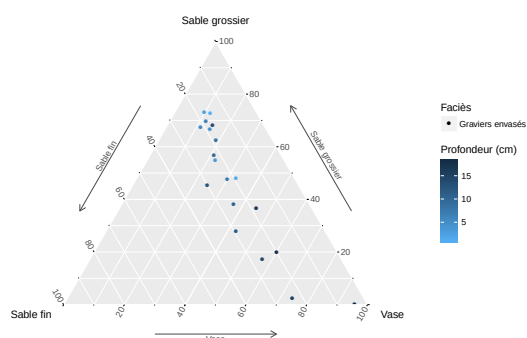


Diagramme ternaire des sables H2O 176



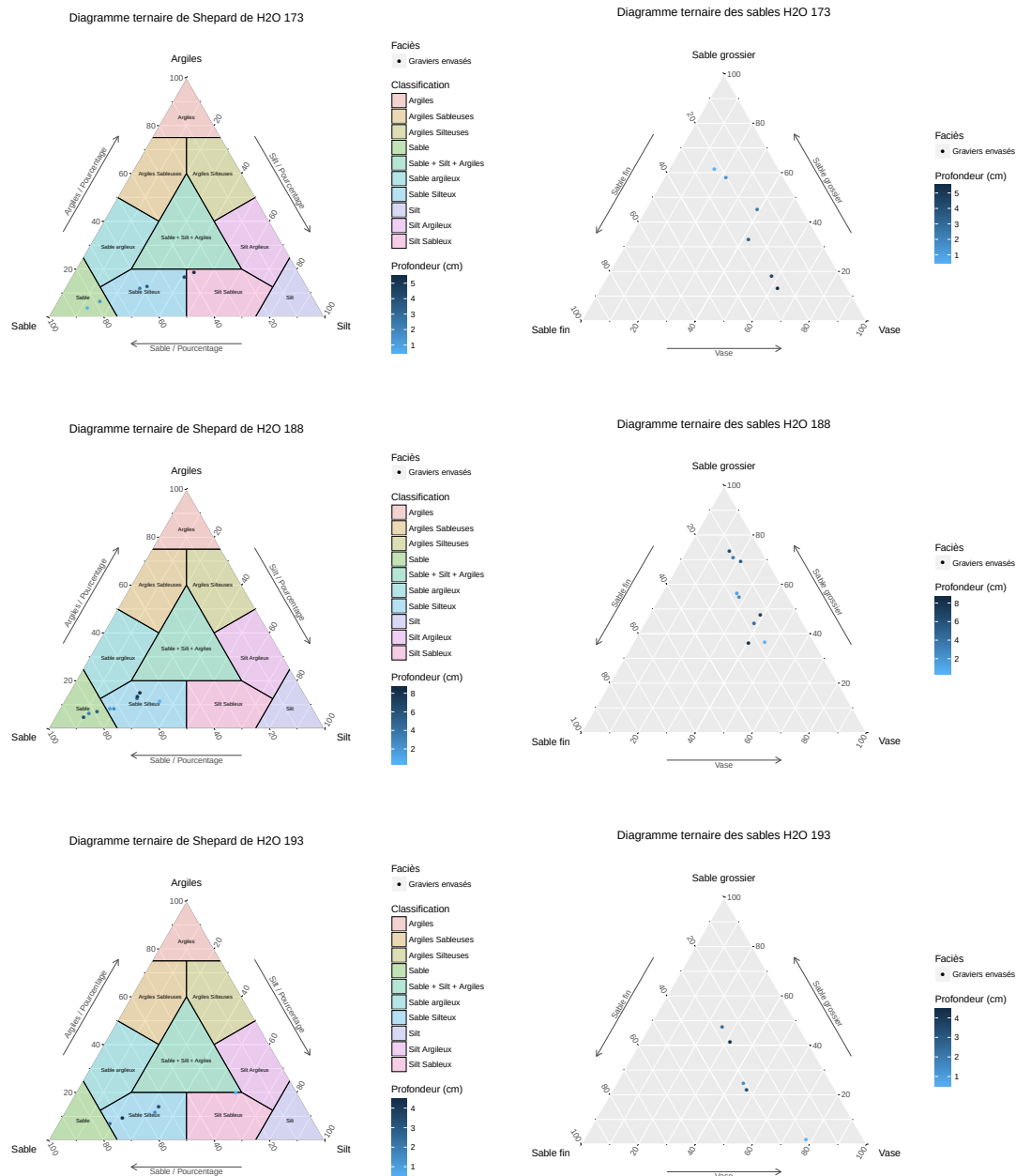


FIGURE D.1 – Diagrammes ternaires de chaque carotte du faciès des Gravieres envasés avec le diagramme de Shepard à gauche et le diagramme des sables à droite.

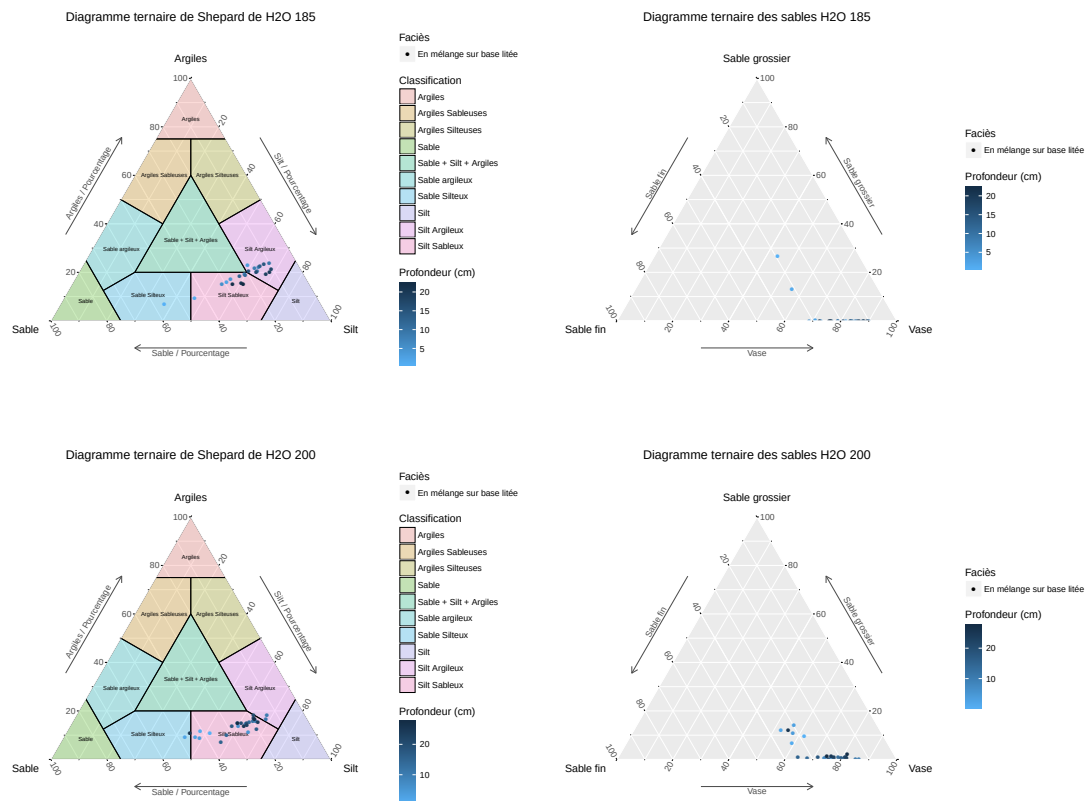


FIGURE D.2 – Diagrammes ternaires de chaque carotte du faciès du faciès En mélange sur base litée avec le diagramme de Shepard à gauche et le diagramme des sables à droite.

Diagramme ternaire de Shepard de H2O 137



Diagramme ternaire des sables H2O 137

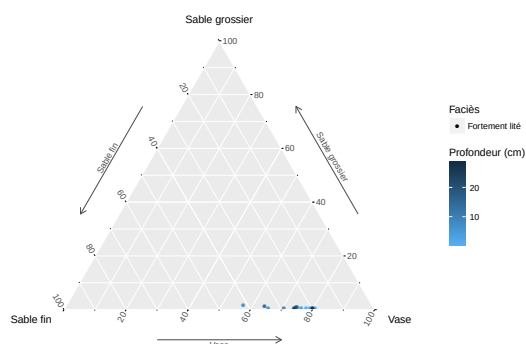


Diagramme ternaire de Shepard de H2O 138



Diagramme ternaire des sables H2O 138

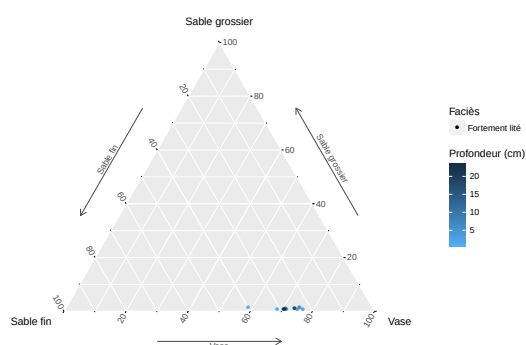


Diagramme ternaire de Shepard de H2O 139



Diagramme ternaire des sables H2O 139

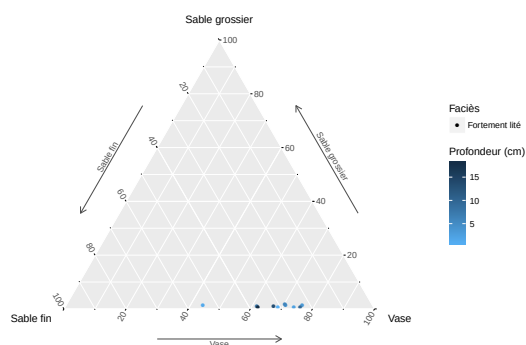
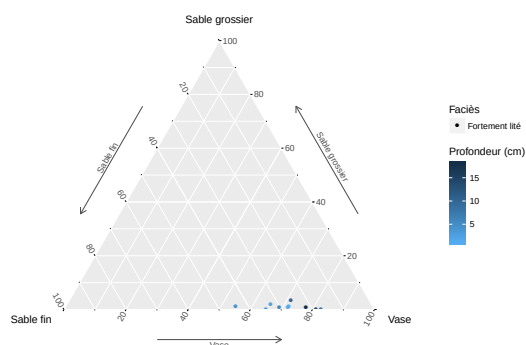


Diagramme ternaire de Shepard de H2O 140



Diagramme ternaire des sables H2O 140



D. Diagramme ternaire de chaque carotte

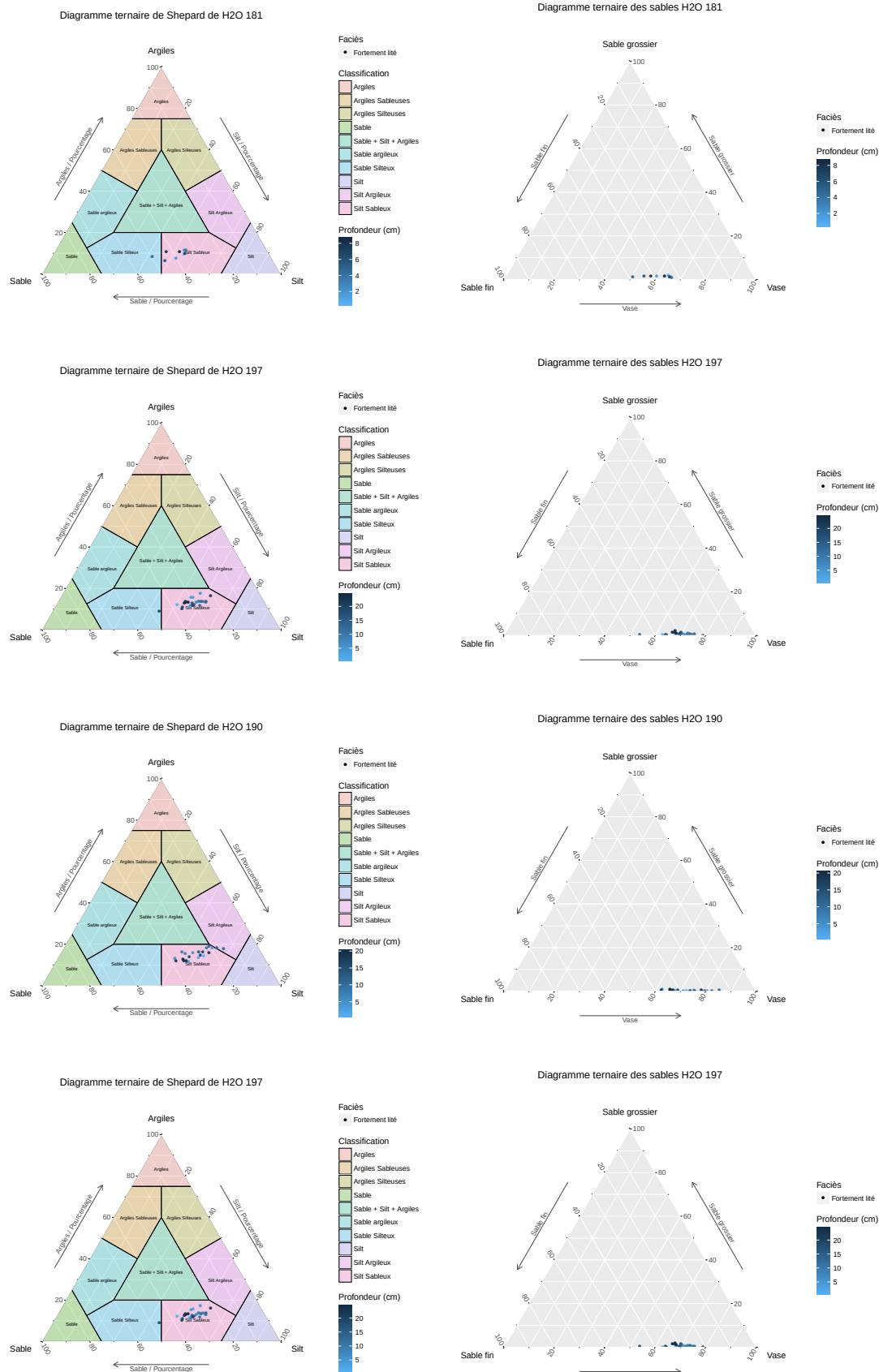


FIGURE D.3 – Diagrammes ternaires de chaque carotte du faciès du faciès Fortement lité avec le diagramme de Shepard à gauche et le diagramme des sables à droite.

Annexe E

Comparaisons des classes granulométriques pour chaque carotte

Les analyses par granulométrie laser sont présentées pour chaque carotte avec la classification de Wentworth, dénommée « Classes granulométriques classiques » pour le graphique supérieur et la nouvelle classification granulométrique établie à partir de ces analyses pour le graphique inférieur dénommée « Nouvelle classes granulométriques ». Chaque page représente toutes les carottes d'un même faciès avec en premier les carottes du faciès *graviers envasés* (figure E.1), puis les carottes du faciès *en mélange sur base litée* (figure E.2) et les carottes du faciès *fortement lité* (figure E.3).

E. Comparaisons des classes granulométriques pour chaque carotte

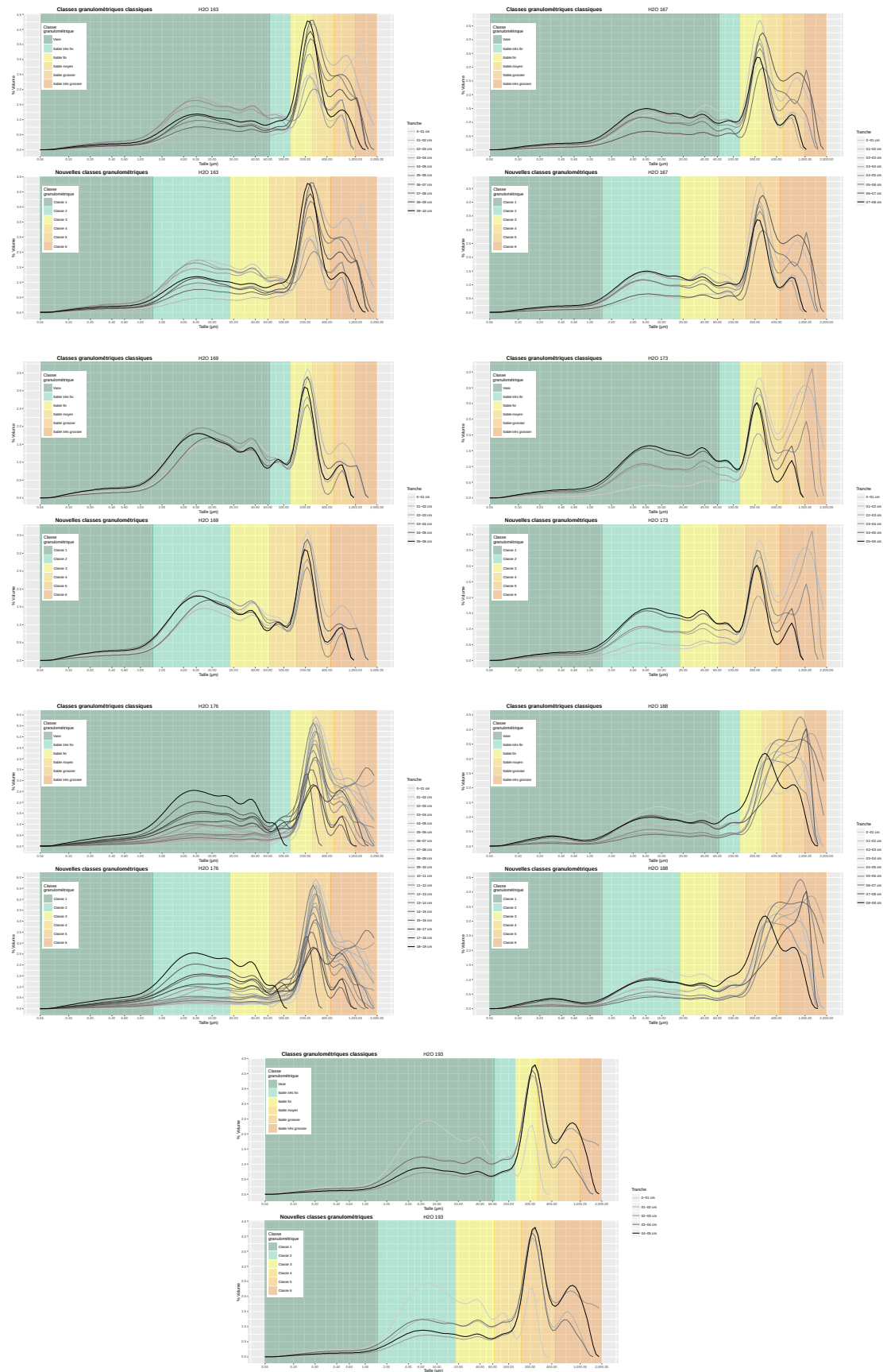


FIGURE E.1 – Comparaison des classes granulométriques de Wentworth et de la nouvelle classification des carottes des Gravieres envasés.

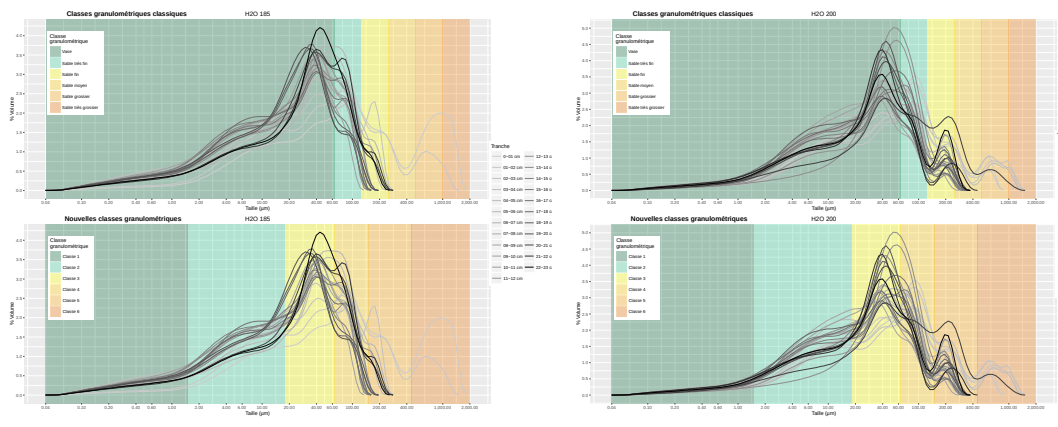


FIGURE E.2 – Comparaison des classes granulométriques de Wentworth et de la nouvelle classification des carottes En mélange sur base litée.

E. Comparaisons des classes granulométriques pour chaque carotte

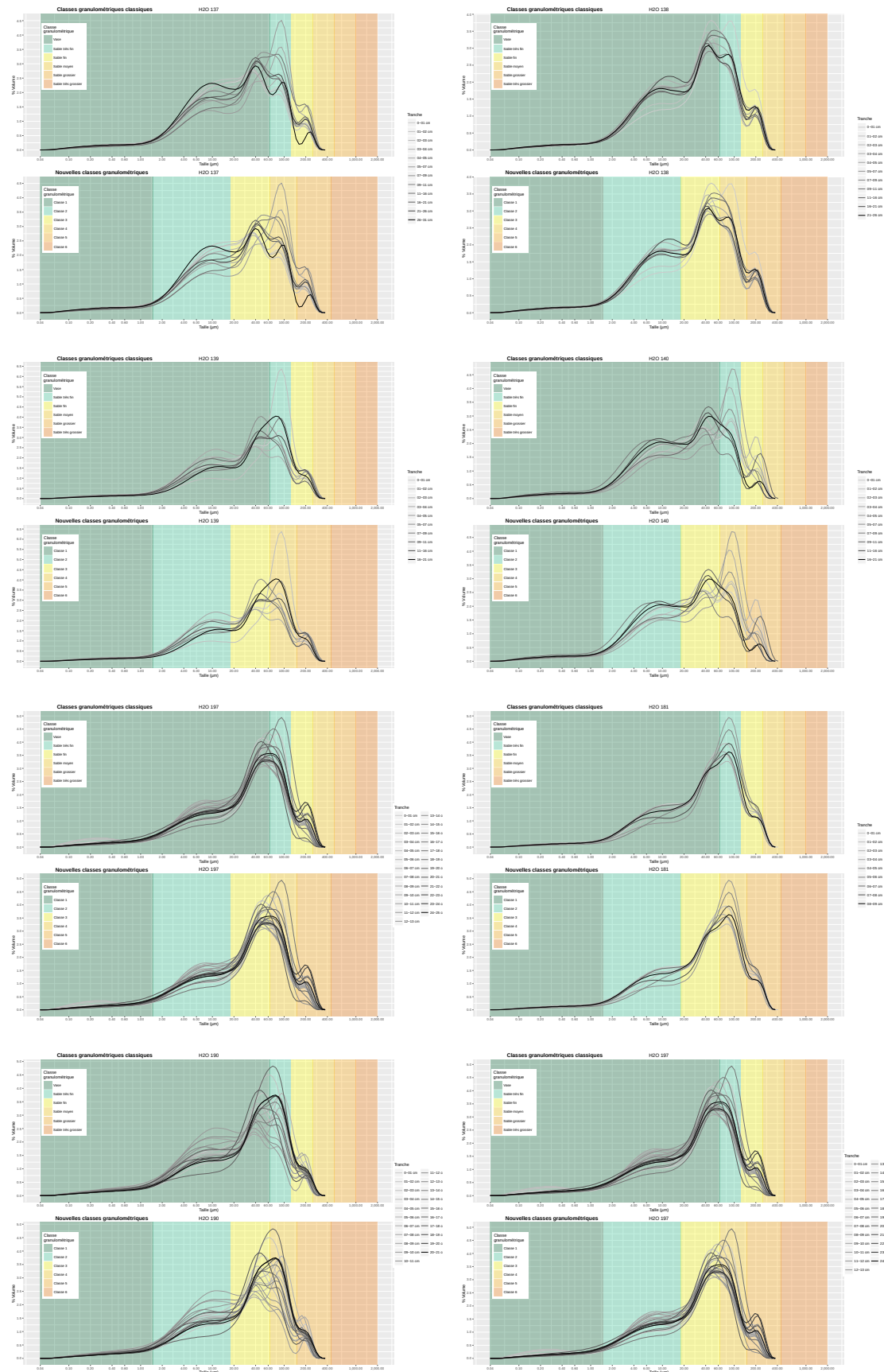


FIGURE E.3 – Comparaison des classes granulométriques de Wentworth et de la nouvelle classification des carottes Fortement lité.

Annexe F

Comparaison des profils granulométriques selon la profondeur

Les analyses par granulométrie laser de chaque carotte sont présentées selon la classification de Wentworth, pour le graphique supérieur et selon la nouvelle classification granulométrique établie à partir des analyses pour le graphique inférieur. Chaque page représente toutes les carottes d'un même faciès avec en premier les carottes du faciès *graviers envasés* (figure F.1), puis les carottes du faciès *en mélange sur base litée* (figure F.2) et les carottes du faciès *fortement lité* (figure F.3).

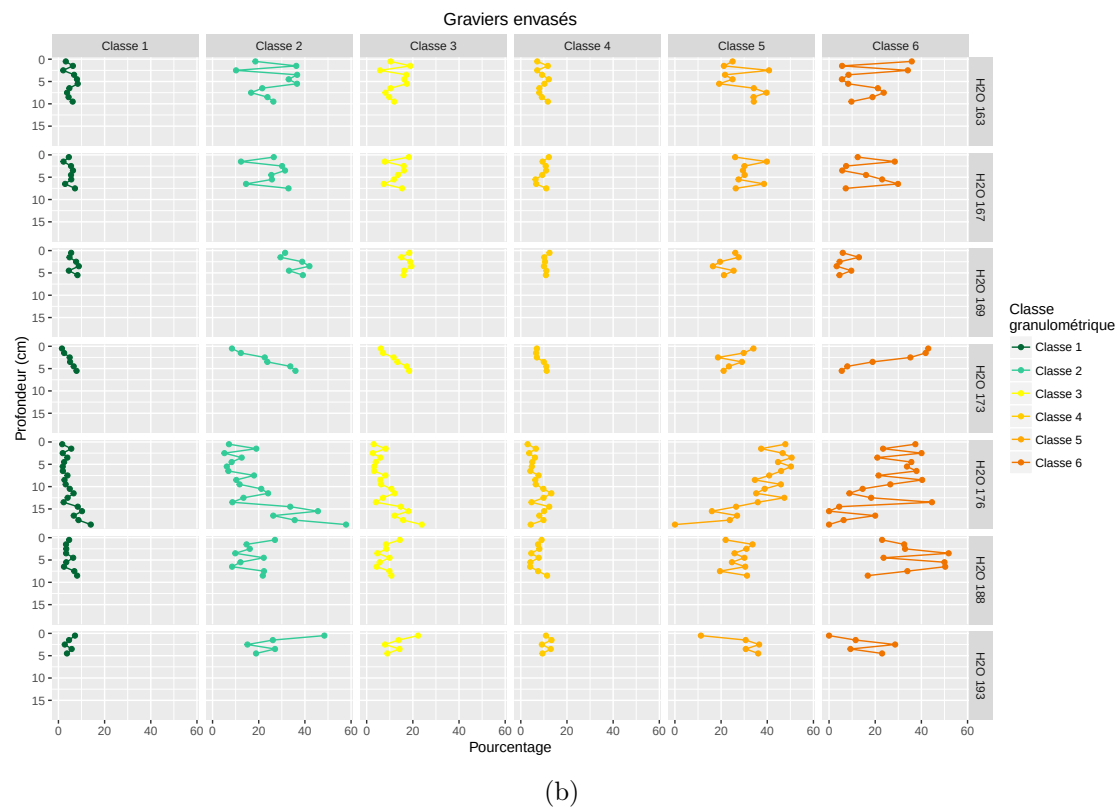
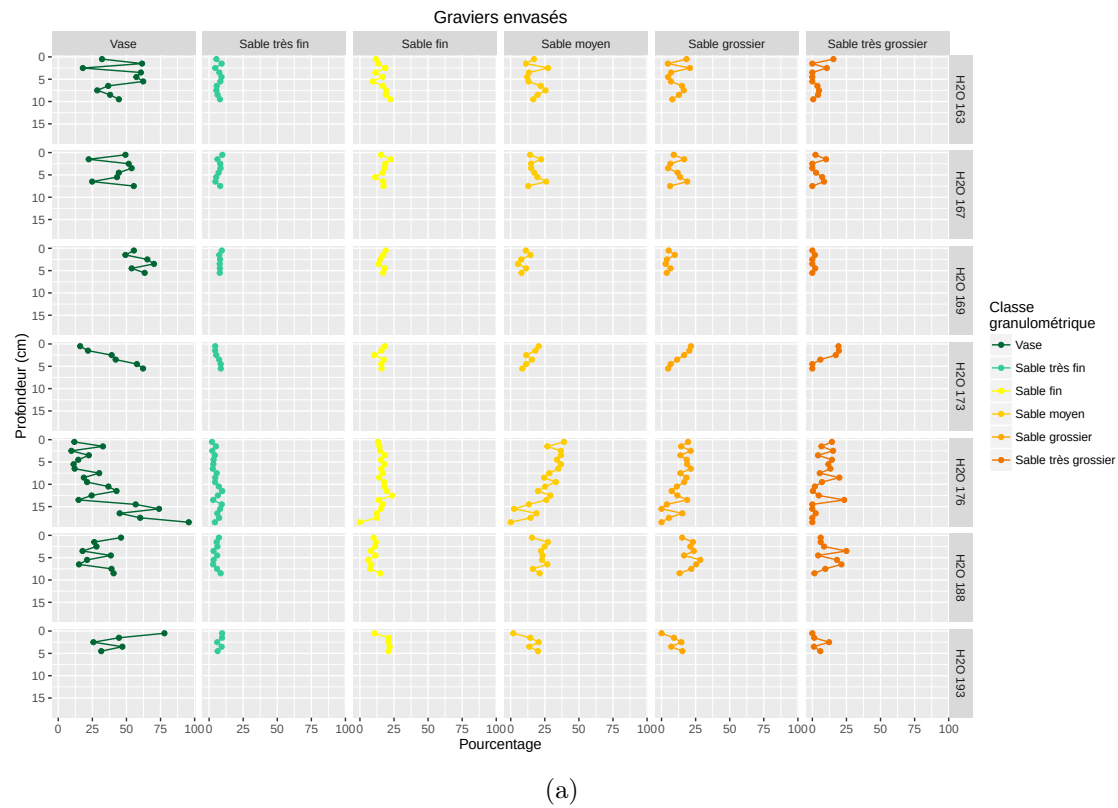


FIGURE F.1 – Comparaison des moyennes granulométriques avec écart-types de chaque classe entre la classification classique (a) et la nouvelle classification établie (b) pour le faciès des Graviers envasés.

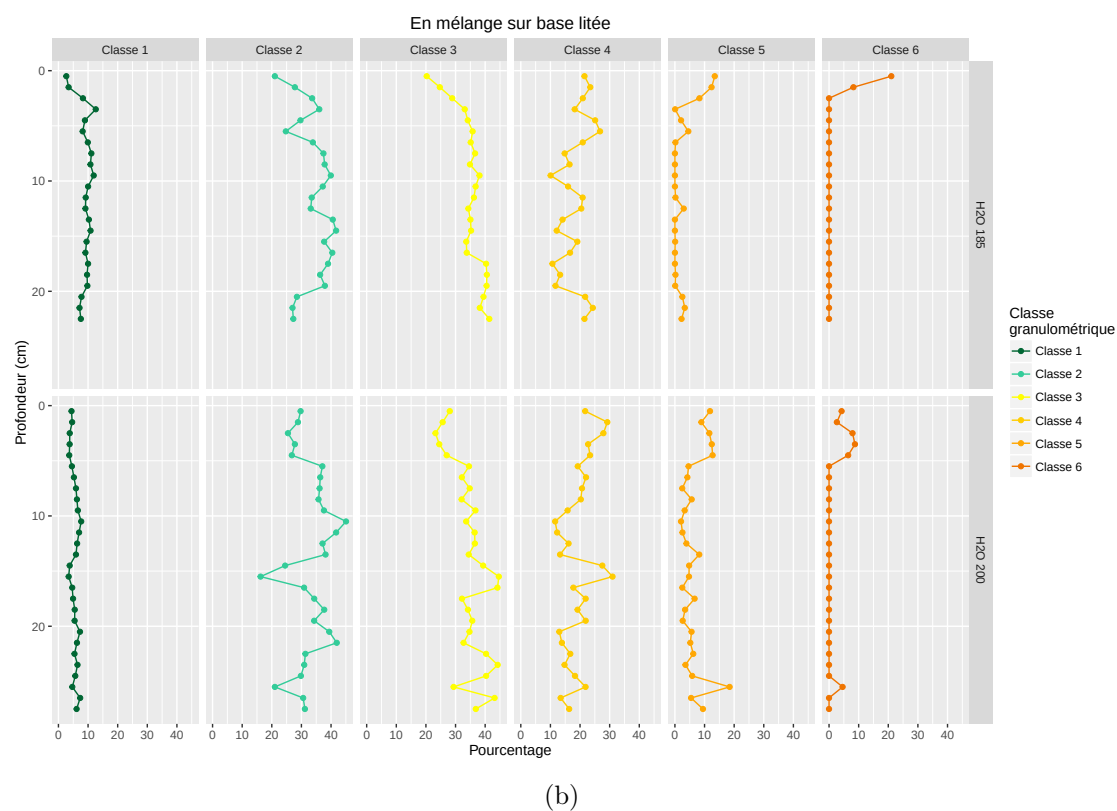
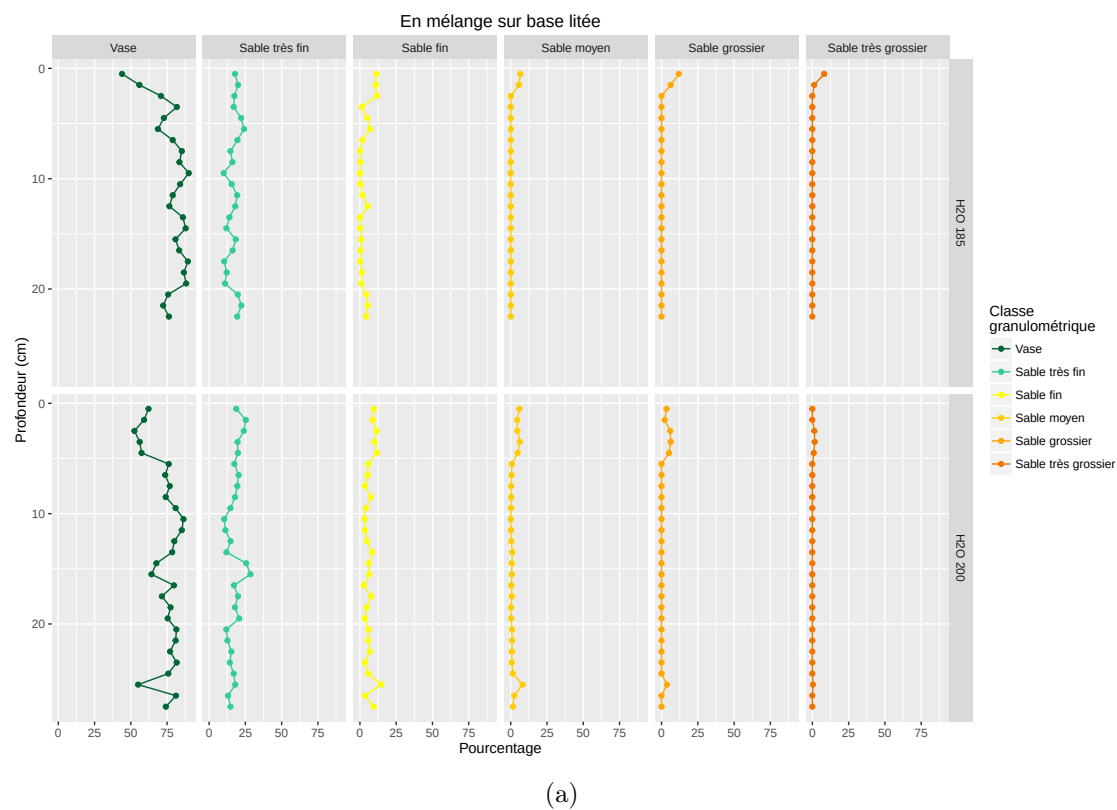


FIGURE F.2 – Comparaison des moyennes granulométriques avec écart-types de chaque classe entre la classification classique (a) et la nouvelle classification établie (b) pour le faciès En mélange sur base litée.

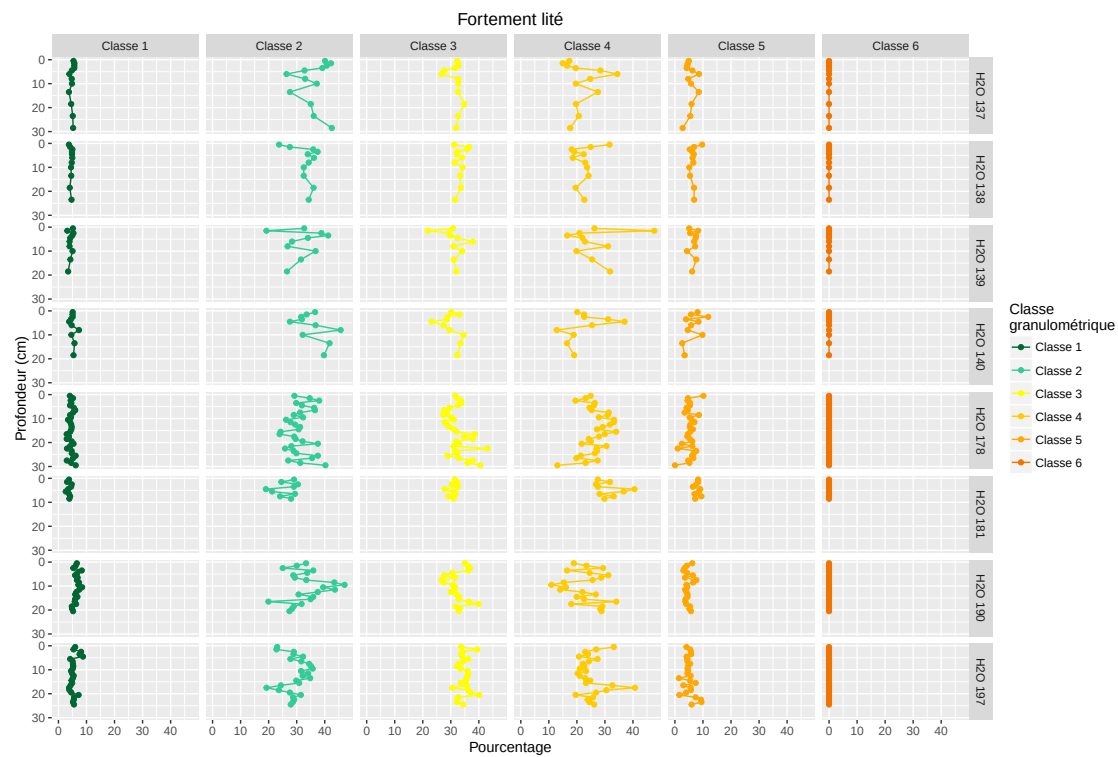
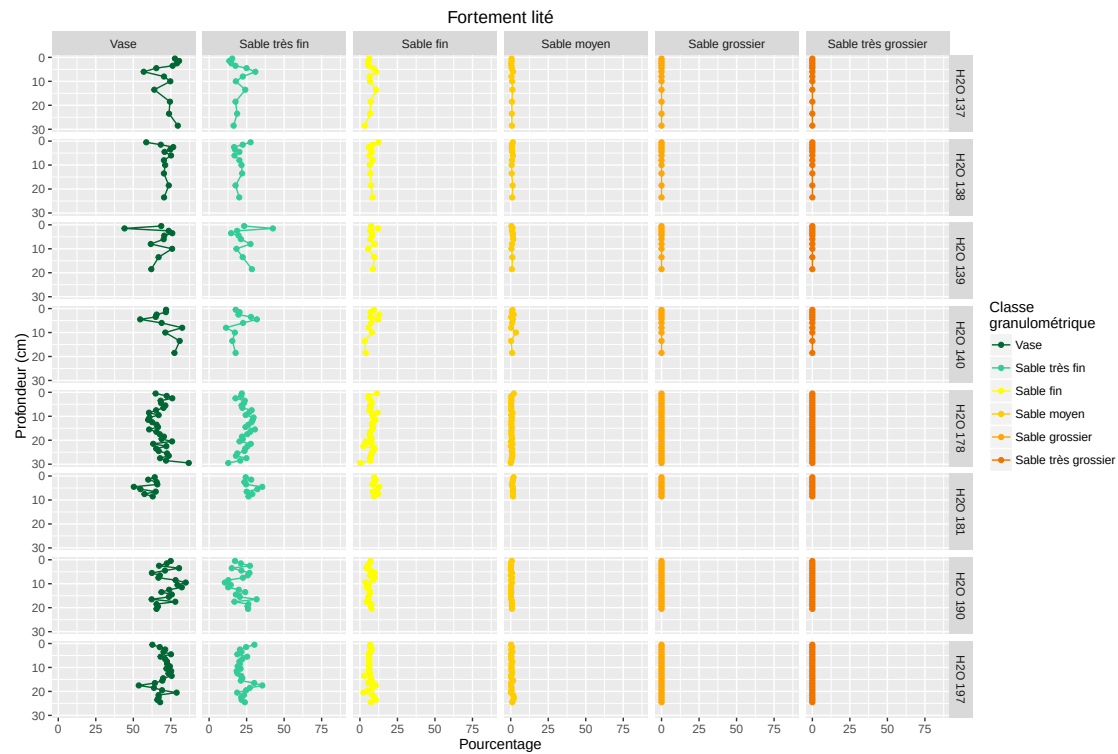


FIGURE F.3 – Comparaison des moyennes granulométriques avec écart-types de chaque classe entre la classification classique (a) et la nouvelle classification établie (b) pour le faciès Fortement lité.

Annexe G

Analyses de soufre et Br_{org}/COT

La figure G.1 présente la distribution des la valeurs de pourcentage de soufre pour tous les prélèvements confondus. Elle permet de mettre en évidence la zone de sulfato-réduction à partir de l'augmentation du pourcentage de soufre, autour de 0,4 %. Ce seuil permet de déduire la limite de la zone anoxique, zone dans laquelle démarre les réactions sulfato-réductrice.

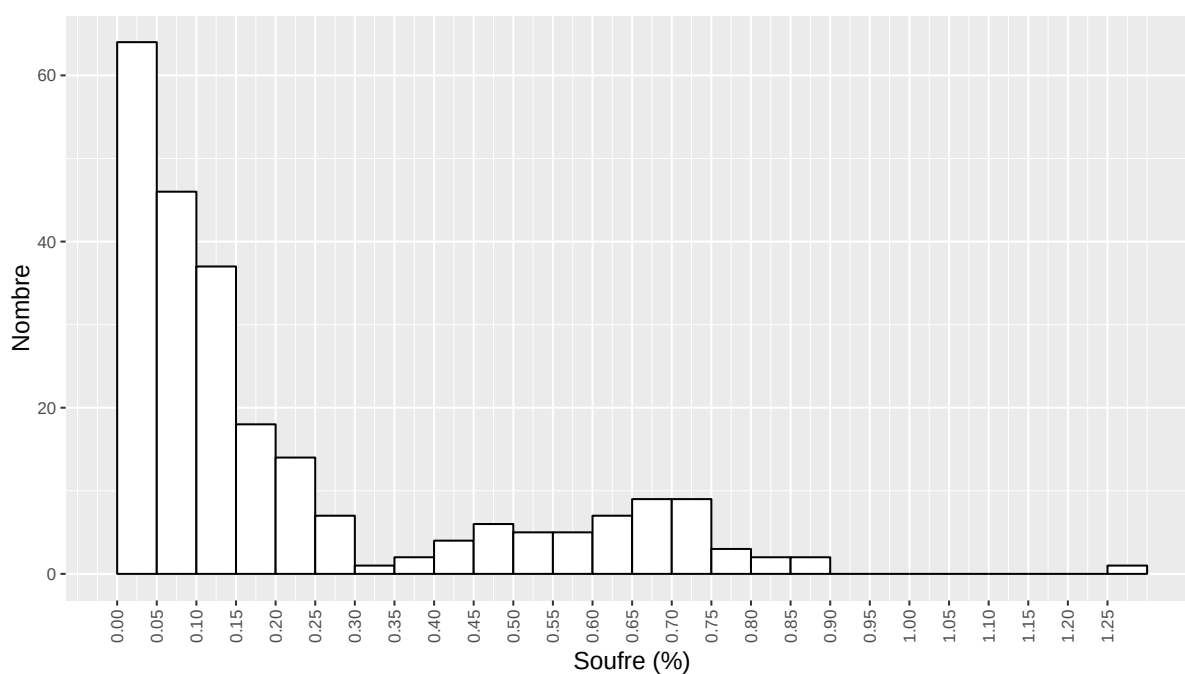


FIGURE G.1 – Distribution des valeurs de teneur en soufre de tous les prélèvements.

Les résultats de la teneur en soufre (en orange) et du rapport Br_{org}/COT (en vert) de chaque carotte sont présentées ci-dessous. Chaque page représente toutes les carottes d'un même faciès avec en premier les carottes du faciès *graviers envasés* (figure G.2), puis les carottes du faciès *en mélange sur base litée* (figure G.3) et les carottes du faciès *fortement lité* (figure G.4). La partie grisée des profils de la teneur en soufre représente la zone anoxique de sulfato-réduction (voir section III.2.1.2).

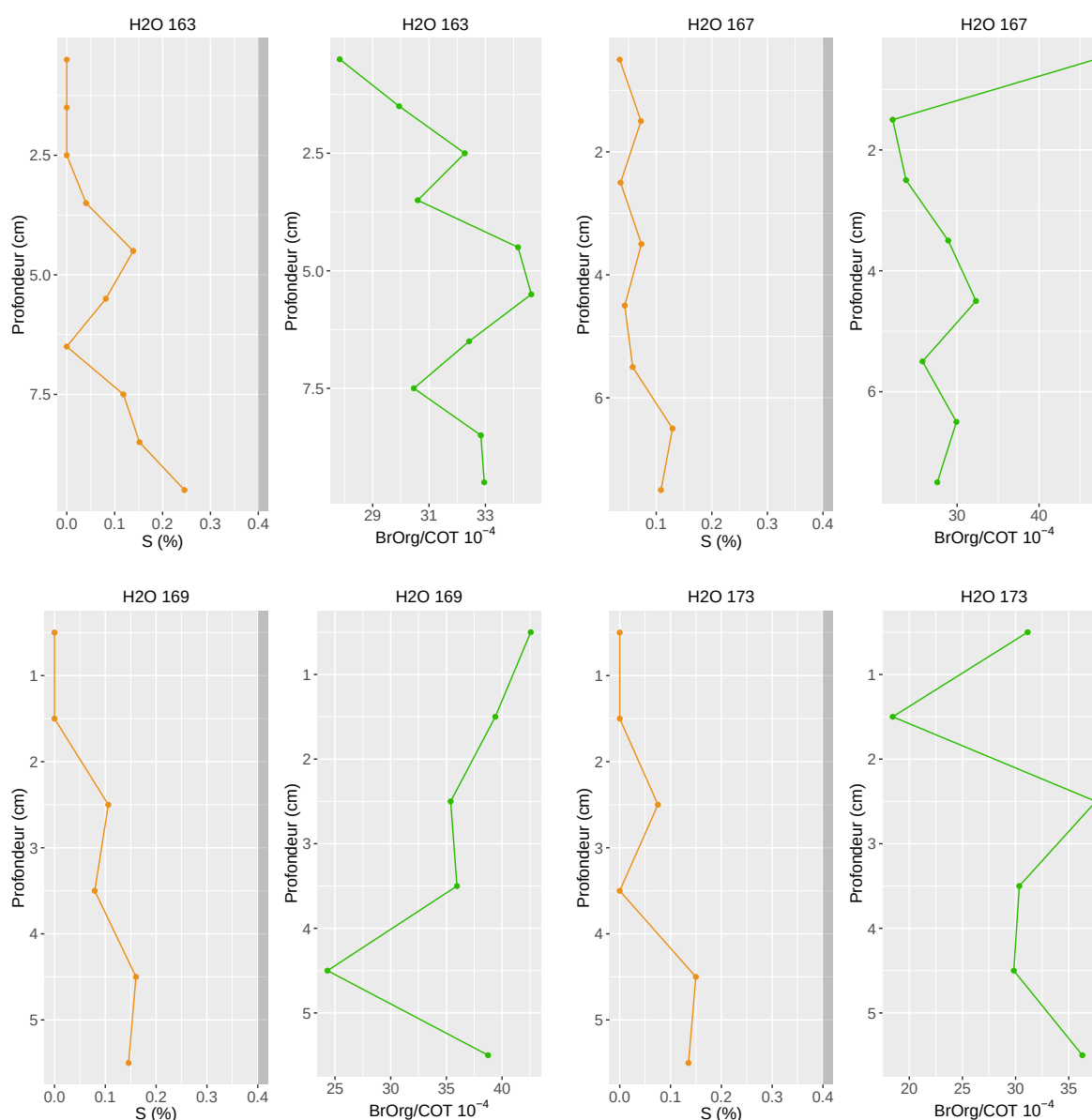


FIGURE G.2 – Profils verticaux de la teneur en soufre (en orange) et du rapport Br_{org}/COT (en vert) pour chaque carotte du faciès *Graviers envasés*. (Voir page suivante pour le reste des carottes)

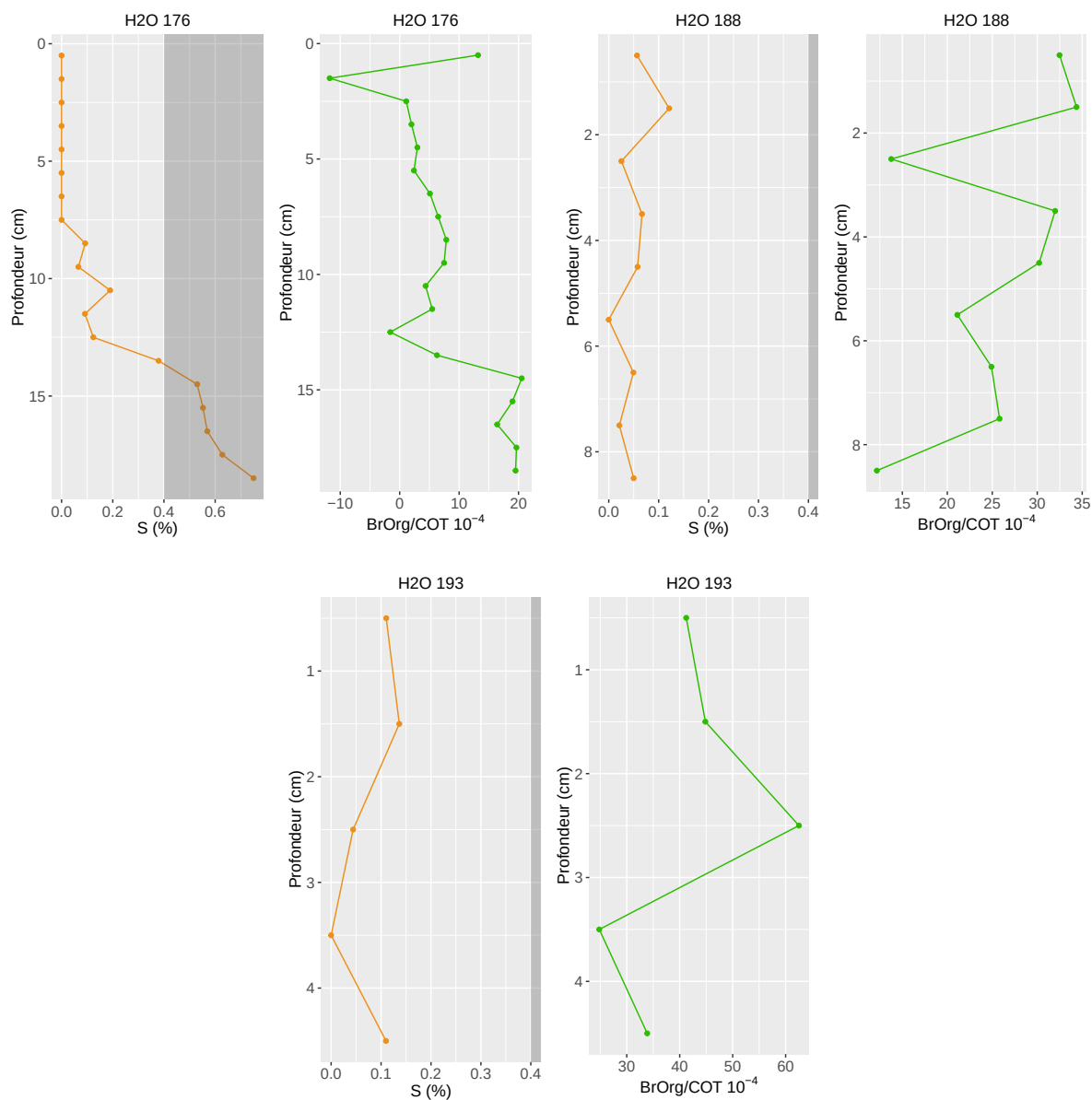


FIGURE G.2 – Suite des profils verticaux de la teneur en soufre (en orange) et du rapport $\text{Br}_{org}/\text{COT}$ (en vert) pour chaque carotte du faciès *Graviers envasés*.

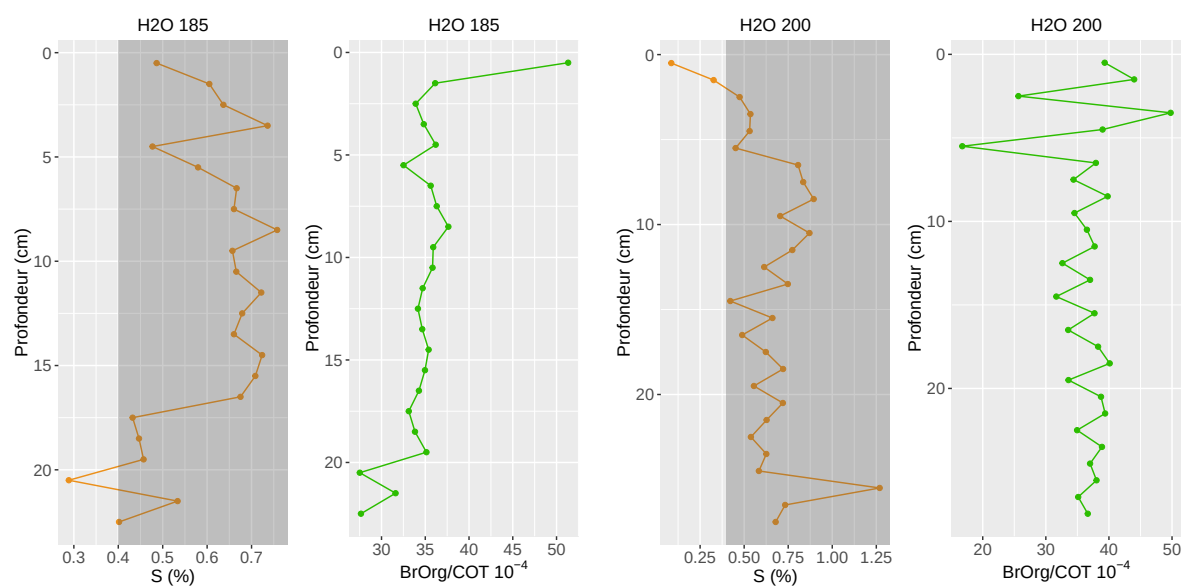


FIGURE G.3 – Profils verticaux de la teneur en soufre (en orange) et du rapport Br_{org}/COT (en vert) pour chaque carotte du faciès *En mélange sur base litée*.

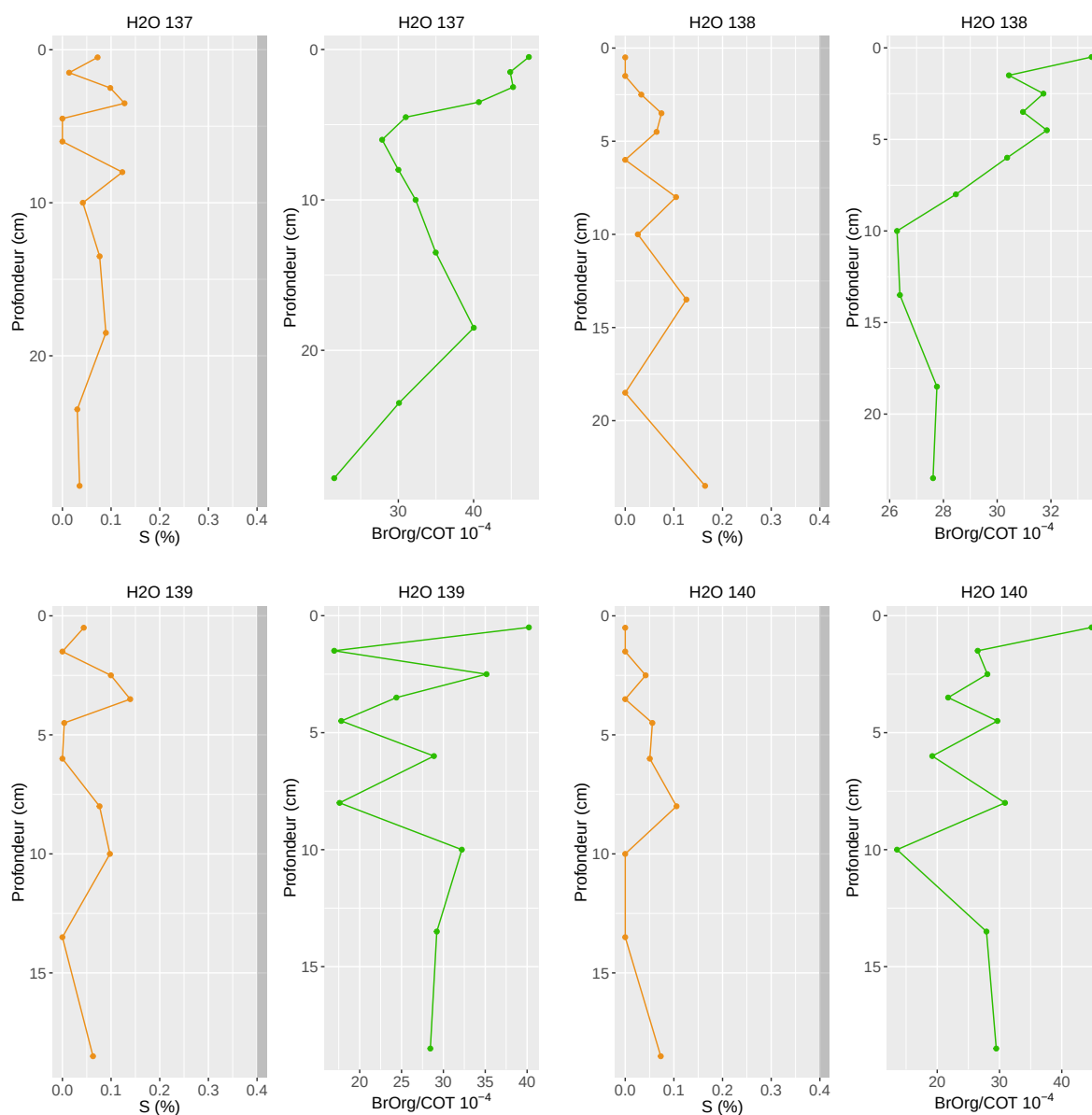


FIGURE G.4 – Profils verticaux de la teneur en soufre (en orange) et du rapport Br_{org}/COT (en vert) pour chaque carotte du faciès *Fortement lité*. (Voir page suivante pour le reste des carottes)

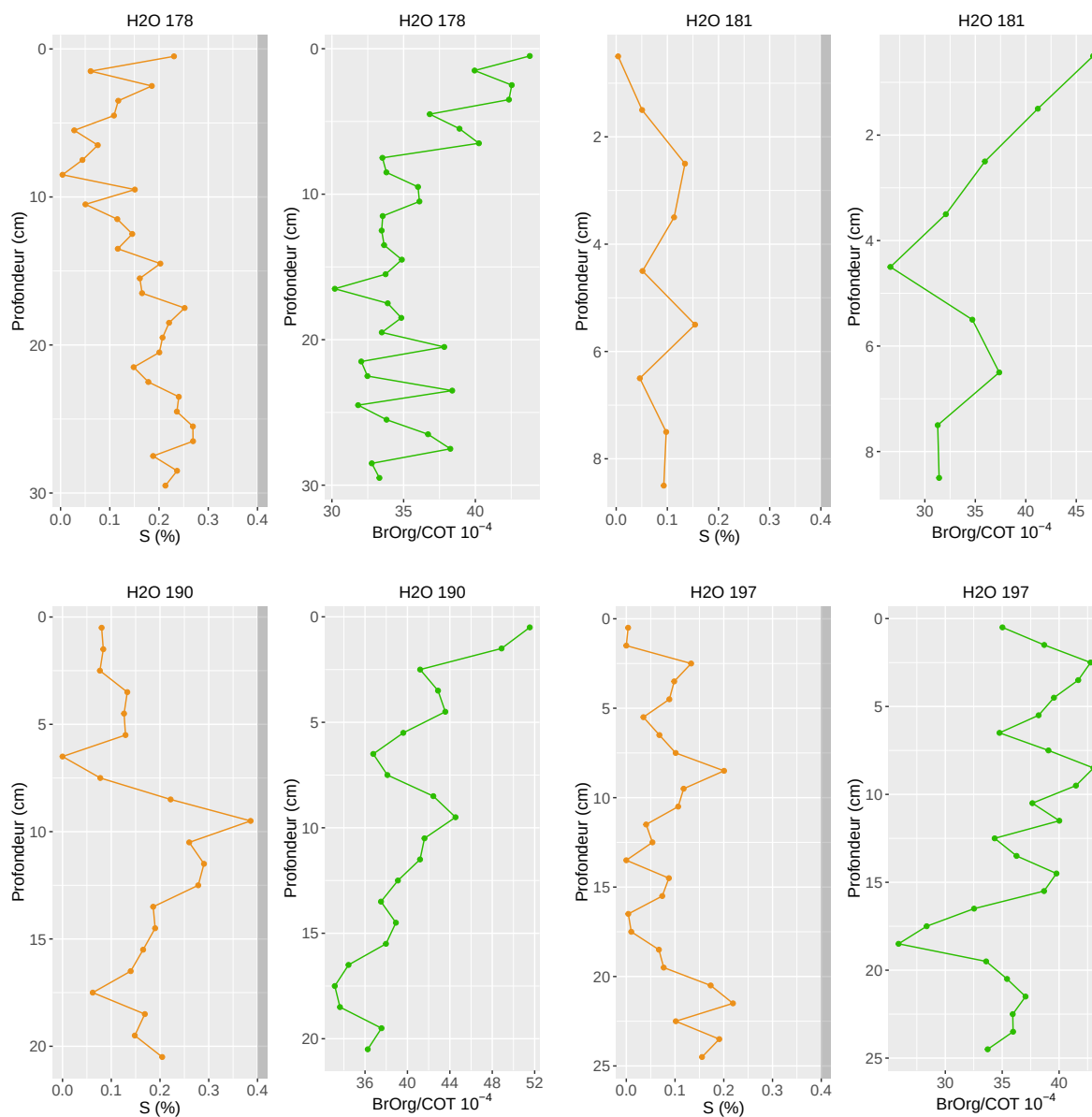


FIGURE G.4 – Suite des profils verticaux de la teneur en soufre (en orange) et du rapport Br_{org}/COT (en vert) pour chaque carotte du faciès *Fortement lité*.

Annexe H

Analyses de teneur en eau, matière organique et COT

Les résultats de la teneur en eau (en bleu foncé), teneur en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) de chaque carotte sont présentées ci-dessous. Chaque page représente toutes les carottes d'un même faciès avec en premier les carottes du faciès *graviers envasés* (figure H.1), puis les carottes du faciès *en mélange sur base litée* (figure H.2) et les carottes du faciès *fortement lité* (figure H.3). La partie grisée des profils de la teneur en soufre représente la zone anoxique de sulfato-réduction (voir section III.2.1.2).

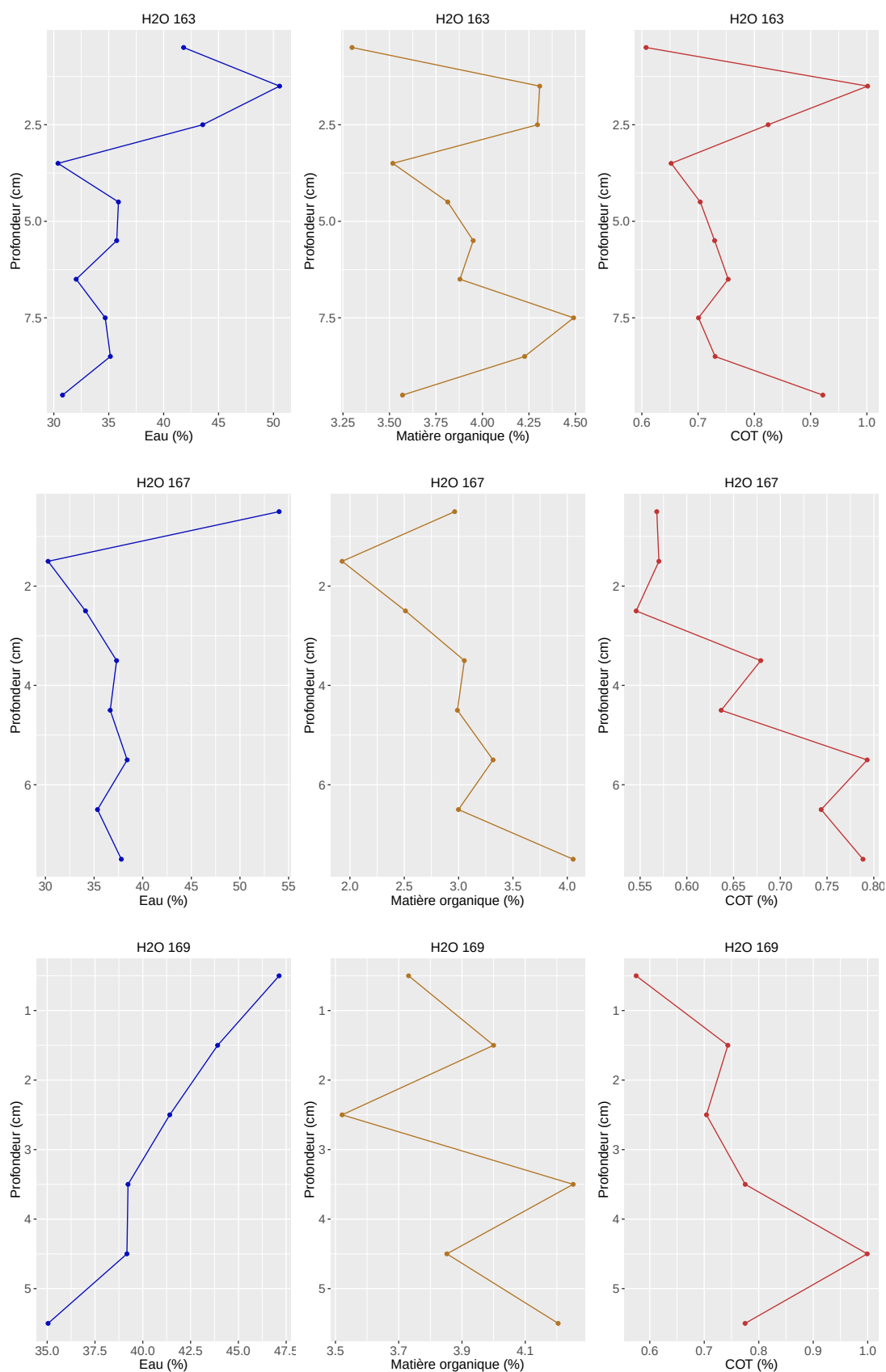


FIGURE H.1 – Profils verticaux de la teneur en eau (en bleu foncé), en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) pour chaque carotte du faciès *Graviers envasés*. (Voir page suivante pour le reste des carottes).

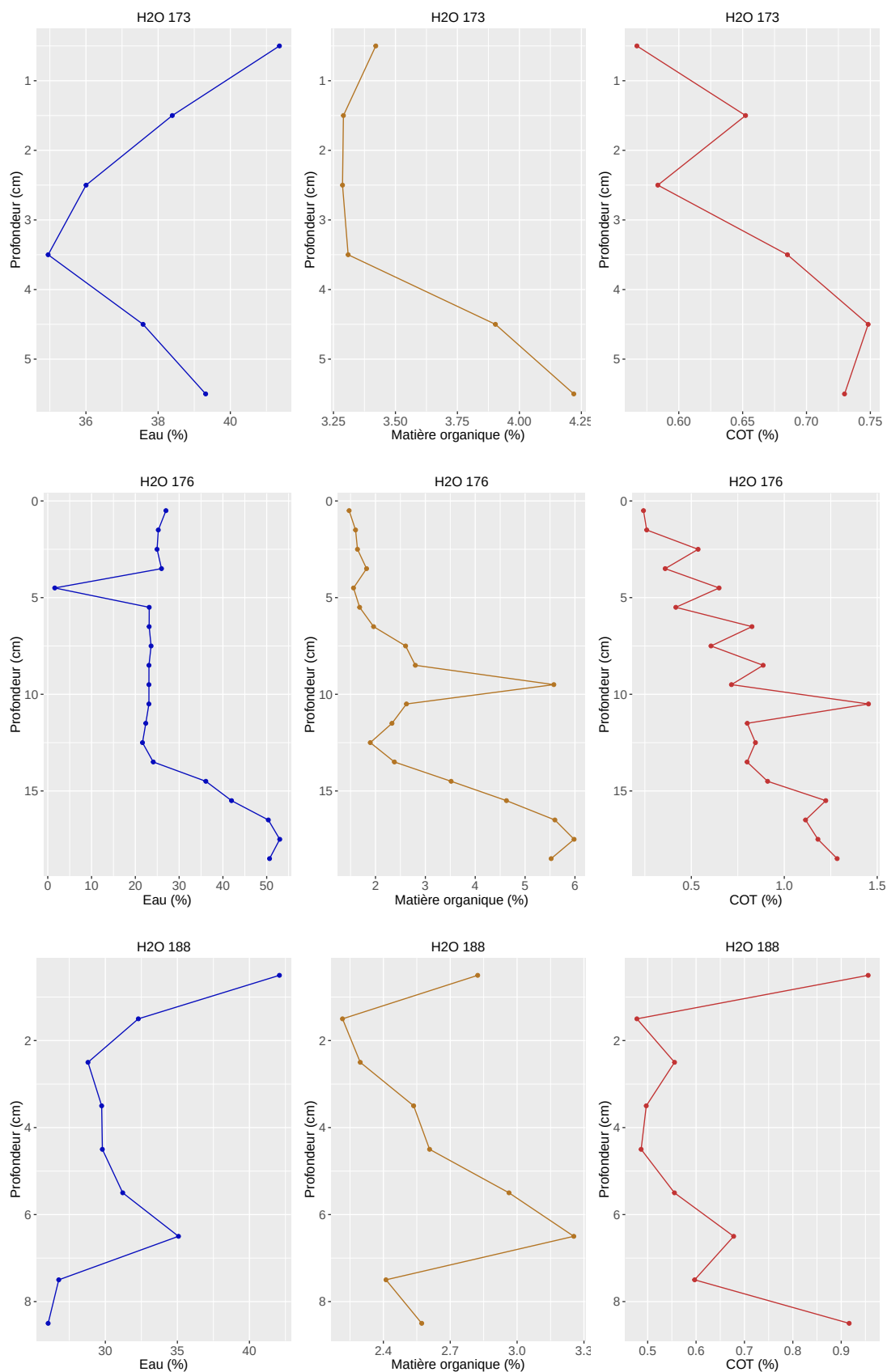


FIGURE H.1 – Suite des profils verticaux de la teneur en eau (en bleu foncé), en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) pour chaque carotte du faciès *Gravieres envasés*. (Voir page suivante pour le reste des carottes).

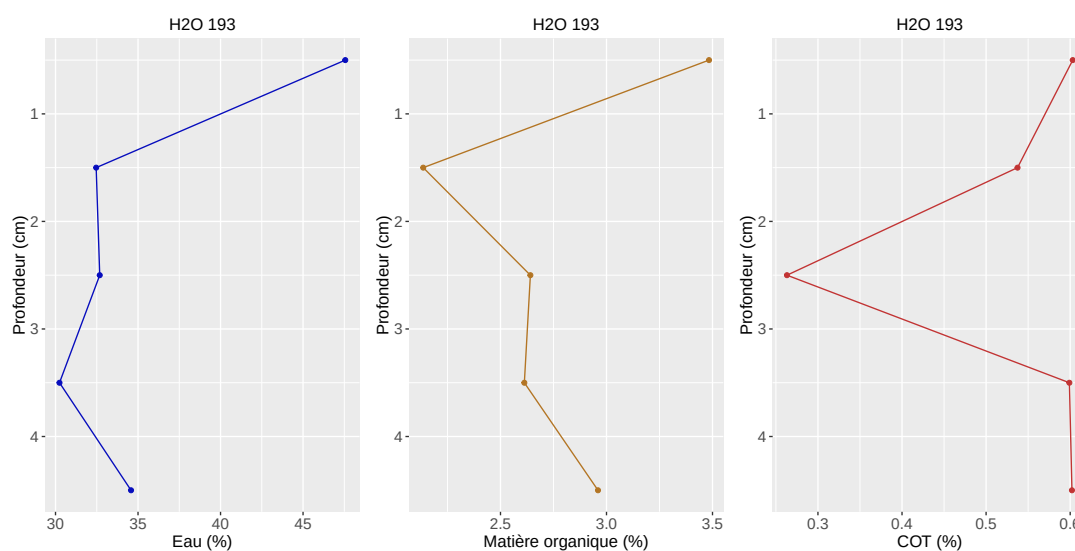


FIGURE H.1 – Suite des profils verticaux de la teneur en eau (en bleu foncé), en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) pour chaque carotte du faciès *Graviers envasés*.

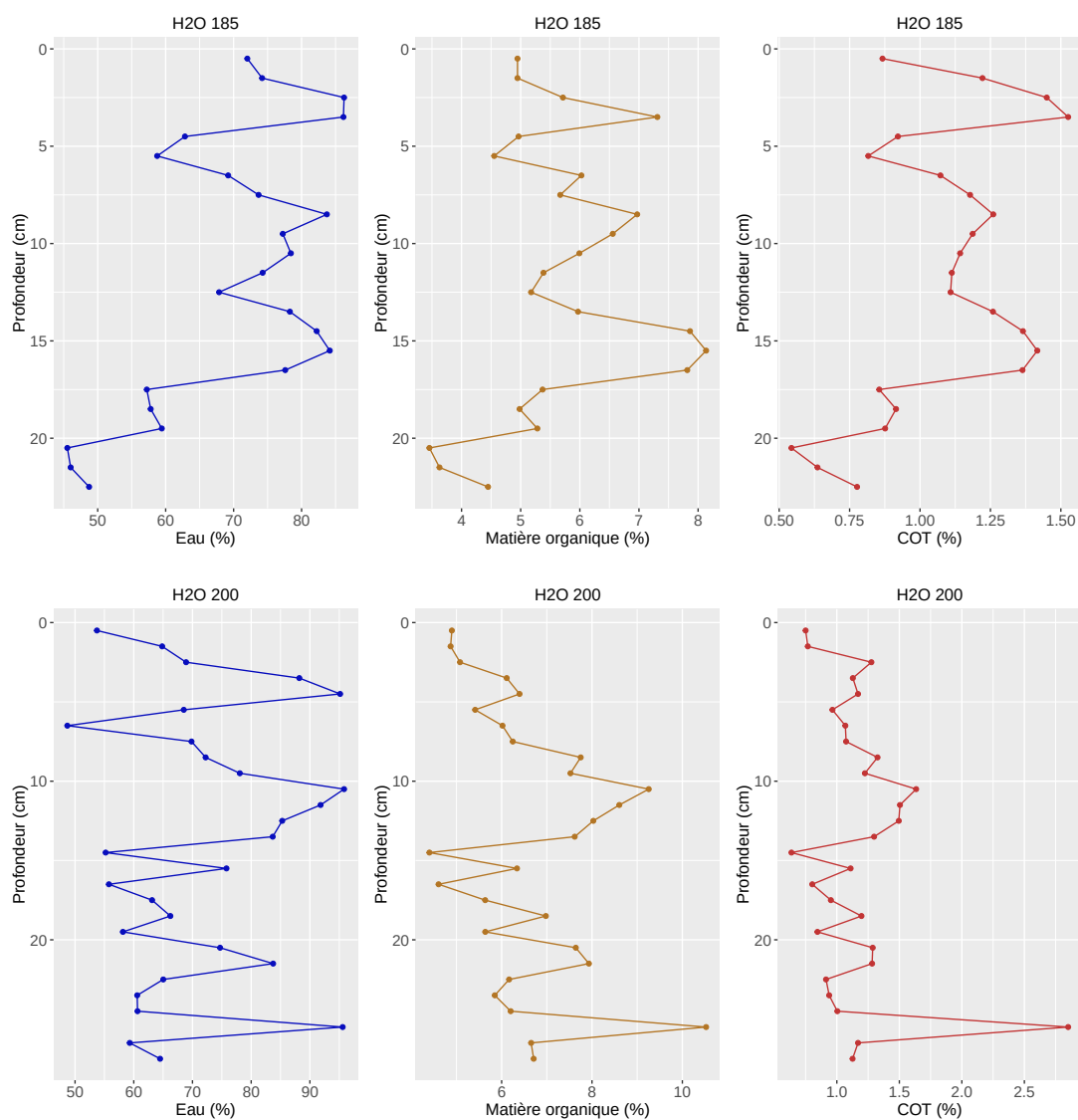


FIGURE H.2 – Profils verticaux de la teneur en eau (en bleu foncé), en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) pour chaque carotte du faciès *En mélange sur base litée*.

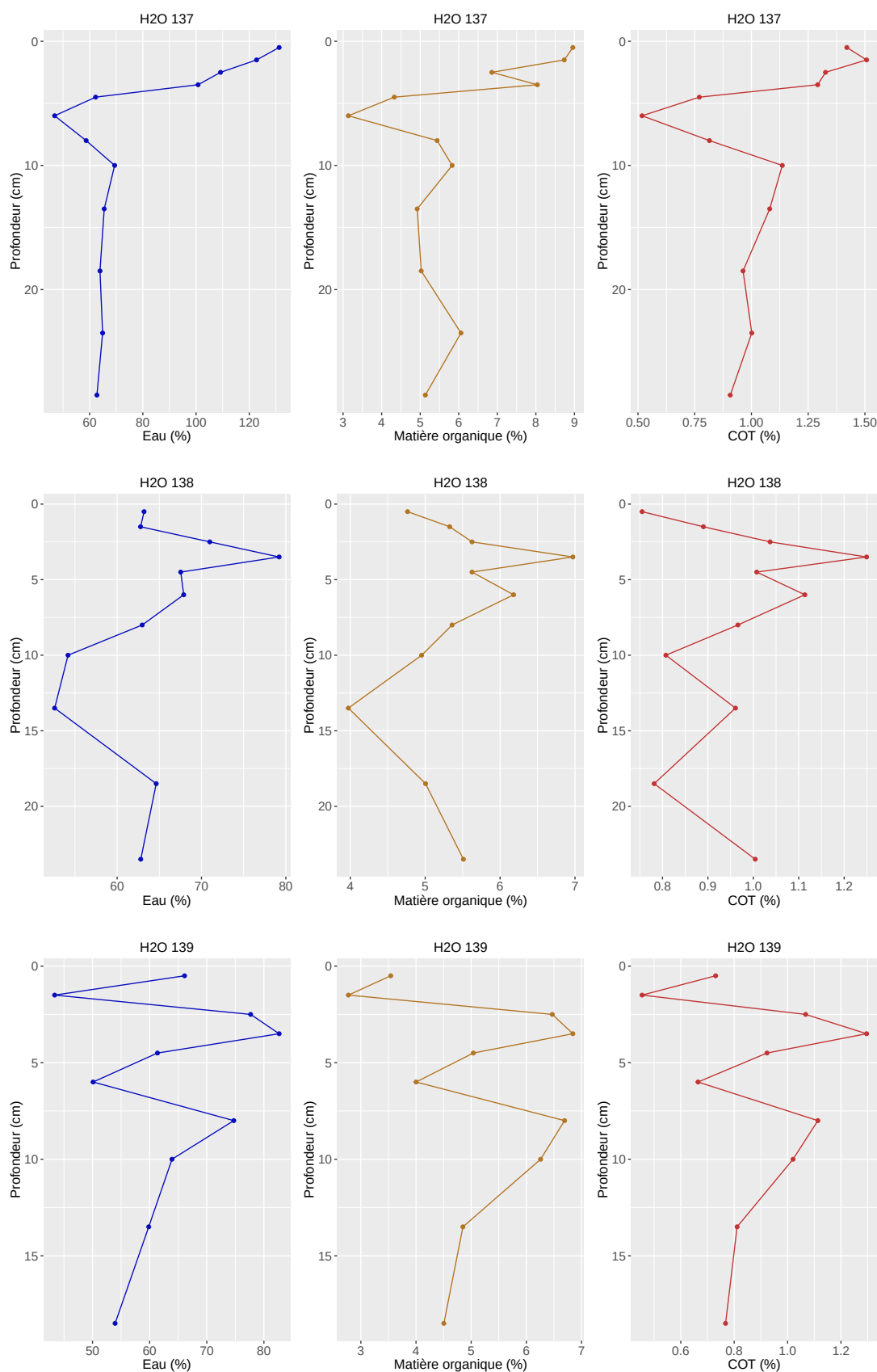


FIGURE H.3 – Profils verticaux de la teneur en eau (en bleu foncé), en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) pour chaque carotte du faciès *Fortement lité*. (Voir page suivante pour le reste des carottes).

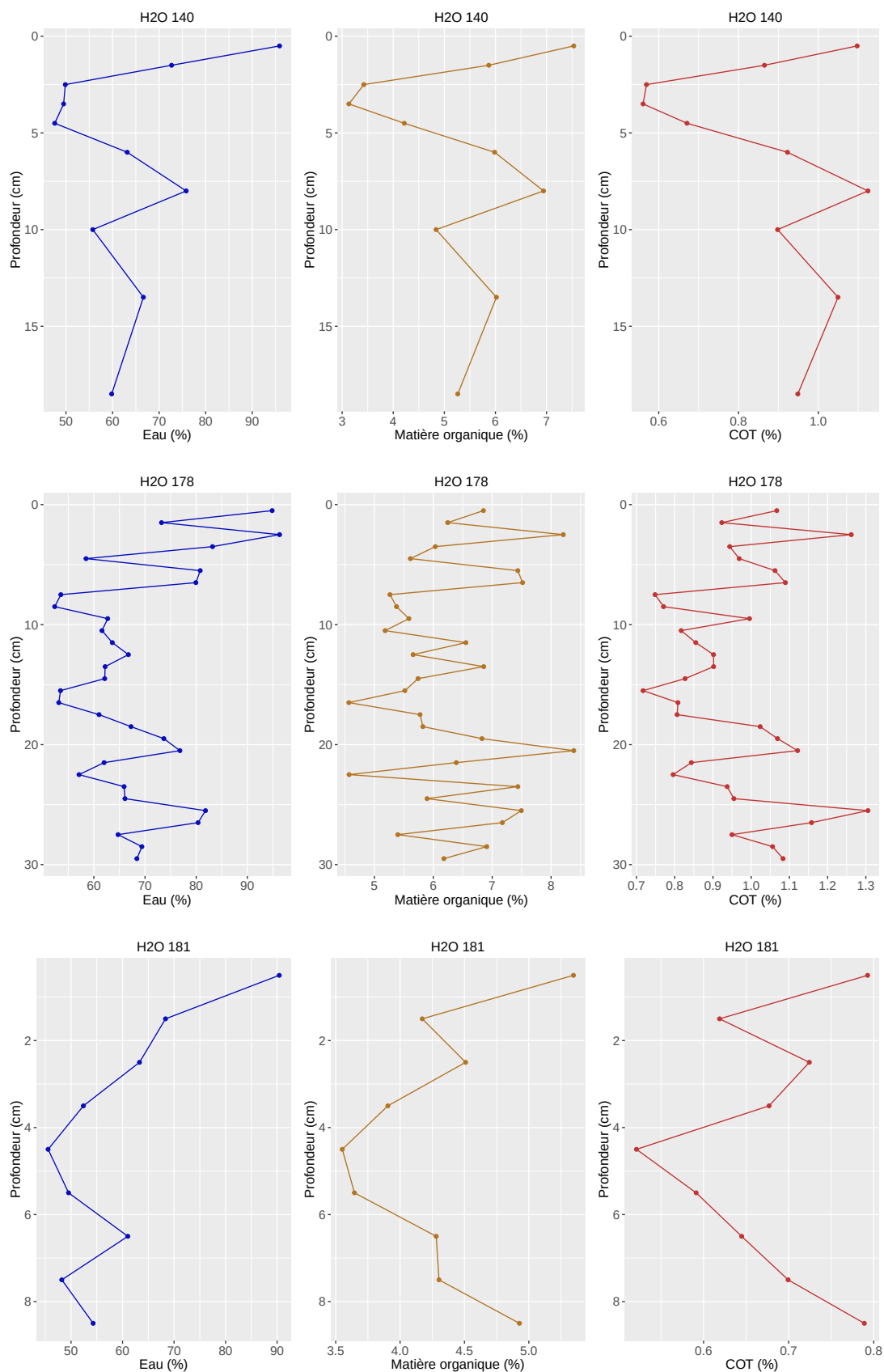


FIGURE H.3 – Suite des profils verticaux de la teneur en eau (en bleu foncé), en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) pour chaque carotte du faciès *Fortement lité*. (Voir page suivante pour le reste des carottes).

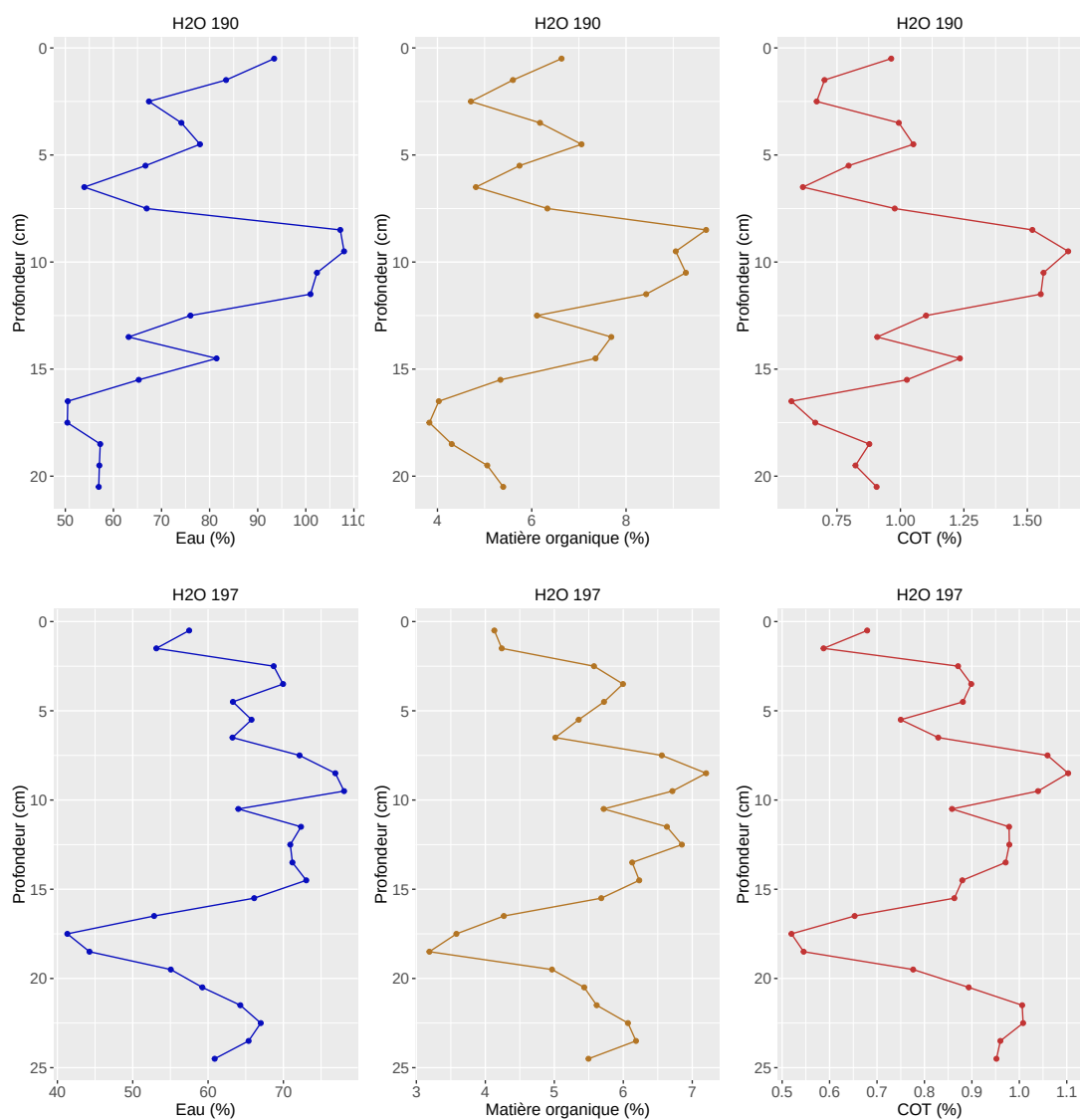
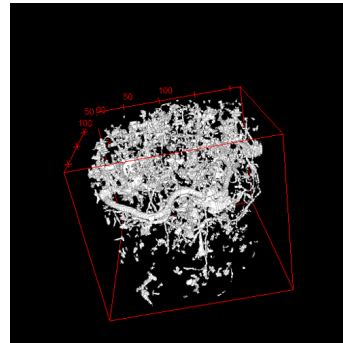


FIGURE H.3 – Suite des profils verticaux de la teneur en eau (en bleu foncé), en matière organique (en marron) et du COT (en rouge) pour chaque carotte du faciès *Fortement lité*.

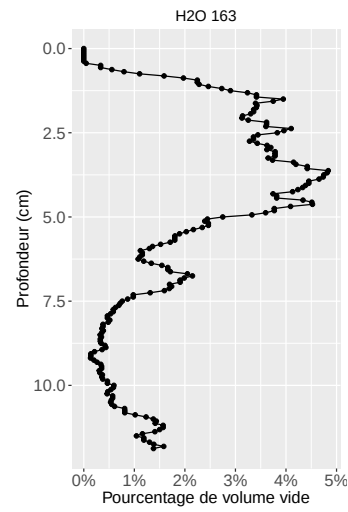
Annexe I

CAT-Scans et volumes de vie

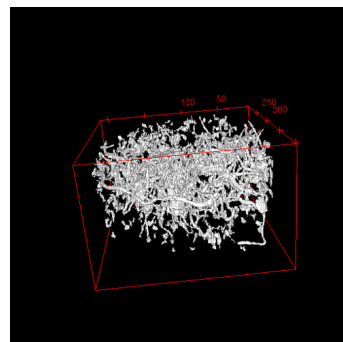
Les représentations en trois dimensions et le pourcentage des volumes de vie pour chacune des carottes sont présentés dans les figures suivantes. Les carottes du faciès des *graviers envasés* sont en figure I.1, les carottes du faciès *en mélange sur base litée* en figure I.2 et les carottes du faciès *fortement lité* en figure I.3.



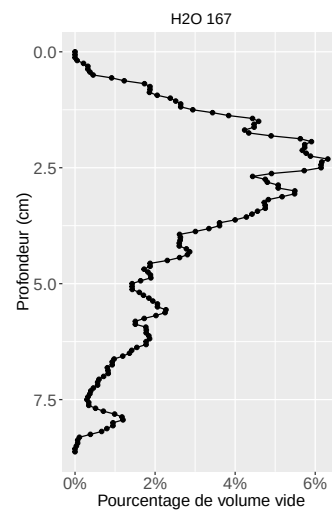
(a) H2O 163



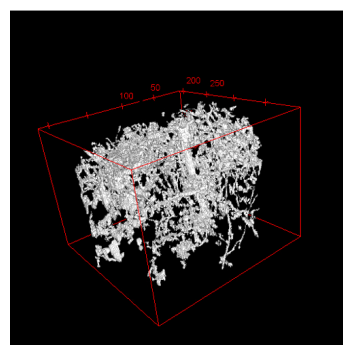
(b) H2O 163



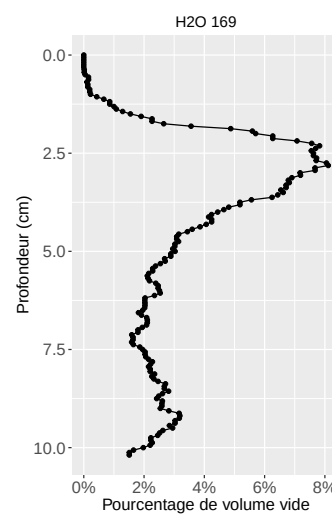
(c) H2O 167



(d) H2O 167

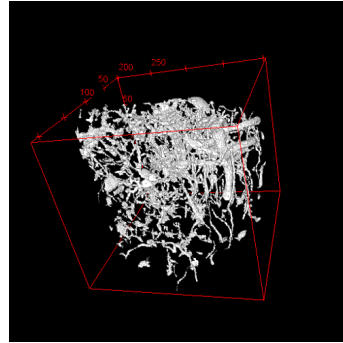


(e) H2O 169

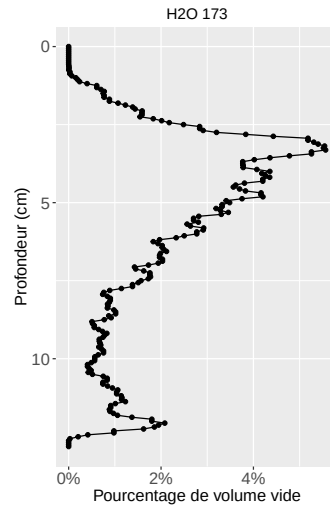


(f) H2O 169

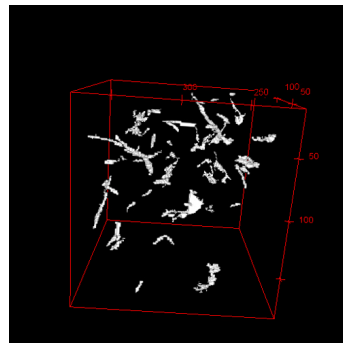
FIGURE I.1 – Représentation des volumes vides et des profils de ces volumes en fonction de la profondeur pour chacune des carottes des *Graviers envasés*.



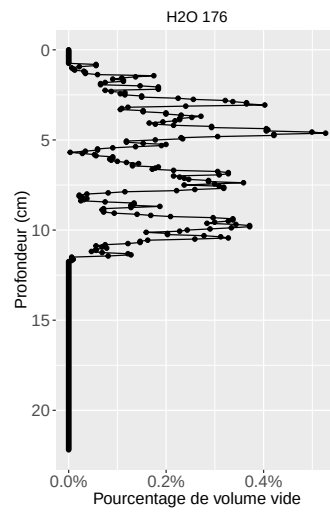
(b) H2O 173



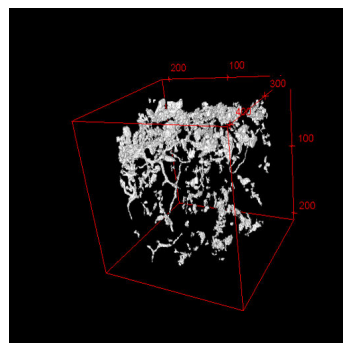
(c) H2O 173



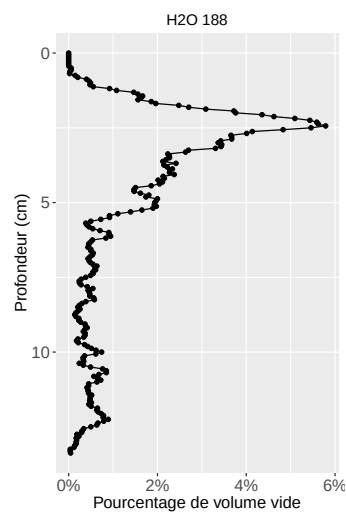
(d) H2O 176



(e) H2O 176

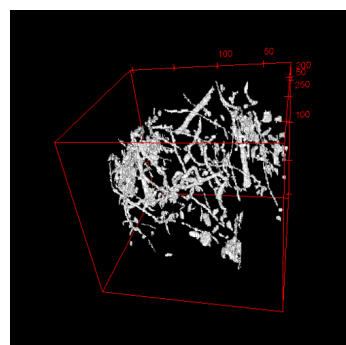


(f) H2O 188

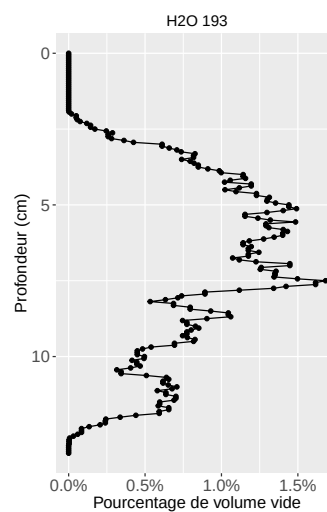


(g) H2O 188

FIGURE I.1 – Suite de la représentation des volumes vides et des profils de ces volumes en fonction de la profondeur pour chacune des *Graviers envasés*.

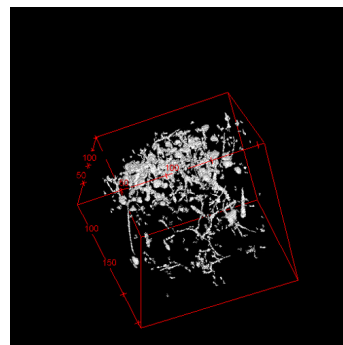


(b) H2O 193

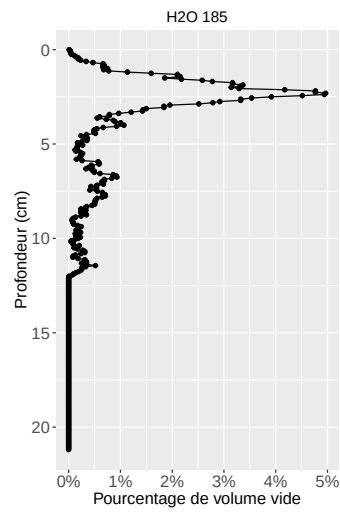


(c) H2O 193

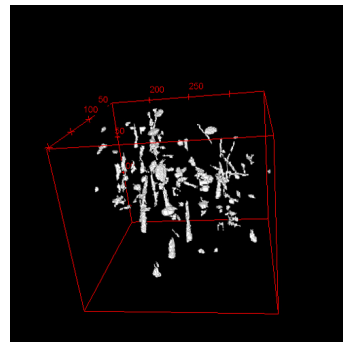
FIGURE I.1 – Suite de la représentation des volumes vides et des profils de ces volumes en fonction de la profondeur pour chacune des carottes des *Graviers envasés*.



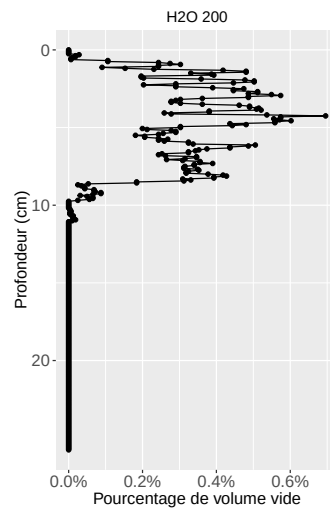
(a) H2O 185



(b) H2O 185

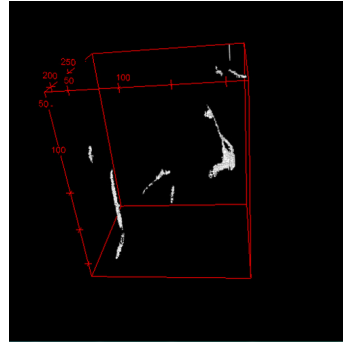


(c) H2O 200

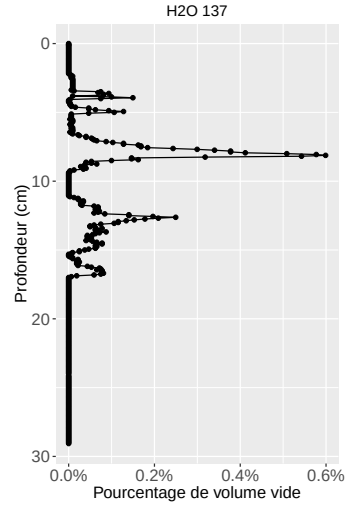


(d) H2O 200

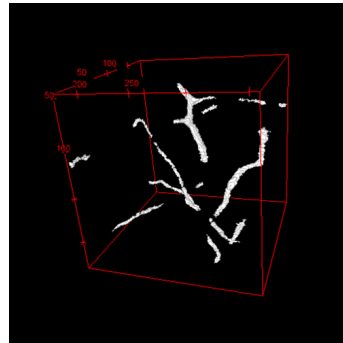
FIGURE I.2 – Représentation des volumes vides et des profils de ces volumes en fonction de la profondeur pour chacune des carottes du faciès *En mélange sur base litée*.



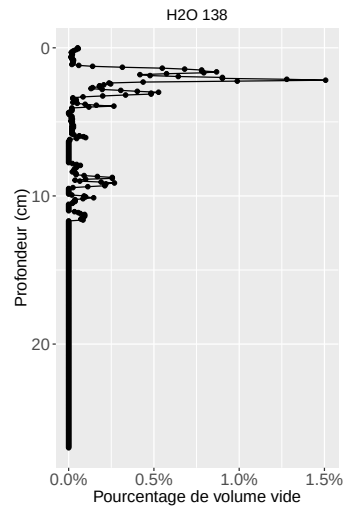
(a) H2O 137



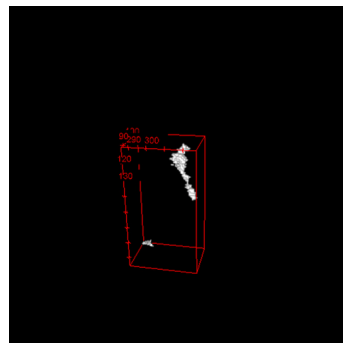
(b) H2O 137



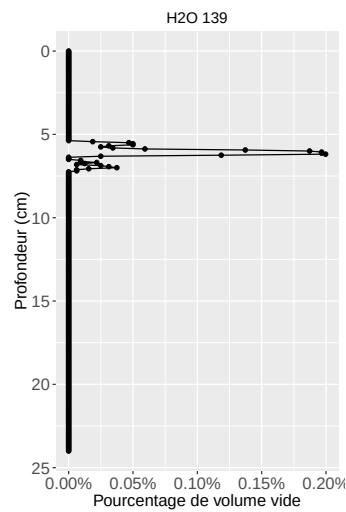
(c) H2O 138



(d) H2O 138

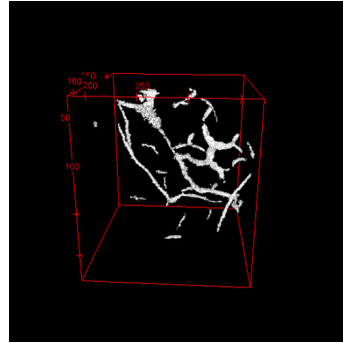


(e) H2O 139

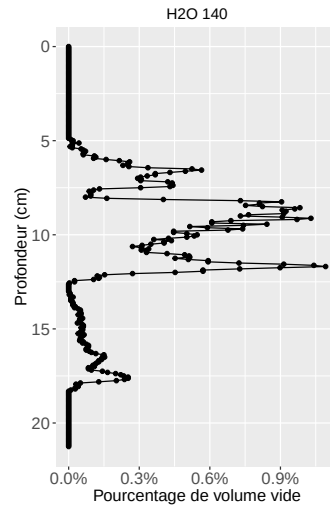


(f) H2O 139

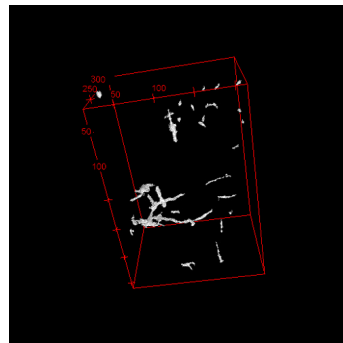
FIGURE I.3 – Représentation des volumes vides et des profils de ces volumes en fonction de la profondeur pour chacune des carottes du faciès *Fortement lité*.



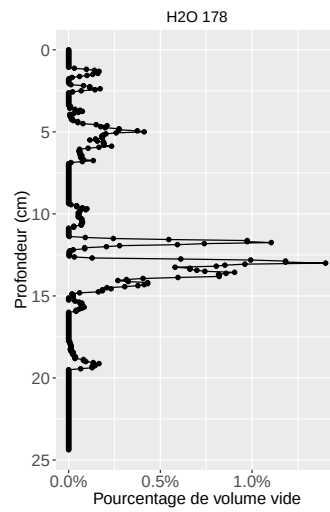
(b) H2O 140



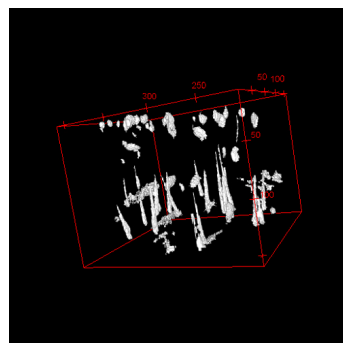
(c) H2O 140



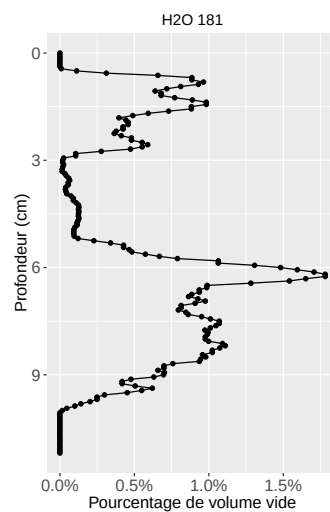
(d) H2O 178



(e) H2O 178



(f) H2O 181



(g) H2O 181

FIGURE I.3 – Suite de la représentation des volumes vides et des profils de ces volumes en fonction de la profondeur pour chacune des carottes du faciès *Fortement lité*.

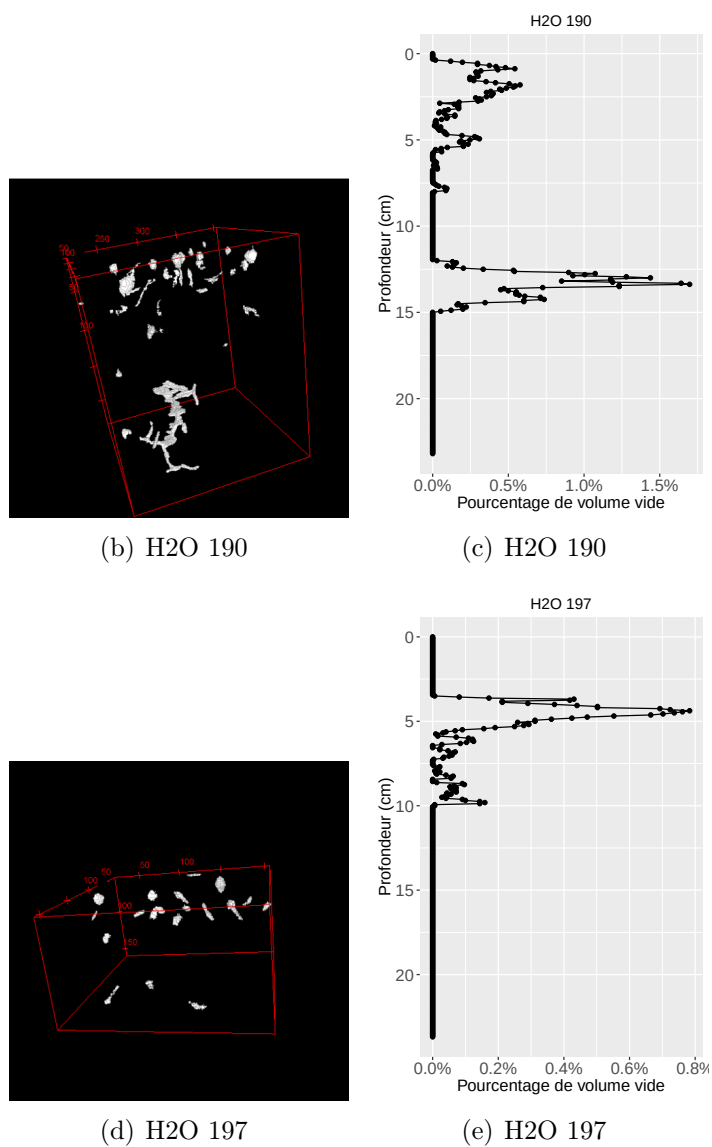


FIGURE I.3 – Suite de la représentation des volumes vides et des profils de ces volumes en fonction de la profondeur pour chacune des carottes du faciès *Fortement lité*.

Annexe J

Liste faunistique

Tableau J.1 – Pourcentage d'abondance relatif de chaque espèce au sein de chaque faciès. Les valeurs vides indiquent l'absence de l'espèce concernée dans le faciès. Les couleurs représentent les espèces communes à plusieurs faciès. Les espèces en rouge sont présentes dans les trois faciès, en vert, elles sont communes aux *graviers envasés* et *en mélange sur base litée*, en bleu, communes entre les *graviers envasés* et *fortement lité*, et en mauve, communes entre *en mélange sur base litée* et *fortement lité*.

	Graviers envasés	En mélange sur base litée	Fortement lité
<i>Abludomelita obtusata</i>	0.39	0.30	
<i>Abra alba</i>	2.98	17.61	28.93
<i>Achelia laevis</i>	0.17		
<i>Acrocrida brachiata</i>	0.68	0.30	0.34
<i>Ampelisca brevicornis</i>	0.06		
<i>Ampelisca tenuicornis</i>	1.69		
<i>Ampharete baltica</i>	14.47	0.90	
<i>Amphipholis squamata</i>	0.79	1.49	
<i>Anoplodactylus petiolatus</i>	0.11		
<i>Aphelochaeta marioni</i>	0.96		
<i>Asbjornsenia pygmaea</i>	0.17		
<i>Capitella minima</i>	2.36		
<i>Carcinus maenas</i>		0.30	
<i>Chaetozone</i>	21.45	9.25	0.17
<i>Cheirocratus intermedius</i>	0.17		
<i>Corbula gibba</i>	0.34		
<i>Crepidula fornicata</i>	0.23		
<i>Diastylis laevis</i>	0.28		
<i>Donax vittatus</i>			0.17
<i>Ensis</i>			0.17
<i>Eteone longa</i>	1.52		0.34
<i>Eudorella truncatula</i>	1.24	1.19	
<i>Eunereis longissima</i>	0.11	0.30	
<i>Fabulina fabula</i>			6.09
<i>Glycinde nordmanni</i>	0.06		
<i>Harmothoe</i>	0.11		
<i>Hilbigneris gracilis</i>	1.58		
<i>Jasmineira elegans</i>	0.06		
<i>Kurtiella bidentata</i>	1.01	33.73	22.00
<i>Lagis koreni</i>	1.52	8.06	4.40
<i>Lanice conchilega</i>	2.25	2.99	
<i>Limecola balthica</i>		0.60	1.18
<i>Liocarcinus holsatus</i>	0.06		
<i>Lutraria lutraria</i>	0.73	0.60	
<i>Mactra stultorum</i>			1.18
<i>Magelona filiformis</i>	0.17	1.49	
<i>Melinna palmata</i>	3.04	0.90	

Tableau J.1 – Suite des pourcentage d’abondance relatif de chaque espèce au sein de chaque faciès. Les valeurs vides indiquent l’absence de l’espèce concernée dans le faciès. Les couleurs représentent les espèces communes à plusieurs faciès. Les espèces en rouge sont présentes dans les trois faciès, en vert, elles sont communes aux *graviers envasés* et *en mélange sur base litée*, en bleu, communes entre les *graviers envasés* et *fortement lité*, et en mauve, communes entre *en mélange sur base litée* et *fortement lité*.

	Graviers envasés	En mélange sur base litée	Fortement lité
<i>Modiolula phaseolina</i>			0.34
<i>Myrianida</i>	0.23		
<i>Mytilus edulis</i>	6.36	0.30	
<i>Nematoda</i>	3.94		0.17
<i>Nephtys caeca</i>	0.17		
<i>Nephtys hombergii</i>		2.69	3.05
<i>Nephtys kersivalensis</i>	0.28		4.57
<i>Notomastus latericeus</i>	0.11	0.30	
<i>Nucula nitidosa</i>	0.34	5.97	1.69
<i>Ophiura ophiura</i>	0.23	0.30	
<i>Owenia fusiformis</i>	0.56	7.16	11.34
<i>Pandora inaequalis</i>	0.06		
<i>Pariambus typicus</i>	4.50		
<i>Parvicardium scabrum</i>			10.15
<i>Phaxas pellucidus</i>	1.46		0.17
<i>Pherusa plumosa</i>		0.30	
<i>Pholoe baltica</i>	3.60	2.39	3.55
<i>Phoronis psammophila</i>	10.98		
<i>Photis longicaudata</i>	0.11		
<i>Phtisica marina</i>	0.34		
<i>Phyllodoce maculata</i>	0.06		
<i>Phyllodoce mucosa</i>	2.20	0.60	
<i>Pinnotheres pisum</i>	0.06		
<i>Poecilochaetus serpens</i>	0.11		
<i>Protodorvillea kefersteini</i>	0.45		
<i>Sabellaria spinulosa</i>	0.06		
<i>Sagartia troglodytes</i>	0.17		
<i>Scalibregma inflatum</i>	0.62		
<i>Spiophanes bombyx</i>	0.06		
<i>Tanaopsis graciloides</i>	0.11		
<i>Terebellides stroemii</i>	1.46		
<i>Tubulanus polymorphus</i>	0.62		

Tableau J.2 – Pourcentage d'abondance relative des phylums pour chacun des faciès et l'ensemble des faciès.

Faciès	Profondeur (cm)	Phylum	Abondance relative (%)
Graviers envasés	0,5	Annelida	38,55 %
		Mollusca	19,98 %
		Arthropoda	16,50 %
		Phoronida	15,74 %
		Nematoda	6,62 %
		Echinodermata	2,39 %
		Nemertea	0,11 %
		Cnidaria	0,11 %
	1,5	Annelida	63,94 %
		Mollusca	13,94 %
		Phoronida	12,50 %
		Arthropoda	4,33 %
		Nematoda	2,40 %
		Nemertea	1,92 %
		Echinodermata	0,96 %
	2,5	Annelida	75,00 %
		Mollusca	11,61 %
		Nemertea	4,46 %
		Echinodermata	3,57 %
		Arthropoda	3,57 %
		Phoronida	0,89 %
		Cnidaria	0,89 %
	3,5	Annelida	84,47 %
		Mollusca	9,71 %
		Phoronida	2,91 %
		Nematoda	1,94 %
		Cnidaria	0,97 %
	4,5	Annelida	94,03 %
		Mollusca	2,24 %
		Phoronida	1,49 %
		Echinodermata	1,49 %
		Nematoda	0,75 %
	6	Annelida	96,93 %
		Mollusca	1,75 %
		Phoronida	0,44 %
		Cnidaria	0,44 %
		Nemertea	0,44 %
	8	Annelida	88,00 %
		Phoronida	10,00 %
		Nematoda	2,00 %
	10	Phoronida	54,55 %
		Annelida	45,45 %

Tableau J.2 – Suite des pourcentage d'abondance relative des phylums pour chacun des faciès et l'ensemble des faciès.

Faciès	Profondeur (cm)	Phylum	Abondance relative (%)
En mélange sur base litée	0,5	Mollusca	62,75 %
		Annelida	26,47 %
		Arthropoda	5,88 %
		Echinodermata	4,90 %
	1,5	Mollusca	56,67 %
		Annelida	40,00 %
		Echinodermata	3,33 %
	2,5	Annelida	61,11 %
		Mollusca	38,89 %
	3,5	Mollusca	56,25 %
		Annelida	43,75 %
	4,5	Mollusca	52,17 %
		Annelida	47,83 %
	6	Mollusca	66,23 %
		Annelida	33,77 %
	8	Annelida	58,82 %
		Mollusca	39,22 %
		Echinodermata	1,96 %
	10	Mollusca	100,00 %
	13,5	Mollusca	80,00 %
		Annelida	20,00 %
Fortement lité	0,5	Mollusca	81,99 %
		Annelida	17,28 %
		Echinodermata	0,37 %
		Nematoda	0,37 %
	1,5	Mollusca	69,23 %
		Annelida	30,77 %
	2,5	Annelida	58,54 %
		Mollusca	41,46 %
	3,5	Annelida	58,82 %
		Mollusca	41,18 %
	4,5	Mollusca	60,71 %
		Annelida	39,29 %
	6	Mollusca	74,07 %
		Annelida	25,93 %
	8	Mollusca	68,97 %
		Annelida	29,31 %
		Echinodermata	1,72 %
	10	Annelida	66,67 %
		Mollusca	33,33 %

Tableau J.3 – Pourcentages relatifs d'abondance de chaque espèce de **POLYCHETES** en fonction de la profondeur et pour chacun des faciès. Les valeurs grisées représente les espèces présentes uniquement à une profondeur pour le faciès concerné. Les espèces en gris-bleu présentes uniquement dans le faciès concerné. Ainsi les espèces avec la combinaison gris-bleu et la valeur grisée sont des espèces qui ont été trouvées à une unique profondeur dans un seul faciès.

Faciès	Espèce	0,5 cm	1,5 cm	2,5 cm	3,5 cm	4,5 cm	6 cm	8 cm	10 cm	13,5 cm
Graviers envasés	<i>Ampharete baltica</i>	66,15 %	18,29 %	6,23 %	5,84 %	3,50 %				
	<i>Aphelochaeta marioni</i>		23,53 %	17,65 %	23,53 %	35,29 %				
	<i>Capitella minima</i>	14,29 %	21,43 %	14,29 %	21,43 %	16,67 %	4,76 %	7,14 %		
	<i>Chaetozone</i>	1,05 %	2,36 %	4,72 %	8,40 %	22,31 %	51,18 %	8,14 %	1,84 %	
	<i>Eteone longa</i>	70,37 %	11,11 %	11,11 %	3,70 %	3,70 %				
	<i>Eunereis longissima</i>				50,00 %		50,00 %			
	<i>Glycinde nordmanni</i>		100,00 %							
	<i>Harmothoe</i>	50,00 %	50,00 %							
	<i>Hilbigneris gracilis</i>	50,00 %	10,71 %	10,71 %	10,71 %	7,14 %	3,57 %	3,57 %	3,57 %	
	<i>Jasmineira elegans</i>			100,00 %						
	<i>Lagis koreni</i>	37,04 %	37,04 %	11,11 %	11,11 %	3,70 %				
	<i>Lanice conchilega</i>	45,00 %	22,50 %	20,00 %	7,50 %	2,50 %		2,50 %		
	<i>Magelona filiformis</i>	33,33 %				33,33 %	33,33 %			
	<i>Melinna palmata</i>	31,48 %	3,70 %	9,26 %	3,70 %	5,56 %	31,48 %	11,11 %	3,70 %	
	<i>Myrianida</i>	100,00 %								
	<i>Nephtys caeca</i>	33,33 %	33,33 %	33,33 %						
	<i>Nephtys kersivalensis</i>			60,00 %		20,00 %	20,00 %			
	<i>Notomastus latericeus</i>		50,00 %			50,00 %				
	<i>Owenia fusiformis</i>	70,00 %	30,00 %							
	<i>Pholoe baltica</i>	59,38 %	21,88 %	9,38 %	9,38 %					
	<i>Phyllodoce maculata</i>	100,00 %								
	<i>Phyllodoce mucosa</i>	51,28 %	20,51 %	12,82 %	10,26 %	2,56 %	2,56 %			
	<i>Poecilochaetus serpens</i>	50,00 %					50,00 %			
	<i>Protodorvillea kefersteini</i>	12,50 %	25,00 %	12,50 %	12,50 %		12,50 %	25,00 %		
	<i>Sabellaria spinulosa</i>	100,00 %								
	<i>Scalibregma inflatum</i>		18,18 %	9,09 %	18,18 %	54,55 %				
	<i>Spiophanes bombyx</i>					100,00 %				

Tableau J.3 – Suite des pourcentages relatifs d'abondance de chaque espèce de **POLYCHETES** en fonction de la profondeur et pour chacun des faciès. Les valeurs grisées représente les espèces présentes uniquement à une profondeur pour le faciès concerné. Les espèces en gris-bleu présentes uniquement dans le faciès concerné. Ainsi les espèces avec la combinaison gris-bleu et la valeur grisée sont des espèces qui ont été trouvées à une unique profondeur dans un seul faciès.

Faciès	Espèce	0,5 cm	1,5 cm	2,5 cm	3,5 cm	4,5 cm	6 cm	8 cm	10 cm	13,5 cm
En mélange sur base litée	<i>Terebellides stroemii</i>	80,77 %	11,54 %	3,85 %	3,85 %					
	<i>Ampharete baltica</i>	66,67 %	33,33 %							
	<i>Chaetozone</i>		3,23 %				12,90 %	80,65 %		3,23 %
	<i>Eunereis longissima</i>									100,00 %
	<i>Lagis koreni</i>	3,70 %	3,70 %	18,52 %	14,81 %	29,63 %	22,22 %	7,41 %		
	<i>Lanice conchilega</i>	60,00 %	10,00 %	30,00 %						
	<i>Magelona filiformis</i>	100,00 %								
	<i>Melinna palmata</i>	100,00 %								
	<i>Nephtys hombergii</i>	22,22 %	11,11 %	22,22 %	11,11 %	11,11 %	11,11 %	11,11 %		
	<i>Notomastus latericeus</i>		100,00 %							
	<i>Owenia fusiformis</i>	16,67 %	20,83 %	4,17 %	4,17 %	8,33 %	41,67 %	4,17 %		
	<i>Pherusa plumosa</i>				100,00 %					
	<i>Pholoe baltica</i>	37,50 %					50,00 %	12,50 %		
	<i>Phyllodoce mucosa</i>		50,00 %				50,00 %			
Fortement lité	<i>Chaetozone</i>				100,00 %					
	<i>Eteone longa</i>			50,00 %			50,00 %			
	<i>Lagis koreni</i>			3,85 %	3,85 %	11,54 %	26,92 %	53,85 %		
	<i>Nephtys hombergii</i>	27,78 %	5,56 %	16,67 %	11,11 %	5,56 %	5,56 %	16,67 %	11,11 %	
	<i>Nephtys kersivalensis</i>	33,33 %	14,81 %	22,22 %	7,41 %	7,41 %	14,81 %			
	<i>Owenia fusiformis</i>	34,33 %	17,91 %	16,42 %	17,91 %	4,48 %	8,96 %			
	<i>Pholoe baltica</i>	47,62 %	23,81 %	4,76 %	4,76 %	9,52 %	9,52 %			

Tableau J.4 – Pourcentages relatifs d'abondance de chaque espèce des **BIVALVES** en fonction de la profondeur et pour chacun des faciès. Les valeurs grisées représente les espèces présentes uniquement à une profondeur pour le faciès concerné. Les espèces en gris-bleu présentes uniquement dans le faciès concerné. Ainsi les espèces avec la combinaison gris-bleu et la valeur grisée sont des espèces qui ont été trouvées à une unique profondeur dans un seul faciès.

Faciès	Espèce	0,5 cm	1,5 cm	2,5 cm	3,5 cm	4,5 cm	6 cm	8 cm	10 cm	13,5 cm
Graviers envasés	<i>Abra alba</i>	81,13 %	15,09 %	3,77 %						
	<i>Asbjornsenia pygmaea</i>	100,00 %								
	<i>Corbula gibba</i>	66,67 %				16,67 %	16,67 %			
	<i>Crepidula fornicata</i>	100,00 %								
	<i>Kurtiella bidentata</i>	11,11 %	22,22 %	11,11 %	33,33 %	5,56 %	16,67 %			
	<i>Lutraria lutraria</i>	38,46 %	38,46 %	15,38 %	7,69 %					
	<i>Mytilus edulis</i>	92,92 %	4,42 %	1,77 %	0,88 %					
	<i>Nucula nitidosa</i>	66,67 %	33,33 %							
	<i>Pandora inaequalvis</i>	100,00 %								
En mélange sur base litée	<i>Phaxas pellucidus</i>	50,00 %	19,23 %	19,23 %	7,69 %	3,85 %				
	<i>Abra alba</i>	77,97 %	15,25 %	6,78 %						
	<i>Kurtiella bidentata</i>	1,77 %		1,77 %	7,96 %	10,62 %	45,13 %	17,70 %	7,96 %	7,08 %
	<i>Limecola balthica</i>	50,00 %	50,00 %							
	<i>Lutraria lutraria</i>	100,00 %								
	<i>Mytilus edulis</i>	100,00 %								
Fortement lité	<i>Nucula nitidosa</i>	60,00 %	35,00 %	5,00 %						
	<i>Abra alba</i>	67,84 %	16,96 %	3,51 %	4,68 %	4,68 %	2,34 %			
	<i>Donax vittatus</i>	100,00 %								
	<i>Ensis</i>						100,00 %			
	<i>Fabulina fabula</i>	44,44 %	27,78 %	5,56 %	2,78 %	5,56 %	8,33 %	5,56 %		
	<i>Kurtiella bidentata</i>	13,08 %	5,38 %	5,38 %	3,08 %	4,62 %	39,23 %	29,23 %		
	<i>Limecola balthica</i>	42,86 %	42,86 %				14,29 %			
	<i>Mactra stultorum</i>	71,43 %	14,29 %						14,29 %	
	<i>Modiolula phaseolina</i>		50,00 %			50,00 %				
	<i>Nucula nitidosa</i>	70,00 %	10,00 %	20,00 %						
	<i>Parvicardium scabrum</i>	96,67 %	3,33 %							
	<i>Phaxas pellucidus</i>				100,00 %					

Résumé :

La sédimentologie de l'estuaire de la baie de Seine orientale se caractérise par une complexité de structures sédimentaires favorisant les hétérogénéités spatiales et verticales. Ce système fortement variable implique des relations macrofaune benthique - sédiments complexes qui n'ont cependant pas été précisément définies. Une nouvelle approche pour l'étude de ces relations a combiné prélèvements *in situ* et expérimentations en mésocosmes à l'échelle réduite de l'individu. La dimension tridimensionnelle du sédiment a été prise en compte afin de caractériser la distribution verticale de la macrofaune en présence de sédiments hétérométriques. Couplées à des analyses de volumes de vie par CAT-Scan, 98 % de la macrofaune étudiée se situe dans les dix premiers centimètres de sédiment avec la présence de deux pics d'abondance, en surface entre 0 et 2 cm de profondeur et entre 5 et 7 cm de profondeur. Cette forte abondance entre 5 et 7 cm concerne principalement deux espèces, le bivalve *Kurtiella bidentata* et les polychètes *Chaetozone* spp. représentant 80 % de l'abondance à cette profondeur. Cette forte abondance entre 5 et 7 cm n'a toutefois pas pu être expliquée. L'approche expérimentale a mis en évidence le potentiel de remaniement sédimentaire du polychète *Lagis koreni* et sa grande capacité à déstructurer une colonne sédimentaire, pouvant être reliée aux observations des prélèvements *in situ*. Ce travail préliminaire a montré le potentiel des méthodologies employées et les résultats suggèrent l'approfondissement de la méthodologie.

Mots clés : Sédiments hétérométriques, Relation faune-sédiment, Distribution verticale, CAT-Scan, Remaniement sédimentaire

Heterometric sediment and benthic micro-habitat : *In situ* and experimental approaches

Abstract :

The eastern Bay of Seine is characterized by complex sediment structures with high spatial and vertical heterogeneities. Its variability involves complex animal-sediment relationships that remains unclear. A new approach based on the individual scale combines *in situ* sampling with experiments. The macrofauna vertical distribution and quantification of biogenic structures have shown the main concentration of the fauna in the first 10 cm of depth, such as 98 % of the total abundance. Two abundance peaks have been observed : the first close to the surface between 0 and 2 cm deep and the other one between 5 to 7 cm, mainly due to two species, *Kurtiella bidentata* and *Chaetozone* spp. representing almost 80 % of the abundance from 5 to 7 cm. Their presence within this depth is still unknown. Experiments have shown the great sediment reworking skill of the worm *Lagis koreni* and its ability to destroy the sediment structure, which can be linked to the *in situ* samples. This preliminary work has shown great potential that supports us for further studies.

Key words : Heterometric sediment, Animal-sediment relationships, Vertical distribution, CAT-Scan, sediment reworking