

UNIVERSITE DE LILLE 1 SCIENCES ET TECHNOLOGIES

UMR 8187 LOG Laboratoire d'Océanologie et de Géosciences

ECOLE DOCTORALE: Sciences de la Matière, du Rayonnement et de l'Environnement

THESE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE LILLE 1

Discipline : Géosciences, Ecologie, Paléontologie, Océanographie

Par

Olivier GLIPPA

**Rôle des œufs de résistance dans la dynamique des
populations des principales espèces de copépodes
calanoïdes : Cas de l'estuaire de la Seine**

Soutenance publique le 04 avril 2011 devant le jury composé de :

Pr. Genuario BELMONTE	Univ. de Salento, Italie	Rapporteur
Pr. Michèle TACKX	Univ. Paul Sabatier, Toulouse III	Rapporteur
Pr. Victor ALEKSEEV	Univ. de St Petersburg, Russie	Examineur
Pr. Sami SOUISSI	Univ. de Lille 1	Directeur de thèse
Dr. Lionel DENIS	Univ. de Lille 1	Co-directeur de thèse
Dr. Sandric LESOURD	Univ. du Littoral	Co-directeur de thèse
Pr. Baghdad OUDDANE	Univ. de Lille 1	Invité

Remerciements

Au terme d'un peu plus de trois années réalisées au sein du Laboratoire d'Océanologie de Géosciences (LOG), de la Station Marine de Wimereux et de la Maison de la Recherche en environnement, je tiens à remercier les différents directeurs de m'avoir accueilli au sein de leur structure, Dr. François Schmitt, Jean-Marie Dewarumez puis Pr. Sébastien Lefevre et Pr. Rachid Amara.

Mes remerciements viennent ensuite à mes directeurs de thèse.

Merci au Pr. Sami Souissi de m'avoir accueilli au sein de son équipe la première fois lors de mon master, puis lors de cette thèse. Je le remercie tout particulièrement pour l'autonomie qu'il a su me laisser au cours de ces trois années, pour l'expérience et l'ensemble des connaissances pluridisciplinaires que j'ai pu acquérir au cours de cette thèse et pour m'avoir permis de participer à des congrès scientifiques ainsi qu'aux diverses missions océanographiques.

Merci également au Dr. Lionel Denis d'avoir accepté de codiriger ce travail. Merci de m'avoir fait redécouvrir le monde des électrodes. J'espère qu'il sera possible dans un futur de retenter l'expérience de la nanorespiration. Je tiens également à te remercier pour ton écoute et tes nombreux conseils qui m'ont permis d'avancer dans les moments de "stagnation" de ma thèse.

Enfin, Merci au Dr. Sandric Lesourd qui m'a fait découvrir tout au long de cette thèse la bonne vasouille de l'estuaire de la Seine ; j'espère que ce n'est pas fini... Je te remercie de ta motivation à toute épreuve pour aller échantillonner et nager dans la vase, afin que je trouve mes premiers œufs.

Dans la phase finale de rédaction, je vous remercie pour l'ensemble des corrections apportées à ce manuscrit et notamment aux "QCG" (hein Sandric!!), qui je l'espère m'ont permis de clarifier plus d'un point.

Je tiens ensuite à remercier les personnes qui ont accepté de participer à mon jury de thèse: Pr. Michèle Tackx, Pr. Genuario Belmonte et Pr. Baghdad Ouddane.

Un grand merci au Pr. Victor Alekseev, venu à maintes reprises à la station pour discuter "Resting eggs", ainsi que pour mettre en place le système d'induction. Je tiens à vous remercier pour les nombreuses discussions bénéfiques qui m'ont permis de nombreuses fois de m'aiguiller dans les différentes voies que pouvaient prendre ce travail. Очень Спасибо

Ce travail de doctorat ne pourrait se faire tout seul, alors merci à:

- Dominique Menu, Didier Barras, Michel Priem et Thierry Carron, qui ont toujours été là pour : la réalisation du système d'induction, la préparation et la fabrication express de matériels divers, ou même pour aller à la pêche aux copépodes.

- Philippe Notez pour avoir plus d'une fois résolu bien des problèmes d'ordinateur.

- Laurence Dauvin, Evelyne Termote, Katia Butelle, Marie-Andrée Janquin, Christine Bourre, Josette Courtens et Christelle Glardon pour votre gentillesse et votre écoute.

- Eric Lecuyer, d'avoir préparé le matériel pour les nombreuses missions ZOOTRANS et surtout merci de m'avoir accompagné pour les croisières en Seine et ces escales à Caudebec-en-Caux.

- Vincent Sipka, constructeur officiel de pack de piles pour ADCP...

Je remercie les équipages des navires océanographiques Côtes de la Manche et Côtes d'Aquitaine pour leur disponibilité et leur gentillesse tout au long de ces 11 missions.

Je remercie également tous ceux qui ont embarqué avec nous : Benoît et Teddy (Le Havre), Fred et Fred, Robert, Jean Louis et Claudine (Toulouse), l'équipe Wimereusienne qui s'est succédée : Sofiane, François Gaël, Gaël, Delphine (un grand merci pour les comptages 2008), Anissa, David, Tanguy, Mathieu, Emilien, Fernando et Tahina. Merci à tous pour ces bons moments que ce soit à terre ou sur l'eau.

"Sans eux, je n'aurai pu résister" (Drs Rombouts & Goberville, 2009): Merci à mes chers collègues de bureau (;-) et amis) d'avoir supporté au début les: "Il est où Olivier???" Et d'avoir instauré cette "roue de localisation" : choix 1 Lab MREN choix 2: Lab SMW, choix 3: En mission, choix 4 : Dans son lit. Bref c'est un plaisir d'avoir partagé ces trois années avec vous....

Un grand merci aussi aux collègues et amis : Sylvain (nouveau collègue de bureau et docteur), Benji (reparti dans son Mexique natal, t'as toujours ton billet de retour pour la

France...), Monie (Miss Boujoux boujoux ;-)), Stella (ambassadrice du Pas de calais exilé a Caen, sniff), Céline, pour les pauses piafs matinales très instructives : merci à Mik et Christophe, Moana, Sandrine, David, Anissa, Sylvie puis tous les "copépotes" : Damien, Pef, Mathieu, Tanguy, Emilien, Tahina.

Je tiens également à remercier mes parents, mon frère pour leur présence et leur soutien à toute épreuve, malgré les coucous moins fréquents ces derniers mois... Merci Virgie pour tes corrections et ton énergie positive (la prochaine c'est la tienne et c'est moi qui aurait le rôle de correcteur ;-)))

Enfin, je tiens à remercier celles qui partagent ma vie, à savoir Darla pour ses ronrons apaisants, mais surtout Sophie qui a été ces derniers temps un vrai soutien. Merci de tout cœur pour le réconfort que tu as su m'apporter dans les nombreux moments de doutes, pour ta patience et les nombreuses relectures.

Merci également à tous ceux que j'aurai pu oublier

On recommence cette aventure ? ;-)

Résumé

Les systèmes estuariens, en raison des différentes interactions qui y ont lieu sont des écosystèmes extrêmement complexes qui nécessitent une approche multidisciplinaire pour les étudier. Ce travail de thèse a eu pour objectif d'étudier, pour la première fois dans un estuaire macrotidal, le rôle des œufs de résistance dans la dynamique de population des principales espèces de copépodes de l'estuaire de la Seine, en relation avec leur dynamique saisonnière ainsi que les processus hydro-sédimentaires. Il a d'abord fallu identifier les zones où se trouvaient ces œufs, puis mettre en place un protocole d'étude adéquat pour le suivi de la variation saisonnière de l'abondance des œufs de résistance benthiques. Cela a été établi à partir de l'extraction des œufs des couches sédimentaires, et de leur incubation à différentes températures afin d'identifier la nature de ces œufs. La variation saisonnière de l'abondance des principales espèces de copépodes de l'estuaire de la Seine a également été étudiée afin de mettre en relation le compartiment pélagique et le compartiment benthique. Finalement, une approche expérimentale a été développée afin d'induire la production d'œufs de diapause chez *Eurytemora affinis*, copépode calanoïde majoritaire de l'estuaire de la Seine.

Les abondances en œufs de résistance benthiques relevées au cours de cette étude (de l'ordre de 10^5 à 10^7 œufs.m⁻³) présentent un maximum vers la fin de l'été et de l'automne, suggérant que ces espèces produisent des formes de résistance en prévision de conditions hivernales défavorables. Les résultats indiquent que dans l'estuaire de la Seine, au moins trois espèces de copépodes calanoïdes produisent des œufs de résistance, c'est-à-dire *Temora longicornis*, *Acartia* spp. et *Eurytemora affinis*. En effet, des éclosions ont été observées pour chacune de ces trois espèces avec un maximum pour les sédiments prélevés en février suggérant l'importance de la réalisation d'une période réfractaire avant un recrutement printanier. Bien que le succès d'éclosion moyen soit faible (4 %), les taux d'émergences calculés peuvent être considérables ($\approx 600\,000$ nauplii.m⁻³.mois⁻¹) et constituer une source importante de recrutement pour les populations des principales espèces de copépodes calanoïdes. L'approche expérimentale a révélé que la production d'œufs de diapause chez l'espèce clef de l'estuaire de la Seine, *E. affinis* pouvait être induite par des jours courts, mais que la photopériode n'était sans doute pas le seul facteur responsable de l'entrée en dormance, et que l'étude d'autres facteurs tels que la surpopulation, la présence de prédateurs, etc. doit être pris en compte dans le futur.

Mots clés : Œufs de résistance, Copépodes calanoïdes, Estuaire de la Seine, Variation saisonnière, Abondance, Succès d'éclosion

Abstract

The study of estuarine systems, highly complex, requires a multidisciplinary approach. The aim of this thesis was to investigate for the first time, in a macrotidal estuary, the role of resting eggs in the population dynamics of the main copepod species in the Seine estuary in relation to their seasonal patterns and hydro-sedimentary processes. It was first necessary to identify where to find the eggs, and then develop a study protocol to monitor the seasonal abundance of benthic resting eggs. This objective was reached by the extraction of eggs from sediment layers, and their incubation at different temperatures to identify the nature of these eggs. The seasonal variation in abundance of key species of copepods in the estuary of the Seine was also studied in order to establish a link between the benthic and pelagic compartments. Finally, an experimental approach was developed to study the induction of diapause eggs in the main calanoid copepod, *Eurytemora affinis*, of the Seine estuary.

The abundances of benthic resting eggs found during this study (about 10^5 to 10^7 eggs.m⁻³) exhibit a maximum around the end of the summer and during fall, suggesting that copepod species produce resting eggs in prevision of adverse winter conditions. The results indicate that in the Seine estuary, at least three species of calanoid copepods produce resting eggs, i.e., *Temora longicornis*, *Acartia* spp. and *Eurytemora affinis*. Indeed, hatching have been observed for each of these three species with a maximum for eggs collected in February, suggesting the importance of achieving a refractory period before spring recruitment. Although the average hatching success is low (4%), the estimated emergence rates can be considerable ($\approx 600\,000$ nauplii.m⁻³.month⁻¹) and could contribute significantly to the recruitment of the main calanoid copepod populations. The experimental approach has revealed that the production of diapause eggs in the key species to the Seine estuary, *E. affinis* could be induced by short days, but photoperiod was probably not the only factor responsible for the induction of dormancy ; therefore study of other factors such as overcrowding, presence of predators, should be considered in future studies.

Key words : Resting eggs, Calanoid copepods, Seine estuary, Seasonal variation, Abundance, Hatching success



Laboratoire d'océanologie et de Géoscience

CNRS UMR 8187 LOG

Station Marine de Wimereux – Maison de la Recherche en Environnement Naturel

28-32 Avenue Foch

62930 Wimereux

France

Liste des Figures

CHAPITRE 1

- Figure 1.1 :** Photographies de copépodes appartenant à l'ordre des Calanoïdes (A: *Acartia* sp.), des Harpacticoïdes (B : *Euterpina acutifrons*) et Cyclopoïdes (C : *Cyclops vicinus*). La flèche indique la furca semblable à une « rame ». 11
- Figure 1.2 :** Détails du cycle de vie d'un copépode calanoïde. *Ni* correspond aux différents états de développement du stade Nauplii, *Ci* aux différents états de développement du stade Copépodites ou juvéniles (dessin d'après Katona, 1971 et modifié par Souissi S.) 13
- Figure 1.3 :** Distribution à l'échelle européenne des sites (marins et saumâtres) où des œufs de résistance de copépodes calanoïdes ont été trouvés (cf. références dans le tableau 1.2). 15
- Figure 1.4 :** Photographies d'œuf soudain (A) et d'œuf de diapause (B) chez *Acartia steueri* (d'après Onoue et al., 2004). 17
- Figure 1.5 :** Différences au niveau histologique entre un œuf soudain et un œuf de diapause chez *Anomalocera patersoni*. Coupes histologiques d'un œuf soudain (A) et d'un œuf de diapause (B). Paroi mince de l'œuf soudain (C) montrant la couche vitelline extérieure (vc) couvrant la membrane plasmique (pm). Paroi épaisse de l'œuf de diapause (D) constituée de la membrane plasmique, d'un chorion à 4 couches (ch), d'une épaisse couche homogène et d'une mince pellicule ultrapériphérique « soulevée » des autres (d'après Ianora et Santella, 1991). 18

CHAPITRE 2

- Figure 2.1 :** Bassin versant de la Seine comprenant le bassin versant intra-estuarien (zone bleutée) d'une superficie de 11 780 km² (Modifiée d'après NordNordWest, Wikimedia Commons). 28
- Figure 2.2 :** Débits moyens annuels de la Seine au barrage de Poses durant la période 2000-2010 (Données Seine Aval)..... 29
- Figure 2.3 :** Positions extrêmes du bouchon vaseux, en vives eaux (D'après les données du SAUM (Schémas d'Aptitude et d'Utilisation de la Mer, Avoine, 1981) a : situation d'étiage, b : situation de crue. Les cartes montrent la position de la masse d'eau dont la concentration est supérieure à 1 g.l⁻¹ (Lesourd, 2000). 30
- Figure 2.4 :** Localisation géographique de l'estuaire de la Seine et de ses différents secteurs. Les stations échantillonnées sont également représentées (Carte adaptée d'après Lesourd, 2000). 33
- Figure 2.5 :** Localisation des stations échantillonnées en zone intertidale. Les coordonnées géographiques ainsi que les dates d'échantillonnages sont précisées en Annexe 1-Tableau..... 34
- Figure 2.6 :** Localisation des stations échantillonnées au cours de la mise en place de la stratégie d'échantillonnage pour le suivi annuel en zone subtidale. Les coordonnées géographiques ainsi que les dates d'échantillonnages sont précisées en Annexe 1-Tableau 2. Les zones cerclées correspondent aux stations choisies pour le suivi temporel de l'abondance des œufs de résistance dans les sédiments de 5 stations. 35

Figure 2.7 : Localisation des stations A, B, C, D et E échantillonnées durant le suivi annuel de la distribution des œufs de résistance de copépodes en zone subtidale. Les coordonnées géographiques ainsi que les dates d'échantillonnages sont précisées en Annexe 1-Tableau 3. 35

Figure 2.8 : Localisation des stations échantillonnées à l'embouchure de la Seine. Les coordonnées géographiques ainsi que les dates d'échantillonnages sont précisées en Annexe 1-Tableau 4. 35

Figure 2.9 : Photographies des engins de prélèvements du sédiment (a et b : Carottier Reineck ; c et d : benne Shipeck) utilisés au cours des campagnes ZOOTRANS. 37

Figure 2.10 : Méthodologie employée pour la description des faciès sédimentaires. A : Photographie de la carotte à l'ouverture ; B : Description des structures sédimentaires ; C : Représentation des différentes structures sédimentaires ; D : Schématisation des types sédimentaires en fonction de leur âge relatif. 39

Figure 2.11 : Photographies du dispositif embarqué pour la mesure des microprofils d'oxygène (Photos: Lionel Denis). 41

Figure 2.12 : Photographies des appareils de mesure. A : Sonde CTD Seabird 25 sur laquelle est attachée la bouteille Niskin 5L ; B : Vue de la sonde ADCP déployée à l'arrière du bateau, permettant de mesurer la vitesse du courant sur toute la colonne d'eau ; C : Vue de la tête de la sonde ADCP. 43

Figure 2.13 : Protocole d'incubation des œufs permettant de mettre en évidence les œufs quiescents et de diapause.* quiescents évoque également des œufs de diapause qui auraient déjà achevé leur phase réfractaire au moment de l'échantillonnage. 49

CHAPITRE 3

Figure 3.1 : A : Cartographie de la zone échantillonnée. B : Vue satellitaire de la zone où les stations R1 et R2 ont été échantillonnées. B1, B2, C et D : Description des faciès sédimentaires pour les stations R1, R2, R3 et R4. 54

Figure 3.2 : Profils verticaux de la concentration en oxygène dans les sédiments superficiels (5 premiers millimètres) pour chacune des 4 stations échantillonnées. Les différentes courbes correspondent aux différents répliquats retenus sur chacune des stations (6 pour les stations R1 et R3, 4 pour les stations R2 et R4). 55

Figure 3.3 : Profils verticaux de l'abondance (A) des œufs de résistance de copépodes dans les 5 centimètres superficiels, ainsi que le succès d'éclosion (B) observé après 11 jours d'incubation (succès d'éclosion calculé à partir de l'incubation d'une trentaine d'œufs par couche et par station). Les losanges, carrés, triangles et cercles indiquent respectivement les stations R1, R2, R3 et R4. 56

Figure 3.4 : Profils verticaux de l'abondance (A) des œufs de résistance de copépodes dans les 10 centimètres superficiels, ainsi que le succès d'éclosion (B) observé après 25 jours d'incubation (succès d'éclosion calculé à partir de l'intégralité des œufs présents dans la couche sédimentaire). Les losanges, carrés, triangles et cercles indiquent respectivement les stations R1, R2, R3 et R4. Ils correspondent aux répliquats de carottes échantillonnées en mars 2008 et conservés durant 2 ans à 4-5°C. 57

Figure 3.5 : Photographies des différentes espèces de copépodes calanoïdes (a, b, c et d) et de cladocères marins (e et f) rencontrées dans l'incubation de la crème de vase. a et b : N1 et N2 d'*Eurytemora affinis* ; c et d : N1 et N2 de *Temora longicornis* ; e : *Podon* sp. ; f : *Evadne* sp. Les flèches indiquent les soies caractéristiques du stade de développement et/ou de l'espèce. 58

Figure 3.6 : A : Cartographie de la zone échantillonnée. B et C : Vues satellitaires de la vasière nord où la carotte longue VAJ2 a été prélevée. D : Description des faciès sédimentaires pour la carotte longue VAJ2, et identification des 10 couches échantillonnées pour la recherche des œufs de résistance.....	59
Figure 3.7 : Distribution de la taille des particules pour chacune des couches sédimentaires de la station VAJ2.	60
Figure 3.8 : Profils verticaux de l'abondance (A) des œufs de résistance de copépodes dans les 104 premiers centimètres, ainsi que le succès d'éclosion (B) observé après 60 jours d'incubation (succès d'éclosion calculé à partir de l'intégralité des œufs présents dans l'échantillon analysé). Les histogrammes représentent le nombre d'éclosions pour <i>Eurytemora affinis</i> (hachuré) et pour <i>Temora longicornis</i> (grisé) survenu dans chacune des couches après 60 jours d'incubations.	61
Figure 3.9 : Représentation schématique de la classification des abondances en œufs de résistance pour le domaine intertidal. Entre chaque groupe, il existe des différences significatives (test t ; $p < 0,05$) tandis qu'au sein du groupe central, aucune différence significative n'a été trouvée entre les stations (test t ; $p > 0,05$).	62
Figure 3.10 : A : Cartographie de la zone échantillonnée. B et C : Description des faciès sédimentaires pour les stations échantillonnées à l'aide du carottier Reineck.	63
Figure 3.11 : Distribution de la taille des particules pour chacune des couches de la station C1.	64
Figure 3.12 : Granulométrie de la troisième couche de la station C1 (A), et granulométrie moyenne de la station C2 (B).....	64
Figure 3.13 : Profils verticaux de l'abondance des œufs de résistance de copépodes calanoïdes dans les sédiments des stations C1 (A) et C2 (B), ainsi que le succès d'éclosion (C et D) observé après 28 jours d'incubations (succès d'éclosion calculé à partir d'un maximum de 30 œufs par couche). Les histogrammes représentent le nombre d'éclosion pour chacune des couches sédimentaires pendant toute la durée de l'incubation (28 jours).....	65
Figure 3.14 : Abondance en œufs de résistance calculée à partir des prélèvements échantillonnés a la benne Shipeck. Les points représentent le succès d'éclosion pour chacune des stations (succès d'éclosion calculé à partir d'un maximum de 30 œufs).	66
Figure 3.15 : Cartographie de la zone échantillonnée et profils verticaux de l'abondance des œufs de résistance de copépodes calanoïdes dans les sédiments des stations 106, 116, 131, 165, 221, 231 et 238.	68
Figure 3.16 : Nombre de nauplii éclos pour chacune des stations après l'incubation de l'intégralité de la carotte pendant 45 jours. Les différentes espèces déterminées sont représentées par une couleur différente.	69
Figure 3.17 : Cartographie de la zone échantillonnée et description des faciès sédimentaires.	70
Figure 3.18 : Schématisation des types sédimentaires en fonction de leur âge relatif.	71
Figure 3.19 : Distribution de la taille des particules pour chacune des 5 stations et chacune de leurs couches. ...	71
Figure 3.20 : Profils verticaux de la concentration moyenne en oxygène dans les sédiments superficiels des stations A à E.	72
Figure 3.21 : Profils verticaux de l'abondance des œufs de résistance de copépodes dans les 10 premiers centimètres de sédiment. Les cercles, triangles et carré indiquent les 3 différents réplicats. Une représentation des différents types de sédiments a été ajoutée pour chacune des stations.	73

Figure 3.22 : Profils verticaux de l'abondance des œufs de résistance de copépodes dans les 10 premiers centimètres, après un stockage des sédiments pendant onze mois à basse température. Une représentation des différents types de sédiments a été ajoutée pour chacune des stations. 74

Figure 3.23 : Succès d'éclosion observés après 14 jours d'incubations (succès d'éclosion calculé à partir de l'intégralité des œufs présent dans la couche sédimentaire). Les histogrammes représentent le nombre d'éclosion pour chacune des couches sédimentaires pendant toute la durée de l'incubation (14 jours). 75

Figure 3.24 : Représentation schématique des la classification des abondances en œufs de résistance pour le domaine subtidal. Au sein de chaque groupe, aucune différence significative n'a été trouvée (test t ; $p < 0,05$). 77

Figure 3.25 : Localisation des stations échantillonnées dans le cadre de l'étude exploratoire. 78

CHAPITRE 4

Figure 4.1 : Historique des débits liquides journaliers enregistrés au barrage de Poses durant la période 2008-2009. Les étoiles rouges représentent les dates des différentes campagnes de prélèvements (Source : Seine-Aval). 87

Figure 4.2 : Températures mensuelles moyennes (\pm Ecart-type) pour la période 2000 à 2007 au niveau de Tancarville (cercle vide) (Source : Agence de l'eau Seine Normandie). Les points noirs indiquent les températures relevées au cours des campagnes 2008 au niveau du pont de Normandie ; les croix noires indiquent celles relevées au cours des campagnes 2009. La ligne en pointillés indique la durée d'éclairement (en heures) au niveau du Havre (Source : <http://ptaff.ca/soleil>). 88

Figure 4.3 : Evolution des faciès sédimentaires à la station A entre le 08 juillet 2008 et le 27 juin 2009. 91

Figure 4.4 : Evolution des faciès sédimentaires à la station B entre le 08 juillet 2008 et le 27 juin 2009. 91

Figure 4.5 : Evolution des faciès sédimentaires à la station C entre le 08 juillet 2008 et le 27 juin 2009. 93

Figure 4.6 : Evolution des faciès sédimentaires à la station D entre le 08 juillet 2008 et le 27 juin 2009. 94

Figure 4.7 : Evolution des faciès sédimentaires à la station E entre le 08 juillet 2008 et le 27 juin 2009. 95

Figure 4.8 : Représentation schématique des différentes couches sédimentaires pour les 5 stations (A, B, C, D et E) de l'estuaire de la Seine au cours des 6 campagnes de prélèvements (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009). Interprétation d'après description et photographies. L'ordre de grandeur de l'âge relatif de ces dépôts est indiqué entre parenthèses. 97

Figure 4.9 : Distribution de la taille des grains pour chacune des couches (I, II et III) des 5 stations au cours des 6 campagnes de prélèvement. 98

Figure 4.10 : Evolution de la porosité moyenne (+ Ecart-type) sur le premier centimètre de sédiment des stations A, B, C, D et E au cours du suivi saisonnier 2008-2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009). ... 99

Figure 4.11 : Microprofils des concentrations en oxygène dans les sédiments superficiels de la station A au cours du suivi saisonnier 2008-2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009). Les différentes courbes représentent les différents réplicats réalisés durant chaque campagne. 100

- Figure 4.12 :** Evolution de la demande benthique moyenne en oxygène (+ Ecart-type) à l'interface eau-sédiment des stations A, B, C, D et E au cours du suivi saisonnier 2008-2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009). 101
- Figure 4.13 :** Représentation schématique de la classification des abondances en œufs de résistance des plus élevées au plus faibles. Les différences significatives (test t ; $p < 10^{-3}$) existent entre chacun des groupes. ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009. 103
- Figure 4.14 :** En haut : Evolution saisonnière de la densité d'*Eurytemora affinis*, selon le stade de développement (N1-N6, C1-C4, C5 Mâles et Femelles, Adultes Mâles et Adultes Femelles), la profondeur (Surface: A, C et E ; Fond: B, D et F), et la salinité de la masse d'eau (oligohaline : A et B ; mésohaline : C et D ; polyhaline : E et F) au cours de la période 2008-2009 à la station Pont de Normandie. En bas : Evolution de la structure la population d'*Eurytemora affinis* entre le mois de juin 2008 et le mois de juin 2009..... 111
- Figure 4.15 :** En haut : Evolution saisonnière de la densité d'Acartidés, selon le stade de développement (N1-N6, C1-C4, C5 Mâles et Femelles, Adultes Mâles et Adultes Femelles), la profondeur (Surface: A, C et E ; Fond: B, D et F), et la salinité de la masse d'eau (oligohaline : A et B ; mésohaline : C et D ; polyhaline : E et F) au cours de la période 2008-2009 à la station Pont de Normandie. En bas : Evolution de la structure la population d'Acartidés entre le mois de juin 2008 et le mois de juin 2009. 112
- Figure 4.16 :** En haut : Evolution saisonnière de la densité de *Temora longicornis*, selon le stade de développement (N1-N6, C1-C4, C5 Mâles et Femelles, Adultes Mâles et Adultes Femelles), la profondeur (Surface: A, C et E ; Fond: B, D et F), et la salinité de la masse d'eau (oligohaline : A et B ; mésohaline : C et D ; polyhaline : E et F) au cours de la période 2008-2009 à la station Pont de Normandie. En bas : Evolution de la structure la population de *Temora longicornis* entre le mois de juin 2008 et le mois de juin 2009. 114

CHAPITRE 5

- Figure 5.1 :** Descriptif du système d'induction de la diapause par la photopériode (A) constitué de 6 " chambres " dont la photopériode est contrôlée au niveau de l'armoire électrique (B). Cette partie contient un disjoncteur, le transformateur 230V/6V et 5 programmeurs horaires pour déterminer la durée d'éclairage ; C : Zoom sur l'intérieur d'une des " chambres " où l'on peut voir le système d'éclairage muni de 2 diodes électroluminescentes (D), et d'une arrivée d'air. 133
- Figure 5.2:** Pourcentage des différents types d'œufs (soudains, diapause, viables (non éclos) et vides) pour les différentes photopériodes testées à 12 °C (A) et 16 °C (B). Pour chacune des conditions photopériodiques, le premier histogramme (a) correspond à la première ponte, et le second (b) à la seconde ponte chez *Eurytemora affinis*. Les zones cerclées de rouge correspondent au pourcentage d'œufs de diapause. 139

Liste des Tableaux

CHAPITRE 1

Tableau 1.1 : États physiologiques des organismes basés sur les niveaux métaboliques et sur la cause de l'arrêt des fonctions vitales (d'après Alekseev et al., 2007). 11

Tableau 1.2 : Espèces de copépodes calanoïdes des eaux marines et saumâtres européennes identifiées comme produisant des œufs de résistance. 16

CHAPITRE 3

Tableau 3.1 : Abondance (\pm Ecart-type) observée sur les 10 premiers centimètres de sédiment échantillonné dans le cadre de l'étude spatiale. n indique le nombre d'échantillons utilisé. * la valeur a été calculée à partir des 2 premières couches (0-7 et 7-15 cm). 62

Tableau 3.2 : Succès d'éclosion pour chaque couche (I: dépôt récent, II: dépôt sub-récent, III: dépôt ancien), immédiatement après extraction, après un mois et onze mois de stockage à 4-5°C. (-) indique l'absence de données. 76

Tableau 3.3 : Abondance (\pm Ecart-type) observée sur les 10 premiers centimètres de sédiment échantillonné dans le cadre de l'étude spatiale. n indique le nombre d'échantillons utilisé. 77

Tableau 3.4 : Valeurs d'abondances en œufs de copépodes calanoïdes relevées sur différents sites. 79

CHAPITRE 4

Tableau 4.1 : Différents paramètres environnementaux rencontrés dans la zone d'étude au cours des 6 campagnes de prélèvements (coefficients de marée, V max : vitesse maximale du courant à 10 cm au dessus du fond, températures moyennes (\pm Ecart-type) de la colonne d'eau, concentrations moyennes (\pm Ecart-type) en chlorophylle a et en matière en suspension). (-) pas de données..... 89

Tableau 4.2 : Evolution saisonnière de l'abondance en œufs de résistance de copépodes calanoïdes ($\times 10^7$ œufs.m⁻³) dans les trois types de couches sédimentaires (I : dépôt récent, II : dépôt sub-récent, III : dépôt ancien) au niveau de cinq stations (A, B, C, D et E) dans l'estuaire de la Seine. ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009. Chaque valeur indique la moyenne (\pm Ecart-type) calculée sur trois répliqués. (-) aucune donnée n'est présente pour cette couche sédimentaire ou couche sédimentaire absente..... 103

Tableau 4.3 : Succès d'éclosion moyen (\pm Ecart-type) pour chaque couche (I : dépôt récent, II : dépôt sub-récent, III : dépôt ancien), immédiatement après extraction, après un mois et x mois (* 11 mois, ** 4 mois) de stockage à 4-5 °C observé à partir des sédiments prélevés en juillet 2008 (ZOOT2), septembre 2008 (ZOOT3), novembre 2008 (ZOOT4), février 2009 (ZOOT5), avril 2009 (ZOOT6), et juin 2009 (ZOOT7). (-) indique l'absence de données. 104

Tableau 4.4 : Succès d'éclosion moyen (\pm Ecart-type) observé au cours des différentes campagnes (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009.) (* 11 mois, ** 4 mois à basse température). 107

Tableau 4.5 : Nombre d'éclosions et identification des nauplii observés pour l'ensemble des couches sédimentaires, des réplicats et des stations, immédiatement après extraction après un mois ou plusieurs mois à basse température (4-5 °C) (* après onze mois ** après quatre mois)..... 108

Tableau 4.6 : Taux d'émergence calculé à partir des œufs de diapause pour l'espèce *Temora longicornis* (Nombre de nauplii.m⁻³.mois⁻¹). Le nombre de nauplii éclos est celui obtenu après le passage des œufs un mois ou plusieurs mois (* : onze et ** : 4 mois) à basse température (4-5 °C). La date d'échantillonnage, le volume total de sédiment incubé, ainsi que le nombre d'œufs extraits et le nombre de nauplii éclos sont aussi mentionnés. 123

Tableau 4.7 : Taux d'émergence calculé à partir des œufs de diapause pour les Acartidés (Nombre de nauplii.m⁻³.mois⁻¹). Le nombre de nauplii éclos est celui obtenu après le passage des œufs un mois ou plusieurs mois (* : onze et ** : 4 mois) à basse température (4-5 °C). Est indiqué la date d'échantillonnage, le volume total de sédiment incubé, ainsi que le nombre d'œufs extraits et le nombre de nauplii éclos. 125

Tableau 4.8 : Taux d'émergence calculé à partir des œufs de diapause pour le complexe d'espèce *Eurytemora affinis*. (Nombre de nauplii.m⁻³.mois⁻¹). Le nombre de nauplii éclos est celui obtenu après le passage des œufs un mois ou plusieurs mois (* : onze et ** : 4 mois) à basse température (4-5 °C). Est indiqué la date d'échantillonnage, le volume total de sédiment incubé, ainsi que le nombre d'œufs extraits et le nombre de nauplii éclos. 127

CHAPITRE 5

Tableau 5.1 : Nombre d'œufs soudains (S), de diapause (D), non viables (Non) et pleins mais non éclos (Pne) obtenus par les femelles élevées à partir du stade nauplii (N1-N3) sous 2 températures (12 et 16 °C) et 6 photopériodes. Le nombre d'œufs a été compté après la première et la seconde ponte. Pour chaque ponte, le nombre de femelles (N) obtenu à partir du stade nauplii et ayant produit ces différents types d'œufs a été indiqué. (-) aucune donnée n'est disponible pour cette condition. 137

Tableau 5.2 : Nombre d'œufs soudains (S), de diapause (D), non viables (Non) et pleins mais non éclos (Pne) obtenus par les femelles élevées à partir du stade nauplii (N1-N3) sous 2 températures (12 et 16 °C) et 2 photopériodes, puis transférées dans la condition photopériodique opposée à partir du stade N6-C1. Le nombre d'œufs a été compté après la première et la seconde ponte. Pour chaque ponte, le nombre de femelles (N) obtenu à partir du stade nauplii et ayant produit ces différents types d'œufs a été indiqué. (-) aucune donnée n'est disponible pour cette condition 138

Liste des Annexes

ANNEXE 1

Tableau 1 : Coordonnées géographiques des stations échantillonnées en zone intertidale.....	171
Tableau 2 : Coordonnées géographiques des stations échantillonnées au cours de la mise en place de la stratégie d'échantillonnage pour le suivi annuel en zone subtidale. Les coordonnées en gras correspondent aux 5 stations choisies pour le suivi annuel (cf. Tableau 3).....	171
Tableau 3 : Coordonnées géographiques des stations échantillonnées au cours du suivi annuel 2008-2009 en zone subtidale.....	172
Tableau 4 : Coordonnées géographiques des stations échantillonnées à l'embouchure de l'estuaire de la Seine.....	172

ANNEXE 2

Calanoid copepod resting egg abundance and hatching success in the sediment of the Seine estuary (France).....	173
---	-----

ANNEXE 3

Figure 1 : Succès d'éclosion observée après passage des œufs de résistance 1 mois à basse température (4-5°C). Les histogrammes représentent le nombre d'éclosion pour chacune des couches sédimentaires pendant toute la durée de l'incubation (14 jours après le passage des œufs 1 mois à basse température)	181
Figure 2 : Succès d'éclosion observée après l'incubation des œufs extraits des sédiments conservés durant onze mois à basse température (4-5°C). Les histogrammes représentent le nombre d'éclosion pour chacune des couches sédimentaires pendant toute la durée de l'incubation	182

ANNEXE 4

Figure 1 : Microprofils des concentrations en oxygène dans les sédiments superficiels de la station B au cours du suivi saisonnier 2008-2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009). Les différentes courbes représentent les différents répliqués réalisés durant chaque campagne.....	183
Figure 2 : Microprofils des concentrations en oxygène dans les sédiments superficiels de la station C au cours du suivi saisonnier 2008-2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009). Les différentes courbes représentent les différents répliqués réalisés durant chaque campagne.....	183
Figure 3 : Microprofils des concentrations en oxygène dans les sédiments superficiels de la station D au cours du suivi saisonnier 2008-2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009). Les différentes courbes représentent les différents répliqués réalisés durant chaque campagne.....	184

Figure 4 : Microprofils des concentrations en oxygène dans les sédiments superficiels de la station E au cours du suivi saisonnier 2008-2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009). Les différentes courbes représentent les différents réplicats réalisés durant chaque campagne. Aucune valeur n'est disponible pour les campagnes ZOOT6 et ZOOT7 184

Figure 5 : Profils verticaux de l'abondance en œufs de résistance de copépodes dans les 10 premiers centimètres de sédiment lors de la campagne ZOOT2 (juillet 2008). Les cercles, triangles et les carrés dénotent trois réplicats différents. Les losanges indiquent les valeurs d'abondance pour les carottes conservées onze mois à basse température. Les lignes grises indiquent la valeur médiane pour chaque couche sédimentaire 185

Figure 6 : Profils verticaux de l'abondance en œufs de résistance de copépodes dans les 10 premiers centimètres de sédiment lors de la campagne ZOOT3 (septembre 2008). Les cercles, triangles et les carrés dénotent trois réplicats différents. Les losanges indiquent les valeurs d'abondance pour les carottes conservées quatre mois à basse température. Les lignes grises indiquent la valeur médiane pour chaque couche sédimentaire 186

Figure 7 : Profils verticaux de l'abondance en œufs de résistance de copépodes dans les 10 premiers centimètres de sédiment lors de la campagne ZOOT4 (novembre 2008). Les cercles, triangles et les carrés dénotent trois réplicats différents. Les lignes grises indiquent la valeur médiane pour chaque couche sédimentaire 187

Figure 8 : Profils verticaux de l'abondance en œufs de résistance de copépodes sur toute la hauteur des carottes (de 7 à 22 cm) de sédiment lors de la campagne ZOOT5 (février 2009). Les cercles, triangles et les carrés dénotent trois réplicats différents. Les lignes grises indiquent la valeur médiane pour chaque couche sédimentaire 188

Figure 9 : Profils verticaux de l'abondance en œufs de résistance de copépodes sur toute la hauteur des carottes (de 10 à 20 cm) de sédiment lors de la campagne ZOOT6 (avril 2009). Les cercles, triangles et les carrés dénotent trois réplicats différents. Les lignes grises indiquent la valeur médiane pour chaque couche sédimentaire 189

Figure 10 : Profils verticaux de l'abondance en œufs de résistance de copépodes sur toute la hauteur des carottes (de 15 à 22 cm) de sédiment lors de la campagne ZOOT7 (juin 2009). Les cercles, triangles et les carrés dénotent trois réplicats différents. Les lignes grises indiquent la valeur médiane pour chaque couche sédimentaire 190

Figure 11 : Distribution de l'abondance des œufs de résistance dans les sédiments de la zone du bouchon vaseux de l'estuaire de la Seine au cours du suivi saisonnier 2008 – 2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009) 191

ANNEXE 5

Figure 1 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches et des réplicats des 5 stations de la campagne ZOOT2 (juillet 2008). L'intervalle situé entre les 2 flèches (~ 1 mois) est la période pendant laquelle les œufs ont été placés à basse température (4-5 °C) 192

Figure 2 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches des 5 stations de la campagne ZOOT2 (juillet 2008) après un stockage de 11 mois des sédiments à basse température (4-5 °C) 193

Figure 3 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches et des réplicats des 5 stations de la campagne ZOOT3 (septembre 2008). L'intervalle situé entre les 2 flèches (~ 1 mois) est la période pendant laquelle les œufs ont été placés à basse température (4-5 °C) 194

Figure 4 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches des 5 stations de la campagne ZOOT3 (septembre 2008) après un stockage de 4 mois des sédiments à basse température (4-5 °C) 195

Figure 5 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches et des réplicats des 5 stations de la campagne ZOOT4 (novembre 2008). L'intervalle situé entre les 2 flèches (~ 1 mois) est la période pendant laquelle les œufs ont été placés à basse température 196

Figure 6 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches et des réplicats des 5 stations de la campagne ZOOT5 (février 2009). L'intervalle situé entre les 2 flèches (~ 1 mois) est la période pendant laquelle les œufs ont été placés à basse température 197

Figure 7 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches et des réplicats des 5 stations de la campagne ZOOT6 (avril 2009). L'intervalle situé entre les 2 flèches (~ 1 mois) est la période pendant laquelle les œufs ont été placés à basse température 198

Figure 8 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches et des réplicats des 5 stations de la campagne ZOOT7 (juin 2009). L'intervalle situé entre les 2 flèches (~ 1 mois) est la période pendant laquelle les œufs ont été placés à basse température 199

Sommaire

Remerciements	i
Résumé	v
Abstract	vi
Laboratoire d'accueil	vii
Liste des Figures.....	ix
Liste des Tableaux.....	xiv
Liste des Annexes.....	xvi
Introduction générale.....	1
Chapitre 1 : Etat de l'art.....	7
I. Introduction.....	9
II. Les copépodes	11
1. Généralités	11
2. Cycle de vie des copépodes	12
III. Dormance chez les copépodes.....	14
1. Généralités	14
2. Les différentes formes de résistance.....	17
3. Quels sont les paramètres jouant un rôle dans la dormance ?	18
3.1. La température.....	19
3.2. La photopériode.....	19
3.3. Les conditions d'oxygénation	20
3.4. L'effet des métabolites.....	20
3.5. Autres facteurs.....	20
4. Survie des formes de résistance	21
IV. Résumé	23

Chapitre 2 : Matériels et Méthodes	25
I. Présentation de la zone d'étude	27
1. Zone d'étude : l'estuaire de la Seine.....	27
1.1. Qu'est- ce qu'un estuaire?	27
1.2. L'estuaire de la Seine.....	27
1.2.1. Présentation générale	27
1.2.2. Caractéristiques hydrologiques.....	28
1.2.3. Un estuaire aménagé et anthropisé	31
2. Sites échantillonnés	32
2.1. Zone intertidale	32
2.2. Zone subtidale	34
II. Méthodes d'échantillonnage et d'analyse descriptive.....	36
1. Echantillonnage et analyse du sédiment.....	36
1.1. Méthodes de prélèvements	36
1.1.1. Zone intertidale	36
1.1.2. Zone subtidale.....	36
1.2. Analyse du sédiment-Généralités.....	37
1.2.1. Zone intertidale	37
1.2.2. Zone subtidale.....	37
1.3. Description lithologique	38
1.4. Mesure de la concentration d'oxygène	40
2. Echantillonnage du plancton	42
3. Mesures des paramètres du milieu.....	43
3.1. Paramètres physiques	43
3.2. Matière en suspension, chlorophylle <i>a</i> , et phytoplancton	44
III. Traitements du sédiment	45
1. Extraction des œufs	45
1.1. Zone intertidale	45
1.2. Zone subtidale	45
2. Réactivation des œufs.....	46
2.1. Zone intertidale	46
2.2. Zone subtidale	47
IV. Analyses statistiques	48

Chapitre 3 : Etude exploratoire de la répartition spatiale des œufs de résistance	51
I. Zone intertidale	53
1. De Honfleur à Vieux Port	53
1.1. Caractéristiques sédimentaires et profils d'oxygène.....	53
1.1.1. Caractéristiques sédimentaires.....	53
1.1.2. Profils d'oxygène	55
1.2. Abondance et Succès d'éclosion.....	56
1.2.1. Abondance	56
1.2.2. Succès d'éclosion	57
2. Vasière Nord.....	59
2.1. Caractéristiques sédimentaires	59
2.2. Abondance et Succès d'éclosion.....	60
3. Bilan en zone intertidale	62
II. Zone subtidale	63
1. Campagne de juin 2008	63
1.1. Caractéristiques sédimentaires	63
1.2. Abondance et Succès d'éclosion.....	65
2. Embouchure (Colmatage -avril 2009)	67
2.1. Caractéristiques sédimentaires	67
2.2. Abondance et incubation des œufs.....	67
3. Structure au niveau de la zone du bouchon vaseux	70
3.1. Caractéristiques sédimentaires et profils d'oxygène.....	70
3.1.1. Caractéristiques sédimentaires.....	70
3.1.2. Profils d'oxygène	72
3.2. Abondance et succès d'éclosion	72
3.2.1. Abondance	72
3.2.2. Succès d'éclosion	75
4. Bilan en zone subtidale.....	77
III. Discussion	78
1. Abondance en œufs de résistance	78
2. Succès d'éclosion	80

Chapitre 4 : Variabilité saisonnière des œufs de résistance	83
I. Introduction.....	85
II. Résultats.....	87
1. Paramètres environnementaux.....	87
1.1. Contexte hydrologique	87
1.2. Paramètres physiques	88
1.2.1. Température et Photopériode.....	88
1.2.2. Salinité	89
1.3. Chlorophylle a et matière en suspension.....	89
1.4. Caractéristiques sédimentaires et profils d'oxygène.....	90
1.4.1. Faciès sédimentaires	90
1.4.2. Granulométrie	98
1.4.3. Porosité	99
1.4.4. Profils d'oxygène	100
2. Variation saisonnière de l'abondance en œufs de résistance benthiques.....	102
3. Variation saisonnière du succès d'éclosion des œufs benthiques	104
4. Variation saisonnière de la structure des populations des principales espèces de copépodes de l'estuaire de la Seine	110
4.1. Populations d'Eurytemora affinis et d'Acartiidae.....	110
4.2. Population de Temora longicornis	115
III. Discussion	116
1. Variabilité des abondances en œufs de résistance	117
2. Variabilité du succès d'éclosion.....	118
3. Contribution des œufs à la dynamique des principales espèces de copépodes.....	121
3.1. Temora longicornis	121
3.2. Genre Acartia	123
3.3. Eurytemora affinis.....	126

Chapitre 5 : Approche expérimentale : Induction de la diapause chez <i>Eurytemora affinis</i> par la photopériode et la température	129
I. Introduction	131
II. Matériels et méthodes	133
1. Induction de la diapause par la photopériode	133
1.1. Prélèvement et acclimatation de l'espèce cible	134
1.2. Production des nauplii	134
1.3. Procédure expérimentale	134
III. Résultats	136
IV. Discussion	140
Conclusion générale et perspectives	143
Références bibliographiques	149
Annexes	169

Introduction générale

Les zones côtières qui ne représentent pourtant que 8,5 % de la superficie totale des océans (Costanza et al., 1997) sont situées à l'interface entre le domaine océanique, continental et atmosphérique. Elles sont de ce fait des zones exceptionnellement riches et constituent aujourd'hui l'une des principales sources de biodiversité de la planète et l'un des écosystèmes ayant les plus fortes productivités (PNUE, 1991). Elles jouent un rôle fondamental dans les cycles biogéochimiques du carbone et des éléments associés (Cloern, 2001), contribuant à 14-30 % de la production primaire océanique (Mantoura et al., 1991). De part leur position stratégique, les zones côtières sont fortement sollicitées par une grande diversité d'usages, qu'ils soient liés à l'exploitation par les pêcheries (80% des pêches globales sont effectuées en milieu côtier) ou aux activités économiques diverses (urbanisation, tourisme, industrie, agriculture, etc.). Ces zones contribueraient à elles seules à 40 % de la valeur économique des services rendus par les écosystèmes de la planète (Costanza et al., 1997). Elles sont en outre, soumises à de nombreuses sources de perturbation principalement d'origine anthropique (eutrophisation, barrages, contaminants, espèces invasives, surpêche, pollutions chroniques et accidentelles) mais également exposées à de multiples risques et agressions naturels (inondations, tempêtes, érosions) qui vont perturber leurs fonctionnements et avoir à long terme des conséquences sur l'océan.

Les estuaires, qui représentent 6 % de la surface de ces zones côtières sont des zones de transition entre deux milieux dont les caractéristiques physico-chimiques sont différentes. Les eaux fluviales et les eaux marines se mélangent en créant entre l'amont et l'aval, la surface et le fond, des variations progressives de salinité et de turbidité. Un des phénomènes essentiels provoqué par l'interaction de la dynamique du fleuve (débit) et celle de la marée, notamment dans les estuaires macrotidaux, est la formation d'une zone de turbidité maximale également appelée "bouchon vaseux" (zone de forte concentration en particules fines : argiles et silts) (Dyer, 1986). Ce processus joue un rôle majeur sur l'écologie de l'estuaire, comme cela a été montré dans certains grands estuaires nord européens comme la Gironde, la Loire ou l'Escaut (Mouny et Dauvin, 1995). Parce que ce sont des lieux d'échanges dans lesquels abondent les éléments nutritifs, les estuaires sont des lieux privilégiés soit temporairement, soit de façon permanente pour de nombreuses espèces. Ainsi des milliers d'espèces d'oiseaux, de mammifères, de poissons, de crustacés, dépendent de ces habitats estuariens comme lieu de vie, d'alimentation et/ou de reproduction.

En tant que composante importante de la plupart des réseaux trophiques, que ce soit en termes d'abondance, de biomasse ou de productivité, les copépodes jouent un rôle vital dans le fonctionnement de ces systèmes. En effet, en tant que consommateurs primaires ou secondaires, ils transfèrent l'énergie de la production primaire (et/ou des niveaux trophiques inférieurs) aux niveaux trophiques supérieurs (souvent exploités par l'homme). Ils peuvent contrôler ou du moins influencer sur la dynamique du phytoplancton et de la matière organique et constituent une source importante de nourriture pour une grande variété de prédateurs (crustacés, poissons, etc.). Un certain nombre d'organismes, y compris des espèces commerciales, dépendent ainsi des estuaires à un moment donné de leur cycle de vie, faisant de ces systèmes de véritables zones de nurserie et nourricerie idéales pour la croissance de jeunes poissons (Elliott et Hemingway, 2002). En raison de leur productivité biologique, les estuaires sont également des zones idéales pour le repos et l'alimentation des oiseaux migrateurs lors de leurs longs voyages.

De part la position de ces systèmes à l'interface entre le continent et l'océan, les paramètres physico-chimiques (la température, la salinité, les concentrations de particules en suspension, d'oxygène dissous, de sels nutritifs, etc.) présentent des fluctuations beaucoup plus rapides que dans les océans et les mers ouvertes. Les espèces pélagiques de l'écosystème estuarien ont donc développé différentes stratégies pour migrer ou demeurer dans cet environnement que ce soit par les migrations tidales et nyctémérales (Vuorinen, 1987 ; Morgan et al., 1997) et/ou par la production d'œufs de résistance (Cáceres, 1997). Afin de se maintenir et de se développer dans les estuaires, les copépodes ont alors développé des capacités physiologiques et comportementales (Ishikawa et al., 1999 ; Devreker et al., 2004, 2008). Il s'agit d'une voie évolutive empruntée par un faible nombre d'espèces en vue de maintenir une variation génétique dans un environnement très variable et ainsi ralentir certaines dynamiques évolutives (Hairston et De Stasio, 1988). Chez les copépodes, la dormance est l'une des adaptations principales à un tel environnement (Hairston et Munns, 1984). Celle-ci peut aussi bien se rencontrer au niveau embryonnaire par la production d'œufs de résistance, ou au stade juvénile comme c'est le cas pour les copépodites C5 de *Calanus finmarchicus* (Marshall et Orr, 1972). Ce terme œuf de résistance fait référence à différents types de dormance : quiescence et diapause (Grice et Marcus, 1981). Les œufs quiescents sont des œufs soudains (c'est-à-dire prêt à éclore) qui deviennent dormants sous des conditions environnementales néfastes. L'éclosion de ces œufs pourra se faire dès le retour des conditions optimales. Au contraire, les œufs de diapause sont produits par les femelles en

prévision de conditions difficiles et incluent une période réfractaire obligatoire (période de refroidissement ou de réchauffement (Chen et Marcus, 1997)), sans laquelle l'éclosion ne peut avoir lieu, même si les conditions environnementales sont optimales. Les œufs de résistance benthiques ou cystes ont été rencontrés pour un grand nombre de taxa (copépodes (Marcus, 1996), cladocères (Onbe, 1991) et rotifères (Snell et al., 1983)). Les densités rapportées pour les copépodes calanoïdes sont comprises entre 10^4 et 10^7 œufs.m⁻² (Lindley, 1990 ; Belmonte et al., 1995 ; Marcus, 1995 ; Madhupratap et al., 1996 ; Katajisto et al., 1998 ; Uriarte et Villate, 2006). De telles densités forment une véritable « banque d'œufs », qui peut agir comme une source potentiellement importante pour le recrutement des organismes planctoniques (De Stasio, 1989 ; Marcus et al., 1994). Pour étudier les fluctuations des populations de zooplancton, nous avons donc besoin d'examiner non seulement les processus dans le domaine pélagique, mais également dans les sédiments superficiels (Dahms et Qian, 2004).

L'étude présentée ici porte sur l'estuaire de la Seine qui est le plus grand fleuve à régime macrotidal se jetant dans la Manche. Les études réalisées dans le cadre du Programme Seine Aval se sont focalisées essentiellement dans la zone du gradient de salinité sur la phase planctonique du copépode majoritaire *Eurytemora affinis* (Mouny, 1998 ; Mouny et Dauvin, 2002 ; Devreker, 2007 ; Devreker et al., 2009 ; Beyrend-Dur, 2010). Elles ont également porté sur des espèces plus thermophiles du genre *Acartia* qui sont dominantes pendant la saison chaude (Mouny, 1998 ; Mouny et Dauvin, 2002 ; Beyrend-Dur, 2010). A l'échelle européenne, les principales espèces de copépodes estuariens (*Eurytemora* et *Acartia*) sont connues pour produire des œufs de résistance (Lindley, 1990 ; Madhupratap et al., 1996 ; Katajisto et al., 1998 ; Albertsson et Leonardsson, 2000 ; Castro-Longoria, 2001 ; Uriarte et Villate, 2006). Cependant, pour l'estuaire de la Seine, nous ne connaissons pas la contribution potentielle des œufs de résistance benthique à la dynamique de population de ces copépodes.

Les différents travaux réalisés sur les estuaires en général et au sein du programme Seine-Aval en particulier montrent que ces systèmes sont complexes et que les interactions multiples entre processus physiques, chimiques, sédimentologiques et biologiques nécessitent le développement d'une démarche scientifique interdisciplinaire. Le but de cette thèse est d'examiner, pour la première fois dans un estuaire macrotidal, le rôle des œufs de résistance dans la stratégie du cycle de vie des principales espèces de copépodes.

Nous essayerons donc de répondre aux questions suivantes :

- Y-a t-il des œufs de résistance benthiques dans l'estuaire de la Seine? Et où sont –ils localisés?
- Comment l'abondance et le succès d'éclosion des œufs de résistance benthiques varient au cours d'une année?
- Quels peuvent être leur importance dans la dynamique de population des principales espèces de copépodes de l'estuaire de la Seine?
- La photopériode et la température peuvent-elles induire la diapause chez *Eurytemora affinis* ?

L'exposé de cette étude s'articule comme suit.

Le **chapitre 1** est consacré à une synthèse bibliographique présentant succinctement les copépodes ainsi que leur cycle de vie. Dans un second temps, l'identification des différentes espèces de copépodes calanoïdes connus pour produire à l'échelle européenne des formes de résistance est faite. Les formes de résistance ainsi que les paramètres environnementaux jouant un rôle sur l'induction ou la levée de la dormance sont décrits.

Le **chapitre 2** présente la zone d'étude ainsi que les sites échantillonnés. Les différentes méthodologies employées tout au long de ce travail y sont également détaillées.

Le **chapitre 3** est consacré à l'étude exploratoire de la répartition spatiale des formes de résistance dans l'estuaire de la Seine à la fois pour la zone intertidale puis pour la zone subtidale.

Le **chapitre 4** présente les résultats obtenus au cours du suivi saisonnier 2008-2009. Dans un premier temps, les différents paramètres environnementaux caractérisant notre zone d'étude sont décrits. La variation saisonnière des abondances en œufs de résistance benthiques ainsi que leurs succès d'éclosion sont présentés. Enfin est décrite la variation saisonnière de la structure de la population des principales espèces de copépodes de l'estuaire de la Seine.

Le **chapitre 5** propose les résultats préliminaires de l'étude expérimentale visant à induire la diapause par un changement de photopériode et de température chez l'espèce clef de l'estuaire de la Seine : *Eurytemora affinis*.

Finalement, une conclusion générale est faite dans le but de reprendre les principaux résultats de ce travail, ouvrant sur des perspectives futures de recherche.

Chapitre 1 : État de l'art

I. Introduction

Que ce soit aux hautes latitudes, en zones tempérées, ou parfois même sous les tropiques, les organismes des eaux douces et saumâtres habitent des environnements qui sont caractérisés par l'hétérogénéité. Ainsi, les organismes font souvent face à des changements drastiques de leur environnement : ce dernier peut devenir inhospitalier pour leurs habitants à différentes échelles de temps (< 24h, saisonnière ou annuelle). Celle-ci est principalement déterminée par les variations saisonnières dans le régime de lumière et de température ainsi que la disponibilité en nourriture. L'environnement peut également devenir rapidement défavorable en raison des interactions biologiques, telles que la compétition ou la prédation. Ces conditions difficiles peuvent être évitées par différents moyens :

- la migration

A condition d'avoir une motilité suffisante, un animal peut se déplacer activement vers un emplacement plus favorable et ne revenir à l'emplacement initial que lorsque les conditions habituelles se sont rétablies. C'est le cas des oiseaux, des cétacés ou bien encore des ongulés en Afrique qui effectuent de grandes migrations (Aidley, 1981). Plusieurs espèces zooplanctoniques (appendiculaires, cladocères, copépodes, ostracodes, siphonophores, peracarides, etc.) sont également capables de migrer verticalement sur des centaines de mètres chaque jour afin de minimiser la mortalité due à la prédation (Cisewski et al., 2009 ; Maycas et al., 1999) et aussi pour réduire les dépenses métaboliques pendant les phases de non-alimentation dans les couches d'eau profondes et plus froides.

- le polymorphisme

Les organismes qui ne sont pas capables d'une mobilité suffisante pour opter pour la migration, peuvent rester sur place et subir un changement phénotypique (c'est-à-dire de la morphologie ou de la couleur) dans le but d'améliorer leur viabilité dans un environnement non-hospitalier. Cette stratégie écologique est commune chez les insectes, les cladocères et les rotifères. Chez les cladocères, la forme du corps peut être affectée par un certain nombre de facteurs biotiques et abiotiques (Laforsch et Tollrian, 2004).

Chez *Daphnia cucullata* par exemple, les kairomones¹ provenant d'une variété d'invertébrés prédateurs peuvent induire le polymorphisme (Agrawal *et al.*, 1999). De façon similaire, les filtrats provenant des cultures de copépodes et de cladocères peuvent induire le développement d'épines chez les rotifères comme *Keratella tropica* (Marinone et Zagarese, 1991).

- **la dormance**

Les organismes peuvent finalement s'adapter aux fluctuations cycliques et acycliques grâce à des ajustements de leur cycle de vie. Celui-ci est constitué de périodes de reproduction active et de phases de croissance, alternant avec des périodes durant lesquelles ces processus sont différés. Cet état de repos physiologique a traditionnellement été appelé **dormance** (Keilin, 1959). Il s'agit d'une adaptation permettant de survivre durant les conditions délétères ; les conditions hivernales dans les hautes latitudes, mais aussi d'autres situations défavorables tels que les températures estivales élevées, une eau appauvrie en oxygène (Uye, 1982) et le manque de nourriture en quantité et/ ou en qualité adéquates (Gilbert, 1974 ; Walton, 1985). La dormance se rencontre dans différents taxa, des organismes unicellulaires (Tipper, 1972) au règne animal et végétal, dans les environnements aquatiques (flaques d'eau, mares temporaires, environnements lacustres, estuariens et marins) ou terrestres. La dormance englobe des états variés de dépression métabolique (**Tableau 1.1**), allant d'une légère torpeur à un arrêt complet des fonctions vitales (Storey et Storey, 1990). Différents types et phases de dormance chez beaucoup de taxa d'invertébrés comme les copépodes (Williams-Howze, 1997), les nématodes (McSorley, 2003), les branchiopodes (Brendonck, 1996) et les rotifères (Gilbert and Schröder, 2004) ont souvent été décrits en termes similaires à ceux des insectes, lesquels sont bien documentés (Danks, 1987).

¹ Substance chimique émise par un individu à l'intention d'un individu non spécifique et qui se révèle bénéfique pour l'organisme qui perçoit le signal, mais désavantageux pour l'émetteur (d'après Aron et Passera, 2000).

² La cryptobiose désigne un état complètement arrêté du métabolisme (tout du moins non-mesurable avec les techniques actuelles) d'un organisme. Il s'agit véritablement d'un état de stase : totalement inactif, l'individu devient presque indestructible et immortel.

³ L'anabiose correspond au retour d'un organisme à la vie après une période de mort apparente ; en particulier, reviviscence de certaines cellules ou de certains organismes après une période d'immobilité due à la dessiccation.

⁴ L'abiose est la suspension apparente de la vie

Tableau 1.1 : États physiologiques des organismes basés sur les niveaux métaboliques et sur la cause de l'arrêt des fonctions vitales (d'après Alekseev et al., 2007).

VIE ACTIVE Métabolisme normal, développement, croissance et reproduction	ETAT FRONTALIER Métabolisme à court terme déclinant Sommeil, stress physiologique, choc thermique, certaines maladies	DORMANCE OU HYPOBIOSE Métabolisme supprimé, avec un arrêt à long terme du développement, de la croissance et de la reproduction.		
		QUIESCENCE (hibernation et/ou estivation) Conduite par des conditions défavorables/favorables pour la vie Vie latente Cryptobiose ² Anabiose ³ Abiose ⁴	DIAPAUSE Conduite par les hormones, induite par des signaux et des facteurs vitaux Vie supprimée Oligopause moins de 3 mois Mésopause 3-12 mois Superpause plus d'un an	

II. Les copépodes

1. Généralités

Les copépodes sont les organismes multicellulaires les plus nombreux dans le monde, dépassant même les insectes (Hardy, 1956 ; Mauchline, 1998). Le terme copépode provient du grec "kope" (la rame) et "podos" (le pied), le nom de ces animaux faisant ainsi référence à leur pied en forme de rame (**Figure 1.1**).

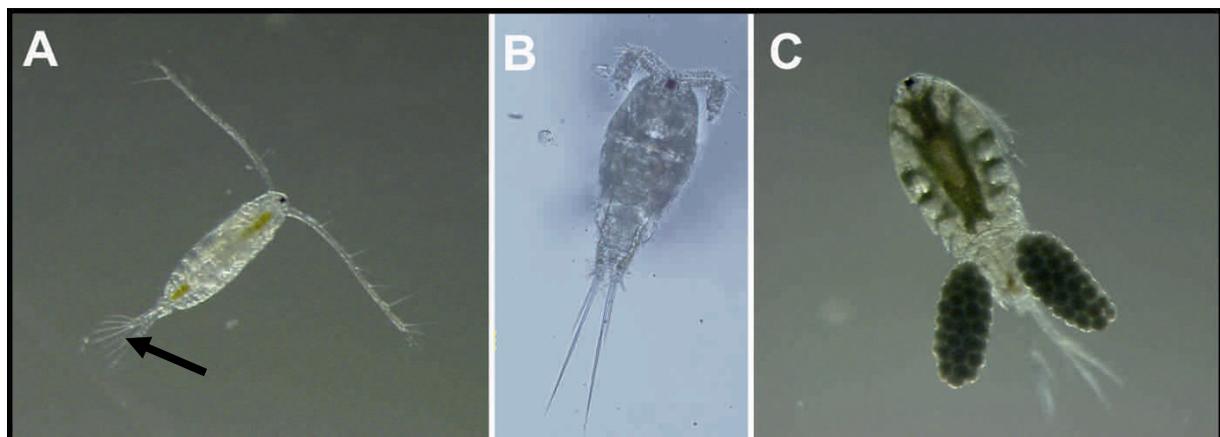


Figure 1.1 : Photographies de copépodes appartenant à l'ordre des Calanoïdes (A : *Acartia* sp.), des Harpacticoides (B : *Euterpina acutifrons*) et Cyclopoïdes (C : *Cyclops vicinus*). La flèche indique la furca semblable à une « rame ».

Ce groupe diversifié de petits crustacés (dont la taille moyenne est principalement comprise entre 0,5 et 5 mm) rassemble 10 ordres totalisant plus de 200 familles et plus de 14000 espèces. Ils ont conquis tous les milieux aquatiques (des eaux permanentes aux mares temporaires) et sont essentiellement pélagiques et benthiques, même si deux des dix ordres sont constitués d'espèces parasites ou commensales (dont la taille peut atteindre 25 cm chez la forme parasite de la baleine).

Les copépodes s'alimentent de façon omnivore d'algues et de petits hétérotrophes (Kleppel, 1993) et constituent une source de nourriture importante pour les planctonivores tels que les mysidacés et les poissons (Hansson et al., 1990 ; Flinkman et al., 1992). Ils sont, par conséquent, d'une importance primordiale dans les réseaux trophiques aquatiques en étant le lien entre les producteurs primaires (phytoplancton) et les niveaux trophiques supérieurs (notamment les poissons). En outre, les copépodes participent par divers mécanismes au recyclage de la matière organique et permettent le transport ou la rétention d'éléments fondamentaux comme le carbone ou l'azote, ce qui fait que leur connaissance est indispensable à la compréhension et à la modélisation du cycle du carbone et des flux de matière dans les mers comme dans les eaux continentales.

De plus, de par leur relative passivité, les copépodes peuvent constituer des indicateurs des masses d'eaux et des courants marins. Puisqu'ils sont également très sensibles et très réactifs aux perturbations de l'environnement (Harris et al., 2000), ils sont également des indicateurs des changements environnementaux et climatiques (Beaugrand et al., 2002).

2. Cycle de vie des copépodes

Le cycle de vie des copépodes calanoïdes est très complexe et passe par le stade larvaire ou nauplien (N1 à N6), le stade juvénile ou copépodite (C1 à C5) et le stade adulte reproducteur (**Figure 1.2**). Le passage d'un état de développement à l'autre se fait lors de mues qui s'accompagnent de changements morphologiques particulièrement marqués entre les états de développement N6 et C1.

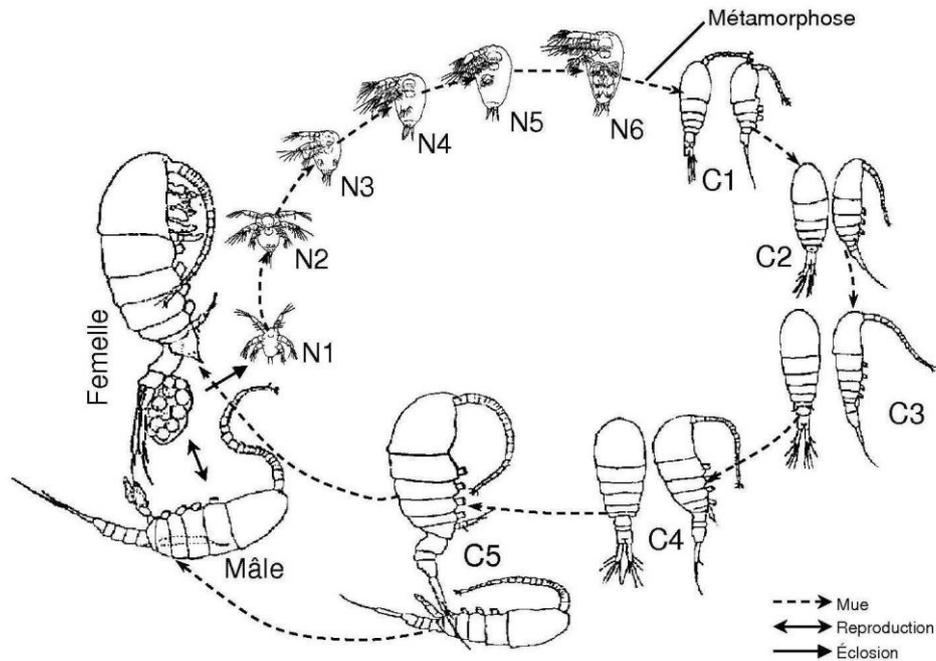


Figure 1.2 : Détails du cycle de vie d'un copépode calanoïde. *N_i* correspond aux différents états de développement du stade Nauplii, *C_i* aux différents états de développement du stade Copépodite ou juvénile (dessin d'après Katona, 1971 et modifié par Souissi S.).

Des cycles de vie complexes avec alternance de phases sexuées et asexuées, associés avec la production d'un stade de repos (œufs de résistance) existent chez de nombreux organismes, tels que les cladocères (Egloff et al., 1997) et les rotifères (Birky et Gilbert, 1971). Cependant, les copépodes se reproduisent toujours de façon sexuée. La plupart des espèces de copépodes émettent leurs œufs librement dans le milieu (« free-spawner »), tandis que d'autres les portent dans des sacs ovigères (« egg bearing copepod »).

III. Dormance chez les copépodes

1. Généralités

La dormance a jusqu'ici été signalée dans seulement trois des dix ordres de copépodes : les Calanoïdes, les Harpacticoïdes et les Cyclopoïdes (Dahms, 1995). Elle peut agir à différents moments du cycle de vie. Ainsi, il est possible de rencontrer des diapauses à l'état embryonnaire, au stade copépodite juvénile ou bien encore au stade adulte. Chez les Calanoïdes, la dormance se produit au stade embryonnaire (superfamille des Centropagidés) ou au stade copépodite (superfamille des Megacalanoïdés). Dans les eaux côtières et douces, la dormance s'exprime par des œufs de résistance benthiques ; dans les zones océaniques profondes, beaucoup d'espèces, pour survivre à l'hiver, passent en stade copépodite dormant (C4-C5) lorsqu'ils tombent en profondeur (Williams-Howze, 1997). D'autres copépodes (ordre des Cyclopoïdes et des Harpacticoïdes) passent l'été dans le sédiment au stade copépodite ou adulte (enkysté) (Williams-Howze, 1997). La dormance embryonnaire (œufs de résistance) est principalement rencontrée chez les Calanoïdes (Dahms, 1995 ; Santer, 1998). A ce jour, les œufs de résistance ont été reportés, essentiellement dans l'hémisphère nord, pour 49 espèces de copépodes calanoïdes marins ou estuariens (Engel, 2005). A l'échelle européenne, 18 espèces sont connues comme produisant des œufs de résistance (**Figure 1.3 ; Tableau 1.2**).

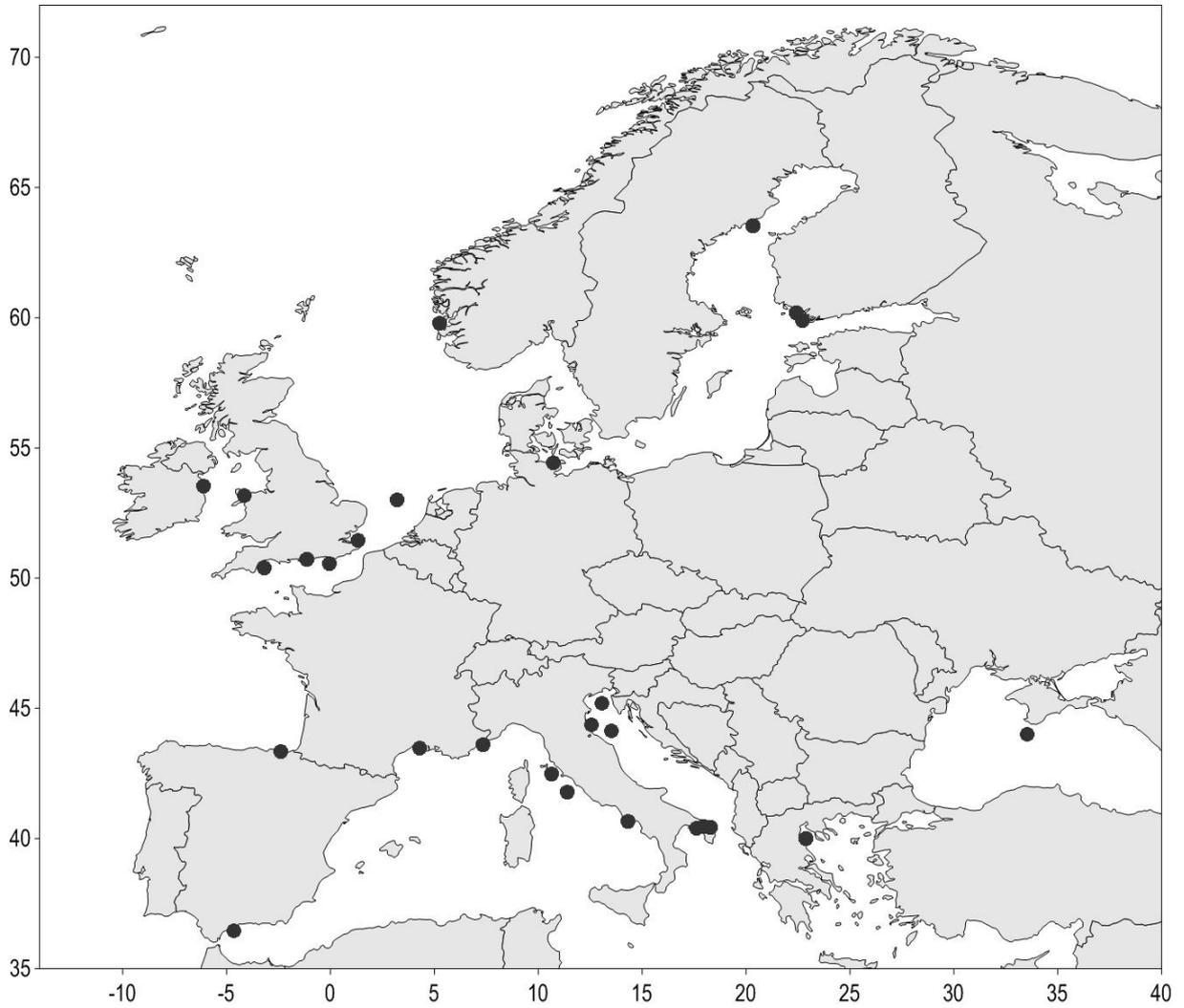


Figure 1.3 : Distribution à l'échelle européenne des sites (marins et saumâtres) où des œufs de résistance de copépodes calanoïdes ont été trouvés (cf. références dans le tableau 1.2).

Tableau 1.2 : Espèces de copépodes calanoïdes des eaux marines et saumâtres européennes identifiées comme produisant des œufs de résistance.

Espèces	Localisation	Référence
Acartiidae		
<i>Acartia adriatica</i>	Porto Cesareo, Mer Ionienne, Italie	Belmonte, 1997
<i>Acartia bifilosa</i>	Estuaires d'Urdabai et de Mundaka (Golfe de Gascogne), Espagne Mer Baltique	Uriarte et Villate, 2006 Viitasalo, 1992
<i>Acartia clausi</i>	Norvège	Naess, 1991
<i>Acartia italica</i>	Porto Cesareo, Mer Ionienne, Italie	Belmonte, 1997
<i>Acartia tonsa</i>	Southampton, Royaume-Uni Storfjärden, Mer Baltique, Finlande Schlei Fjord, Mer Baltique, Allemagne	Castro-Longoria, 2001 Katajisto et al., 1998 Madhupratap et al., 1996
<i>Acartia</i> sp.	Manche Delta du Pô, Italie Nord de la Mer Adriatique, Italie	Lindley, 1990 Pati et al., 1999 Rubino et al., 2000
<i>Paracartia grani</i>	Port de Malaga, Mer Méditerranée, Espagne	Guerrero et Rodriguez, 1998
<i>Paracartia latisetosa</i>	Mer Adriatique, Italie Golfe de Thermaikos, Grèce	Belmonte, 1992 Siokou-Frangou et al., 2005
<i>Pteriacartia josephinae</i>	Porto Cesareo, Mer Ionienne, Italie Otranto, Mer Adriatique, Italie	Belmonte et Puce, 1994 Belmonte et Puce, 1994
Centropagidae		
<i>Centropages hamatus</i>	Baie de Kiel, Mer Baltique, Allemagne Sud de la Mer du Nord Drogheda, Mer d'Irlande Margate, Manche, Royaume-Uni	Madhupratap et al., 1996 Lindley, 1986 et 1990 Lindley, 1990 Lindley, 1986 et 1990
<i>Centropages ponticus</i>	Mer Noire	Sazhina, 1968
<i>Centropages typicus</i>	Sud de la Mer du Nord Nord de la Mer Adriatique, Italie	Lindley, 1990 Rubino et al., 2000
Pontellidae		
<i>Anomalocera patersoni</i>	Golfe de Naples, Mer Méditerranée, Italie	Ianora et Santella, 1991
<i>Labidocera wollastoni</i>	Sud de la Mer du Nord Margate, Manche, Royaume-Uni Golfe de Thermaikos, Grèce	Lindley, 1990 Lindley, 1990 Siokou-Frangou et al., 2005
<i>Pontella mediterranea</i>	Golfe de Naples, Mer Méditerranée, Italie Cap Ferrat, Mer Méditerranée, France Mer Noire	Santella et Ianora, 1990 Grice et Gibson, 1981 Sazhina, 1968
Temoridae		
<i>Eurytemora affinis</i>	Norrbyn, Mer Baltique, Suède Storfjärden, Mer Baltique, Finlande Schlei Fjord, Mer Baltique, Allemagne	Albertsson et Leonardsson, 2000 Katajisto et al., 1998 Madhupratap et al., 1996
<i>Eurytemora velox</i>	Etang de Thau, France	Champeau, 1970
<i>Temora longicornis</i>	Pont de Menai, Mer d'Irlande, Royaume-Uni Sud de la Mer du Nord Margate, Manche, Royaume-Uni	Castellani et Lucas, 2003 Lindley, 1990 Lindley, 1990

2. Les différentes formes de résistance

Plusieurs types d'œufs sont à distinguer. Les **œufs soudains** sont produits et se développent habituellement immédiatement après la fertilisation. Cependant, si les conditions requises pour le développement sont inadaptées (température trop basse, faible teneur en O₂ dans l'eau (Uye, 1982)), le développement des œufs soudains peut être stoppé jusqu'au retour de conditions favorables. Grice et Marcus (1981) proposent le terme de **quiescent** pour ce type d'œuf de résistance.

Les **œufs de diapause** sont produits en réponse à certains « stimuli » présageant la dégradation des conditions environnementales (par exemple, la baisse de la durée du jour qui annonce l'arrivée de l'hiver et donc des températures néfastes). La formation de ces œufs implique un mécanisme neuro-hormonal compliqué qui nécessite du temps pour l'initiation et la terminaison de son action. En conséquence, la diapause commence vraiment avant l'apparition des conditions difficiles, et le développement des œufs ne peut pas reprendre, même dans des conditions optimales, s'ils ne sont pas passés au préalable par une certaine phase appelée **période réfractaire** (Watson et Smallman, 1971 ; Elgmork et Nilssen, 1978). Celle-ci correspond à une période de refroidissement ou de réchauffement selon les espèces (Marcus, 1980 ; 1989).

Les différences entre les types d'œufs peuvent parfois être distinguables morphologiquement (Kasahara *et al.*, 1974). Par exemple, les œufs de résistance des espèces d'*Acartia*, et de *Pontella mediterranea* diffèrent des œufs soudains par la présence de longues épines (**Figure 1.4**), mais également par leur taille légèrement plus grande (Grice et Gibson, 1981 ; Belmonte et Puce, 1994, Onoue *et al.*, 2004).

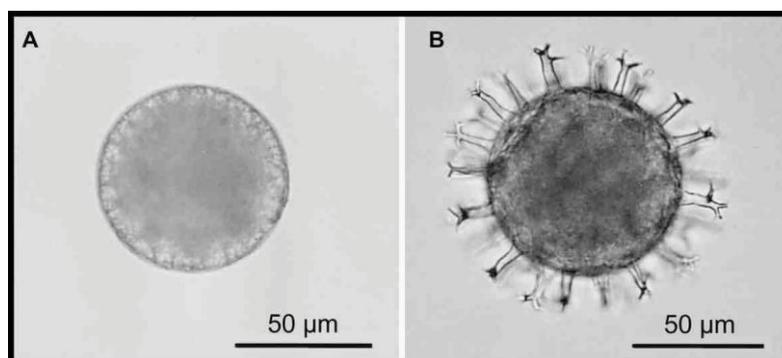


Figure 1.4 : Photographies d'œuf soudain (A) et d'œuf de diapause (B) chez *Acartia steueri* (d'après Onoue *et al.*, 2004).

En revanche, chez d'autres espèces (*Anomalocera patersoni*, *Eurytemora affinis*, etc), la différence se situe au niveau histologique (Ban et Minoda, 1991 ; Ianora et Santella, 1991). En effet, le chorion des œufs de diapause est plus épais que celui des œufs soudains (**Figure 1.5**).

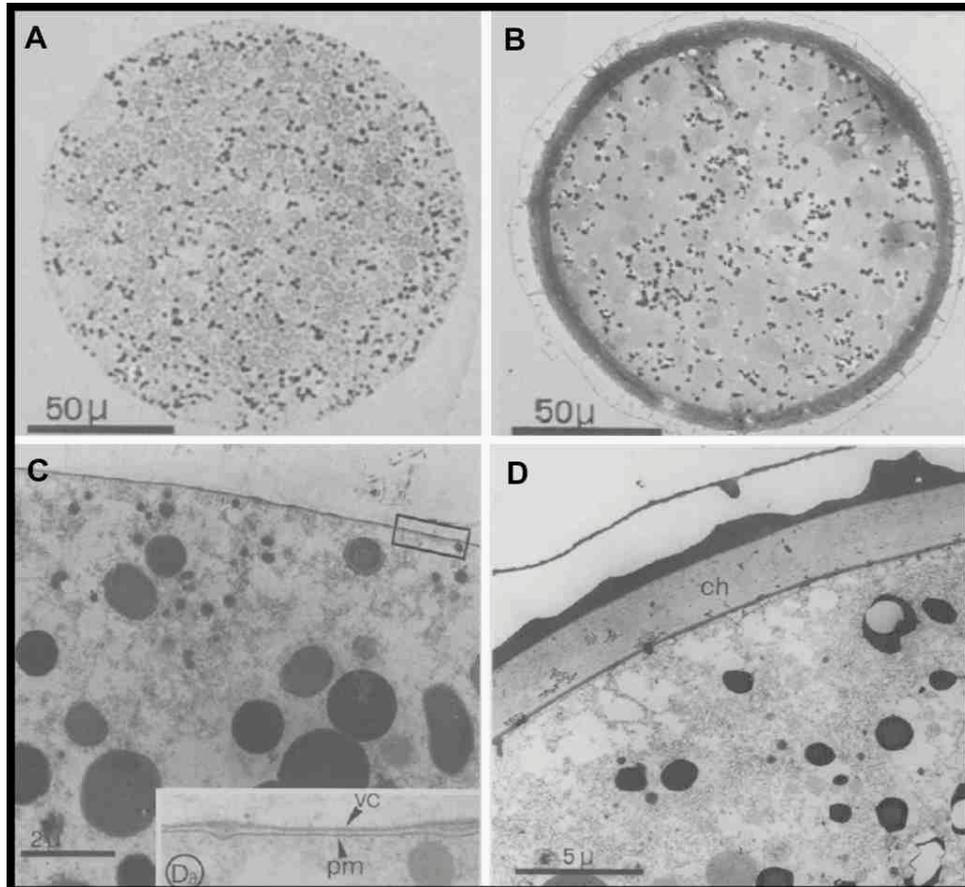


Figure 1.5 : Différences au niveau histologique entre un œuf soudain et un œuf de diapause chez *Anomalocera patersoni*. Coupes histologiques d'un œuf soudain (A) et d'un œuf de diapause (B). Paroi mince de l'œuf soudain (C) montrant la couche vitelline extérieure (vc) couvrant la membrane plasmique (pm). Paroi épaisse de l'œuf de diapause (D) constituée de la membrane plasmique, d'un chorion à 4 couches (ch), d'une épaisse couche homogène et d'une mince pellicule ultrapériphérique « soulevée » des autres (d'après Ianora et Santella, 1991).

3. Quels sont les paramètres jouant un rôle dans la dormance ?

Les stimuli déclenchant la production des œufs de diapause peuvent inclure la **température** (Johnson, 1980), de **faibles quantités de nourriture**, une **surpopulation des adultes** (Ban et Minoda, 1991), la **photopériode** (Marcus, 1980), ou une **combinaison de certains de ces facteurs**. Toutefois, il semble que la température et la photopériode soient les

deux facteurs essentiels impliqués dans l'induction de la diapause, plus particulièrement parce qu'ils sont des prédicteurs précis de la saison (Gyllström et Hansson, 2004).

3.1. La température

La température est l'un des facteurs les plus importants contrôlant le développement des œufs et la dormance des organismes. La durée de développement des œufs de copépodes est inversement proportionnelle à la température, mais la relation est tributaire de l'espèce et du régime de l'environnement auquel est adaptée la population (Mauchline, 1998).

Ainsi, chez *Eurytemora affinis*, certains régimes de températures sont nécessaires à l'achèvement de la phase réfractaire, alors que chez *Acartia tonsa*, une température trop basse affecte la viabilité des œufs (Katajisto, 2006). Le développement des œufs soudains peut également être arrêté lorsque la température est inadaptée : les œufs deviennent alors quiescents jusqu'à ce que les conditions redeviennent favorables. Ainsi Johnson (1980) montre qu'en dessous de 15°C, les œufs d'*Acartia californiensis* deviennent dormants. Pour les œufs de diapause, la longueur de la phase réfractaire et l'éclosion des œufs après l'achèvement de la phase réfractaire peuvent être affectés par la température (Grice et Marcus, 1981).

3.2. La photopériode

La photopériode est l'un des principaux facteurs induisant la production des œufs de diapause (Marcus, 1980), mais la réponse est parfois modifiée par la température (Marcus, 1982 ; Hairston et Kearns, 1995). Les travaux de Marcus (1982, 1986) ont prouvé que le ratio jour : nuit détermine le pourcentage d'œufs de diapause dans les « sacs » du copépode marin *Labidocera aestiva*. Ces calanoïdes peuvent arrêter complètement la ponte d'œufs soudains sous l'influence de ce facteur. Les conditions de lumière peuvent également contribuer à la reprise du développement pour les œufs de diapause ou pour les formes quiescentes des branchiopodes ou des cladocères (Brendonck, 1996 ; Egloff et al., 1997). Toutefois, la rupture de la dormance nécessite rarement la lumière chez les copépodes. Seuls les œufs d'*Acartia clausii* ont été signalés comme n'éclosant pas à l'obscurité (Landry, 1975 ; Uye et Fleminger, 1976).

3.3. Les conditions d'oxygénation

En général, l'absence d'oxygène signifie que les conditions de vie sont impossibles pour la plupart des organismes multicellulaires. En cas d'hypoxie, les organismes peuvent réduire leurs activités métaboliques au minimum, et dans les cas extrêmes, un arrêt complet du métabolisme est possible (Clegg, 1967). Cela pourrait protéger les œufs des substances nocives telles que le sulfure d'hydrogène (qui est présent en conditions anoxiques) et leur permettre ainsi de rester dormants pendant de longues périodes.

L'absence d'oxygène serait même chez *Acartia bifilosa*, la seule condition nécessaire à l'entrée en dormance des œufs dits soudains (Katajisto, 2003, 2004).

3.4. L'effet des métabolites

L'induction de la diapause peut également être déclenchée par la présence de poissons prédateurs (Ślusarczyk, 1995 ; 1999) et par les fortes densités (Ban et Minoda, 1994).

Ainsi, Ślusarczyk (1995 ; 1999) a montré qu'en présence de kairomones de poissons, des éphippies (formes de diapause) sont produites par *Daphnia magna*. La même chose est observée chez *Eurytemora affinis*, dont 72,7 % des femelles produisent des œufs de diapause dans un milieu surpeuplé (Ban et Minoda, 1994).

3.5. Autres facteurs

L'hydrodynamisme : il affecte la remise en suspension ainsi que le mélange des sédiments. Le type de sédiment affecte le mélange physique des œufs dans les sédiments. Ainsi, dans les expériences de resuspension des œufs réalisées par Marcus et Taulbee (1992), il est apparu que la distribution verticale des œufs de copépodes était plus uniforme dans celles réalisées avec des particules de sédiments de diamètre < 63 µm que dans celles où le diamètre des particules était supérieur à 125 µm. Dans ce dernier cas, les œufs étaient principalement distribués sur le haut de la carotte. Marcus et Fuller (1986) rapportent également que la vitesse de chute des œufs de copépodes est comparable à la vitesse de chute

des silts (20-63 μm). Ces résultats permettent d'expliquer la distribution des œufs dans le milieu. Ainsi dans les zones de sédiments grossiers, il est fort probable que les œufs restent près de l'interface eau-sédiment oxygénée à la suite du mélange des sédiments. De cette position, ils ont plus de chance d'éclore ou d'être emportés, ce qui explique pourquoi les œufs sont rarement trouvés dans les sédiments sableux (Kasahara et al., 1974, 1975 ; Marcus, 1984, 1989 ; Lindley, 1986, 1990), alors que les sédiments vaseux en renferment de grandes quantités.

La remise en suspension des sédiments peut permettre aux œufs enfouis de « sortir » du sédiment et ainsi d'éclore dans la colonne d'eau. A l'inverse, elle peut également enfouir les œufs dans les couches inférieures anoxiques.

La faune benthique : elle peut affecter les œufs directement par la prédation ou indirectement par l'activité de **bioturbation**, et les effets sont directement dépendants des espèces. Albertsson et Leonardsson (2000, 2001) ont conclu que dans la mer de Botnie, l'amphipode *Monoporeia affinis* affecte négativement le recrutement des copépodes à partir des œufs benthiques, probablement parce qu'il induit, par son activité de bioturbation un transfert des œufs en profondeur dans le sédiment. Certains polychètes peuvent quand à eux transférer les œufs des couches profondes vers la surface lors de leur alimentation. Il est par ailleurs connu que les œufs de copépodes peuvent survivre au passage à travers l'intestin des annélides (Marcus et Schmidt-Gengenbach, 1986) ou même encore celui des larves de poissons. Ainsi, Conway et al. (1994) montrent qu'après un passage de 2 à 6 heures à travers l'intestin d'une larve de turbot, 74 % des œufs d'*Eurytemora affinis*, 64 % des œufs d'*E. velox*, et 20 % des œufs de *Pseudocalanus elongatus* sont encore viables.

4. Survie des formes de résistance

Les œufs de résistance des copépodes peuvent être très denses dans de nombreux estuaires et baies (Marcus, 1996) avec des valeurs comprises entre 10^4 et 10^7 œufs.m⁻² (Lindley, 1990 ; Marcus, 1995 ; Madhupratap et al., 1996 ; Katajisto et al., 1998 ; Uriarte et Villate, 2006).

Ils forment ainsi une « banque d'œufs », analogue à celle d'un grand nombre de banques de semences de plantes terrestres, laquelle agit en tant que stratégie de survie à long terme contre des catastrophes imprévisibles, ou dans le cas où la reproduction échouerait pendant une ou

plusieurs années consécutives (Hairston et de Stasio, 1988 ; De Stasio, 1989). Une banque d'œufs peut aussi conserver la variation génétique dans un environnement fluctuant (Ellner et Hairston, 1994) et ainsi ralentir le taux d'évolution (Hairston et de Stasio, 1988). Les œufs de diapause sont souvent capables de survivre au-delà de l'échelle de temps saisonnière. Les œufs non-éclos peuvent rester viables dans le sédiment durant des années ou même des siècles. Ainsi Marcus et al. (1994) ont montré pour un estuaire que des œufs ayant plus de 40 ans pouvaient éclore, alors que Hairston et al. (1995) ont trouvé des formes de résistance âgées de plus de 300 ans dans des sédiments lacustres.

IV. Résumé

Pour faire face à des conditions environnementales difficiles, d'origine abiotique (dessiccation, température, disponibilité en O₂, etc.) ou biotique (disponibilité en nourriture, prédation, etc.), les organismes peuvent opter pour diverses stratégies telles que la migration, le polymorphisme, ou bien encore la dormance.

Par dormance, nous entendons :

- soit la **quiescence** (ou dormance facultative), qui est une réponse directe des œufs soudains à des conditions environnementales qui leurs sont défavorables, pour leur développement ou pour leur éclosion.
- soit la **diapause** (ou dormance obligatoire) dans laquelle le développement morphologique est interrompu (que la croissance cesse complètement ou non) sous l'impulsion d'un contrôle neuro-hormonal, et non pas simplement par l'action directe de facteurs environnementaux.

Les principaux facteurs inductifs de la dormance des crustacés sont : la photopériode, la température, les conditions trophiques, et la densité de la population. Tous agissent ensemble ou séparément ; cependant leurs effets combinés sont le plus fréquemment observés.

Les œufs de résistance benthiques se rencontrent dans un grand nombre de taxa tels que les copépodes, les cladocères, les rotifères, les nématodes, etc.

En raison de leur abondance, les copépodes sont un maillon important dans pratiquement tous les réseaux trophiques marins et estuariens. Les œufs de résistance de copépodes peuvent être retrouvés en grande densité dans les sédiments de nombreux estuaires, baies, etc. Ils forment ainsi de véritables **banques d'œufs**, et peuvent rester viables dans les sédiments pendant de longues périodes. Ainsi, leur réactivation pourrait jouer un rôle important dans la dynamique de population de certains crustacés pélagiques.

Chapitre 2 : Matériels et Méthodes

I. Présentation de la zone d'étude

1. Zone d'étude : l'estuaire de la Seine

1.1. *Qu'est-ce qu'un estuaire?*

L'estuaire (mot venant du latin *aestus* et signifiant marée) appartient aux environnements naturels qui forment l'interface entre le domaine continental et le domaine marin. D'après Perillo (1995), les caractéristiques définissant un estuaire sont les suivantes :

- un plan d'eau côtier semi-confiné qui s'étend jusqu'à la limite effective de l'influence tidale,
- une ou plusieurs connections libres avec la mer,
- les eaux marines ou les eaux côtières salées y pénètrent librement,
- les eaux salées sont diluées de manière significative (i.e. mesurable) avec les eaux de drainage en provenance du bassin versant,
- les espèces biologiques présentes sont capables de s'adapter à une large gamme de salinité (espèces euryhalines).

En tant que zone côtière abritée et espace privilégié de transition entre la mer et le continent, les estuaires sont également caractérisés par une importante activité humaine.

1.2. *L'estuaire de la Seine*

1.2.1. *Présentation générale*

Longue de 776 km, la Seine prend sa source sur le Plateau de Langres (**Figure 2.1**). Par ses dimensions, l'estuaire de la Seine (50 km²) est, après la Gironde (442 km²) et la Loire (102 km²), le troisième estuaire français (Etcheber et al., 2007). Il est également l'un des principaux estuaires du plateau continental du Nord de l'Europe occidentale, en fournissant l'apport fluvial le plus important en Manche (Chiffolleau et al., 2001). La Seine et son estuaire drainent un bassin versant de 78 650 km² (14 % de la superficie nationale) soumis à d'importantes pressions anthropiques. La vallée de la Seine et son estuaire sont d'une importance économique majeure pour la France, notamment par la présence de ses 2 grands

ports maritimes : Le Havre et Rouen. De nos jours, le bassin versant de la Seine concentre 26 % de la population française et 40 % de l'activité économique française (Sources : Seine-Aval).

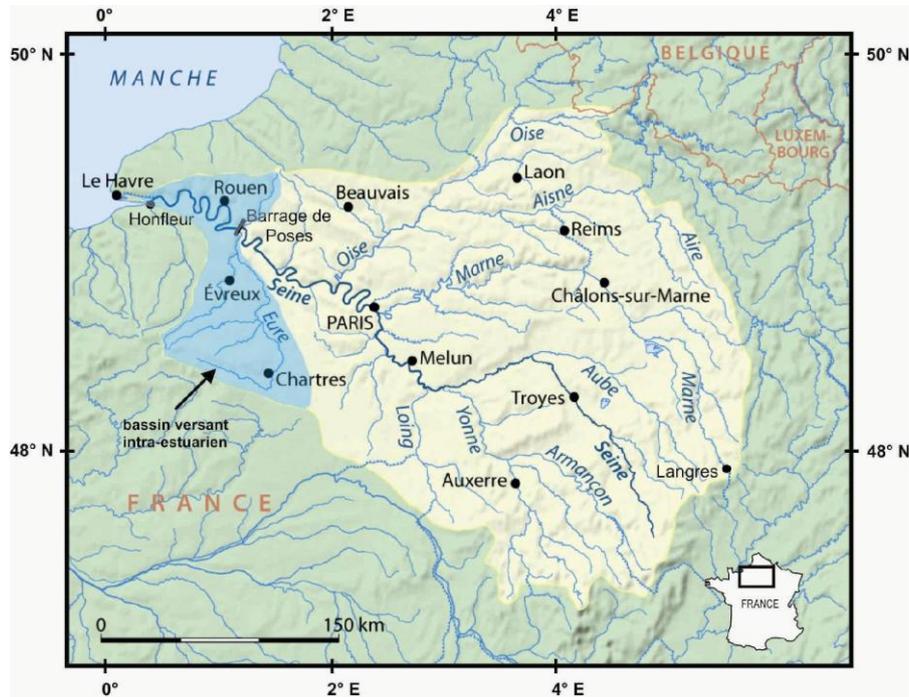


Figure 2.1 : Bassin versant de la Seine comprenant le bassin versant intra-estuarien (zone bleutée) d'une superficie de 11 780 km² (Modifiée d'après NordNordWest, Wikimedia Commons).

1.2.2. Caractéristiques hydrologiques

Le débit liquide de la Seine (**Figure 2.2**) est évalué au barrage de Poses. Le débit moyen annuel est estimé à 450 m³.s⁻¹ (Guézennec, 1999). Durant la dernière décennie, les moyennes annuelles sont comprises entre 331 m³.s⁻¹ et 903 m³.s⁻¹. Les débits instantanés extrêmes ont été de 60 m³.s⁻¹ en octobre 2003 et de 2280 m³.s⁻¹ lors de crues exceptionnelles en mars 2001.

Le débit solide moyen (évalué à partir de la relation entre le débit liquide et la concentration en matières en suspension (MES)), mesuré à Poses (Avoine, 1981, 1982, 1994 ; Guézennec, 1994) est de 600 000 à 700 000 t.an⁻¹. Les apports journaliers sont compris entre quelques centaines de tonnes durant l'étiage et 20 000 à 30 000 tonnes en période de crue (Avoine, 1994).

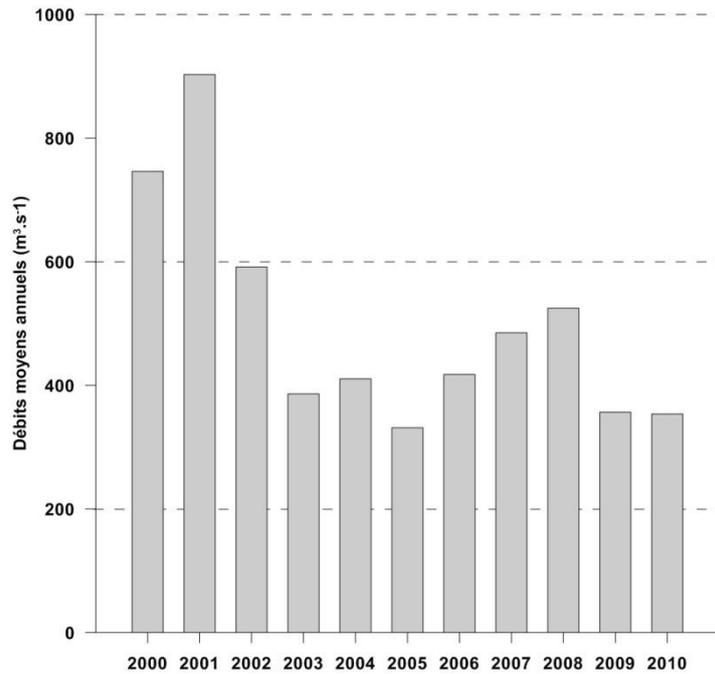


Figure 2.2 : Débits moyens annuels de la Seine au barrage de Poses durant la période 2000-2010 (Données Seine Aval).

L'estuaire de la Seine est un estuaire macrotidal avec une composante de marée de type semi-diurne. Au Havre, l'amplitude de marnage varie entre 3 m pour les mortes eaux et près de 8 m pour les marées de vives-eaux. La marée à l'embouchure de la Seine est caractérisée par sa double "tenue du plein" (la pleine mer dure près de 3 heures) provoquée par une résonance nord-sud de l'onde de marée en Manche. Les courants de marées dans l'estuaire de la Seine sont forts et peuvent atteindre $2,5 \text{ m.s}^{-1}$ durant les grandes marées. Comme dans tous les estuaires, la propagation vers l'amont de la pleine mer est plus rapide que celle de la basse mer, qui dure 6 heures d'Honfleur à Poses. Durant son intrusion dans l'estuaire, l'onde de marée endure une déformation importante en raison de la diminution de la profondeur et de la convergence des rives. Par conséquence, l'onde de marée est dissymétrique, menant à une augmentation de la vitesse du courant de flot par rapport à celui du jusant. La durée du jusant est donc plus longue que le flot (Le Hir et al., 2001). Les volumes oscillants¹ en amont du Pont de Normandie sont d'environ 150 millions de m^3 en vive-eau et deux fois moindre en morte-eau. (Le Hir et al., 2001). L'estuaire est relativement bien abrité des houles originaires de la Manche occidentale. Les vents locaux induisent des vagues dominantes de l'ouest au nord-ouest. Au large de l'estuaire, la période des vagues est de 4 à 5 s, avec une hauteur significative décennale maximum d'environ 5 m (Laboratoire Central d'Hydraulique de France, 1973).

¹ Le volume oscillant correspond au volume d'eau qui entre et sort de l'estuaire à chaque marée.

Comme dans d'autres estuaires macrotidaux, la dynamique des marées contrôle fortement la zone de maximum de turbidité également appelé "bouchon vaseux". Durant les grandes marées et les faibles débits, la quantité de matière en suspension (MES) dans l'estuaire de Seine varie entre 30 000 et 400 000 tonnes, avec des concentrations en MES comprises entre $0,1 \text{ g.l}^{-1}$ et plus de 1 g.l^{-1} . Dans ces conditions, le bouchon vaseux peut s'étendre d'Honfleur à Quilleboeuf, soit environ sur 30 km, l'excursion du centre du bouchon vaseux étant de 20 km, entre le pK² 355 et 335 (**Figure 2.3a**). En période de vives-eaux et lors des crues, le centre du bouchon vaseux évolue du pK 363 à 348 soit environ 15 km (**Figure 2.3b**). A partir de $550 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$, une partie du bouchon vaseux est expulsée à basse mer (Avoine, 1994).

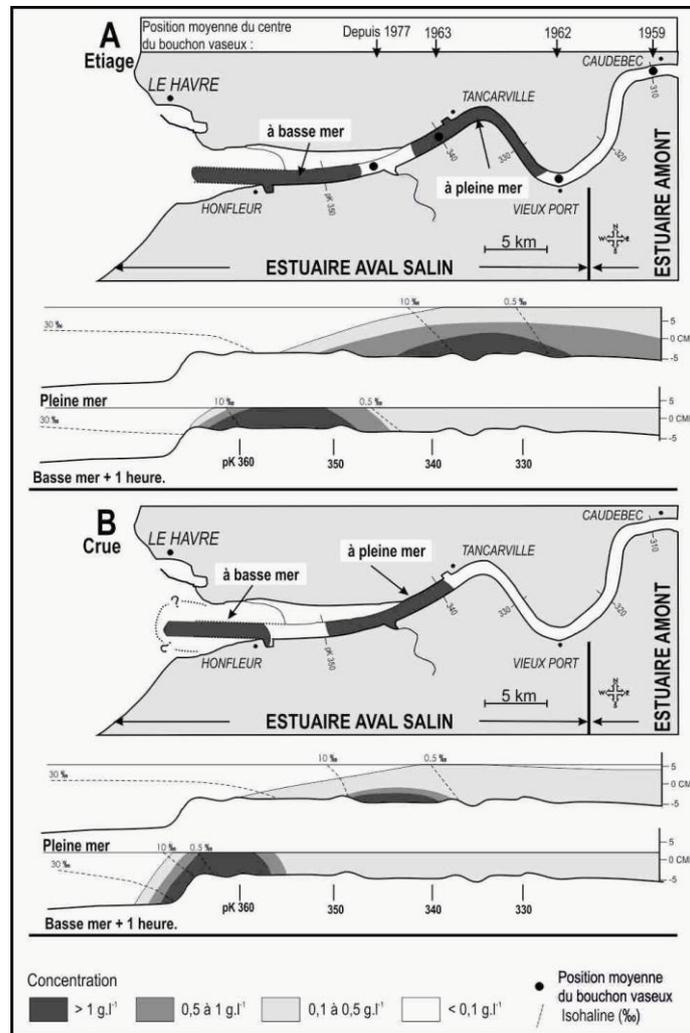


Figure 2.3 : Positions extrêmes du bouchon vaseux, en vives eaux (D'après les données du SAUM (Schémas d'Aptitude et d'Utilisation de la Mer, Avoine, 1981) a : situation d'étiage, b : situation de crue. Les cartes montrent la position de la masse d'eau dont la concentration est supérieure à 1 g.l^{-1} (Lesourd, 2000).

² Point kilométrique

La décantation de ce bouchon vaseux entraîne la formation d'une vase très fluide (environ 100 g.l^{-1}) appelée : "crème de vase", qui pourra se consolider ou bien réintégrer le bouchon vaseux lors d'une période d'érosion. La dynamique de ce bouchon vaseux est directement associée au développement de vasières dans les embouchures et de dépôts fins dans les zones de plateformes immédiatement adjacentes (Avoine, 1981 ; Lesueur, 1992).

1.2.3. Un estuaire aménagé et anthropisé

Depuis le milieu du XIX^{ème} siècle et jusqu'à aujourd'hui, l'estuaire de la Seine a connu de grandes modifications : la création de digues, l'extension du port du Havre avec le projet Port 2000, etc. Tout ces aménagements ont profondément modifié les caractéristiques morpho-sédimentaires de l'estuaire (Avoine, 1981 ; Lesueur et Lesourd, 1999 ; Lesourd, 2000) et sont à l'origine de :

- **la réduction du volume de l'estuaire** : les endiguements ont restreint la section de l'estuaire. Ainsi, le volume oscillant a diminué de 75 %, passant de $870 \times 10^6 \text{ m}^3$ en 1834 à $220 \times 10^6 \text{ m}^3$ en 1980.
- **la réduction des vasières intertidales** : au début du XIX^{ème} siècle, les vasières intertidales s'étendaient sur 130 km^2 , contre 30 km^2 en 2000 (Dauvin et Desroy, 2005 ; Cuvilliez et al., 2009).
- **l'évolution bathymétrique** : la plupart des secteurs de l'embouchure sont en voie de comblement, avec une sédimentation pouvant atteindre localement 9 m en 20 ans (Avoine, 1994). D'autres secteurs en revanche, présentent une érosion pouvant atteindre 4 m en 20 ans (Lesueur et Lesourd, 1999).

L'estuaire de la Seine présente également des niveaux de pollution élevés en métaux lourds et en contaminants organiques venant essentiellement des apports amont (bassin parisien). La contamination métallique est essentiellement due au cadmium, cuivre, zinc et au plomb (Miramand et al., 2001). Ces auteurs montrent également que les bivalves sont principalement affectés par le cadmium, tandis que les copépodes, les crevettes et les poissons présentent des concentrations élevées en cuivre. Le plomb est principalement concentré dans les espèces planctoniques vivants dans l'estuaire de la Seine, notamment *Eurytemora affinis*, qui montre une concentration moyenne de $22 \mu\text{g Pb. g}^{-1}$ de poids sec. La contamination organique est essentiellement liée aux PCB (PolyChloroBiphényles), aux HAP

(Hydrocarbures Aromatiques Polycycliques) et aux pesticides, ce qui place l'estuaire de la Seine parmi les estuaires européens les plus contaminés (Tronczynski, 1999).

En reprenant la définition de Fairbridge (1980), l'estuaire de la Seine (**Figure 2.4**) peut être hiérarchisé en trois secteurs :

- Le **bas estuaire** ou **estuaire marin**, qui s'étend de la limite Est de la baie de Seine à l'aval de Honfleur (pK 365).
- L'**estuaire moyen**, définit la zone de mélange entre eaux douces et eaux salées, où se développe le bouchon vaseux. Cette zone s'étend de l'aval d'Honfleur (pK 365) aux environs de Vieux-Port (Azier, pK 234). Cependant, cette limite amont peut varier en fonction des conditions de marée (*i.e.*, cycle semi-diurne, cycle lunaire) et des conditions hydrologiques (*i.e.*, cycle crue/étiage).
- Le **haut estuaire** (ou **estuaire fluvial**), définit la zone d'eau douce soumise aux oscillations de marée. L'amont de ce secteur est matérialisé par le barrage de Poses (pK 202), limite artificielle à la propagation de la marée.

Dans le cadre de ce travail de thèse, la zone principalement étudiée correspond à l'estuaire moyen.

2. Sites échantillonnés

Les sites échantillonnés s'étendent de Vieux-Port à la Baie de Seine (**Figure 2.4**). L'essentiel des prélèvements a été réalisé dans le cadre des missions **ZOOTRANS** qui s'intègrent dans le projet multidisciplinaire **ZOOSEINE** (rôle du zooplancton dans le fonctionnement de l'écosystème estuarien dans la zone de gradient de salinité : sentinelle du bon état écologique et des changements climatiques) de la phase IV du programme Seine-Aval.

2.1. Zone intertidale

Des échantillonnages en domaine intertidal ont été effectués dans la zone d'influence du bouchon vaseux (entre Honfleur et Vieux Port) les 19 et 20 mars 2008 (**Figure 2.5**). La zone intertidale a été choisie pour effectuer les premiers essais du protocole de travail utilisé au cours de cette thèse, en raison de la facilité d'accès aux sédiments. Ces derniers ont été prélevés en suivant la marée descendante, afin de disposer d'échantillons caractéristiques de la crème de vase inhérente à la dynamique du bouchon vaseux.

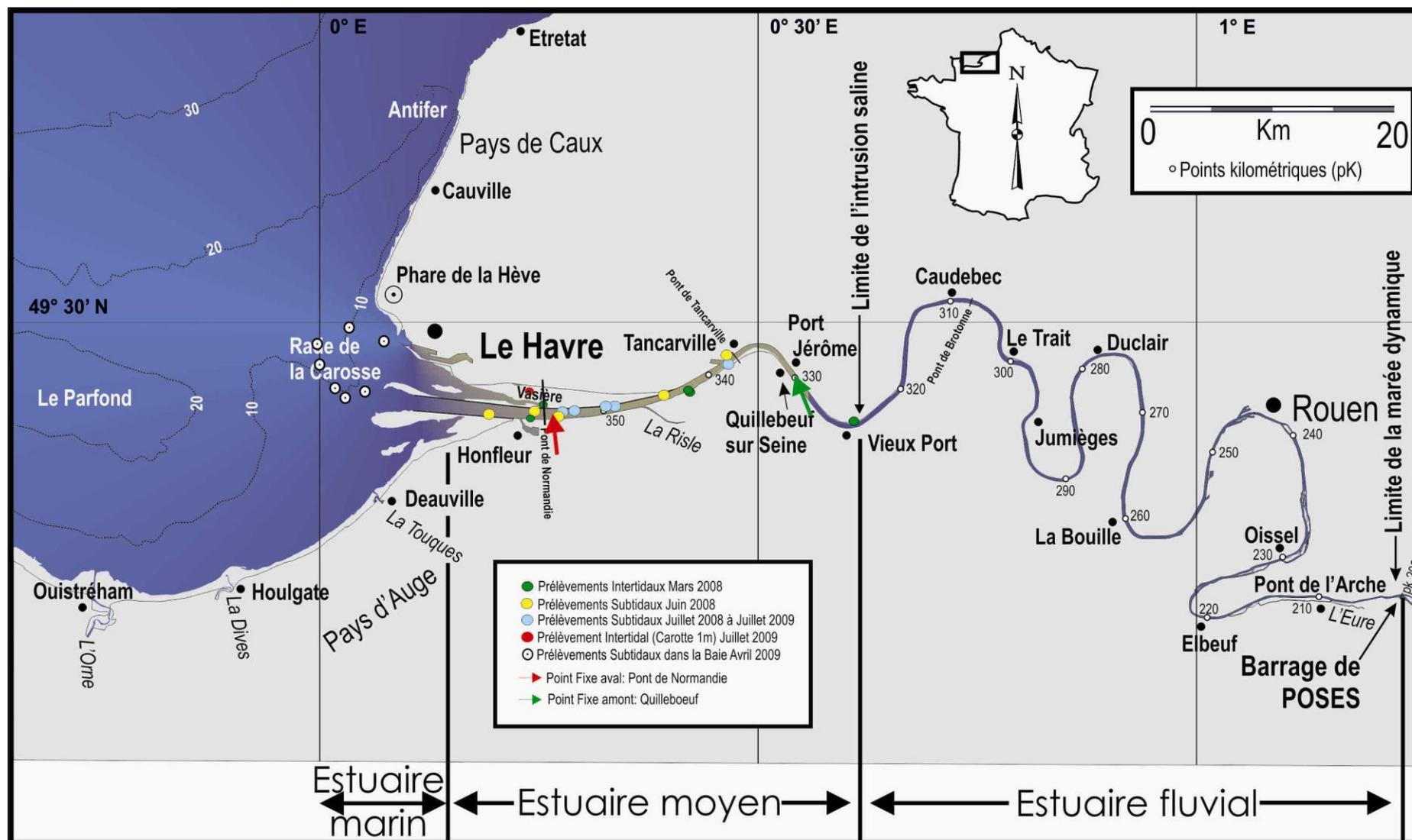


Figure 2.4 : Localisation géographique de l'estuaire de la Seine et de ses différents secteurs. Les stations échantillonnées sont également représentées (Carte adaptée d'après Lesourd, 2000).

En juillet 2009, des prélèvements de sédiments ont été réalisés au niveau de la vasière Nord. Deux carottes longues d'environ un mètre ont été extraites, afin d'estimer l'abondance des œufs de résistance ainsi que la viabilité des œufs dans les couches profondes des sédiments (**Figure 2.5**). Une seule des 2 carottes a été analysée dans la présente étude.

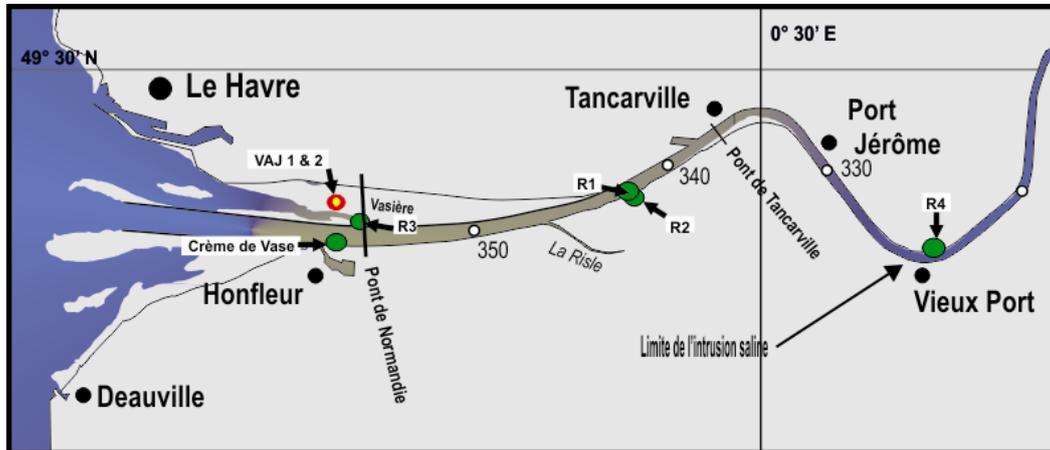


Figure 2.5 : Localisation des stations échantillonnées en zone intertidale. Les coordonnées géographiques ainsi que les dates d'échantillonnages sont précisées en Annexe 1-Tableau

2.2. Zone subtidale

La première campagne **ZOOT1** (juin 2008) a été dévolue à l'exploration de la zone d'étude et au prélèvement d'échantillons sédimentaires, dans le but d'effectuer des essais complémentaires du protocole de travail utilisé au cours de cette thèse (**Figure 2.6**). Au cours de la deuxième campagne **ZOOT2** (juillet 2008), des prélèvements supplémentaires ont été réalisés dans la zone d'étude afin de trouver les stations dont la nature des sédiments (vase fine à vaso-sableuse) (**Figure 2.6**) est susceptible de contenir des œufs de résistance, mais également en fonction de la possibilité de les échantillonner correctement à l'aide du carottier Reineck. Ainsi 5 stations (nommées 10, 11, 12, 20 et 21) ont pu être déterminées afin de caractériser la variabilité temporelle de la distribution des œufs de résistance dans les sédiments de l'estuaire de la Seine (**Figure 2.6**). Ces 5 stations, renommées A, B, C, D & E (**Figure 2.7**), se situent dans la zone du bouchon vaseux (entre Honfleur et le pont de Tancarville) et ont également été échantillonnées au cours des campagnes suivantes (**ZOOT3, 4, 5, 6, 7, 8**). Des prélèvements de sédiments situés dans la zone de la Rade de la Carosse ont également été réalisés au cours de la campagne COLMATAGE (avril 2009), afin d'estimer l'abondance des œufs de résistance à la sortie de l'estuaire (**Figure 2.8**).

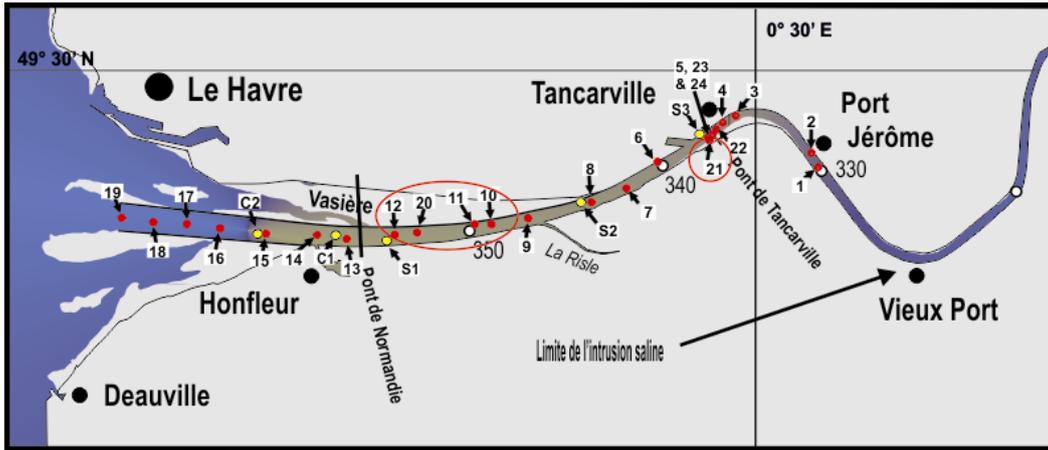


Figure 2.6 : Localisation des stations échantillonnées au cours de la mise en place de la stratégie d'échantillonnage pour le suivi annuel en zone subtidale. Les coordonnées géographiques ainsi que les dates d'échantillonnages sont précisées en Annexe 1-Tableau 2. Les zones cerclées correspondent aux stations choisies pour le suivi temporel de l'abondance des œufs de résistance dans les sédiments de 5 stations.

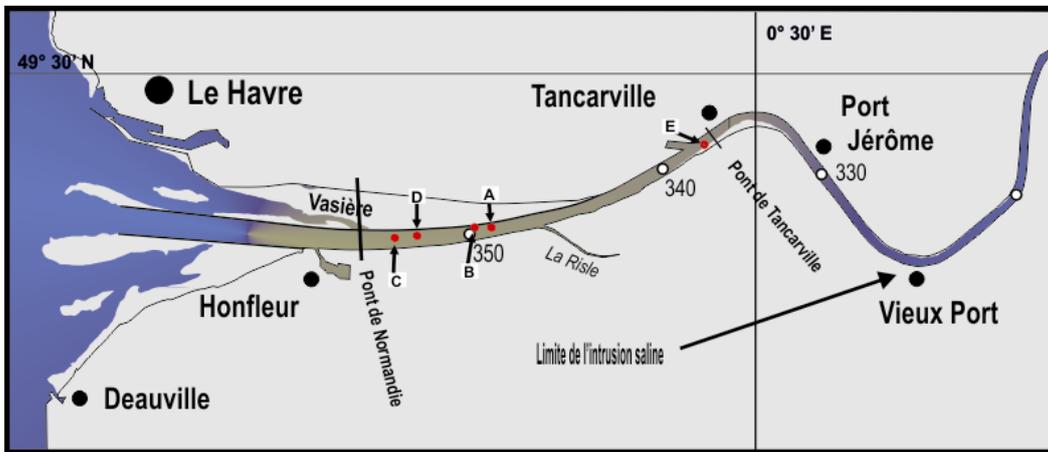


Figure 2.7 : Localisation des stations A, B, C, D et E échantillonnées durant le suivi annuel de la distribution des œufs de résistance de copépodes en zone subtidale. Les coordonnées géographiques ainsi que les dates d'échantillonnages sont précisées en Annexe 1-Tableau 3.

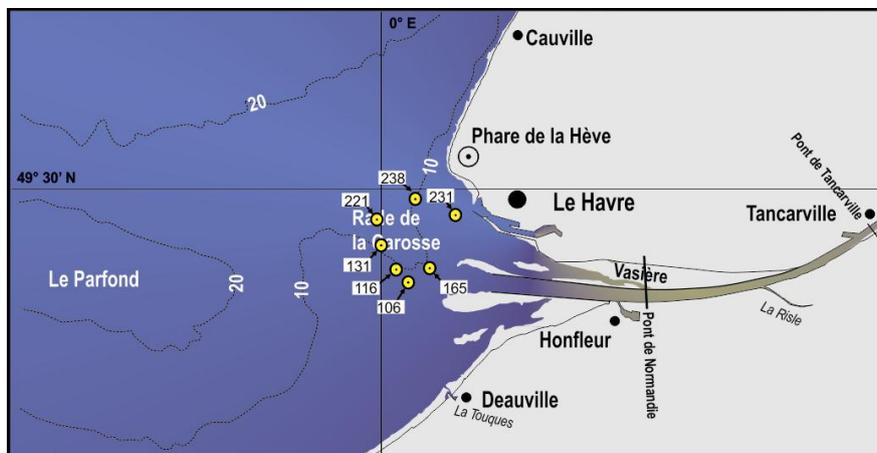


Figure 2.8 : Localisation des stations échantillonnées à l'embouchure de la Seine. Les coordonnées géographiques ainsi que les dates d'échantillonnages sont précisées en Annexe 1-Tableau 4.

II. Méthodes d'échantillonnage et d'analyse descriptive

1. Echantillonnage et analyse du sédiment

1.1. Méthodes de prélèvements

1.1.1. Zone intertidale

Le prélèvement de sédiment a été réalisé à l'aide de tubes de PVC de différents diamètres, directement sur les vasières. Les tubes ont été fermés avec du polystyrène expansé et conditionnés en gaine étanche jusqu'à l'analyse en laboratoire. La crème de vase (nouvellement déposée) a été collectée directement dans des flacons scellés. Ce type de prélèvement correspond aux prélèvements de mars 2008 (R1, R2, R3, R4, crème de vase) et de juillet 2009 (VAJ1 et 2).

1.1.2. Zone subtidale

Tous les prélèvements ont été réalisés à l'étale de basse mer pour s'affranchir des mécanismes de remise en suspension des sédiments. Deux types d'engins ont été déployés.

La benne Shipeck (**Figure 2.9**) a été utilisée afin de se rendre compte de la nature des sédiments, et lorsque la nature des sédiments ne permettait pas l'utilisation du carottier Reineck ($1/58 \text{ m}^2$) (**Figure 2.9**). Elle a été déployée au cours de la campagne **ZOOT1** (S1, S2, S3), et de la campagne **ZOOT2**. Les sédiments recueillis dans la benne ont été intégralement placés dans des sacs étanches puis scellés jusqu'à l'analyse au laboratoire.

Le carottier Reineck a été utilisé au cours de la campagne **ZOOT1** (C1 et C2), pour le suivi saisonnier des stations A, B, C, D, E (**ZOOT2 à ZOOT8**), et au cours de la campagne **COLMATAGE** (106, 116, 131, 165, 221, 231, 238). Les carottes rectangulaires présentant un signe de remise en suspension lors du prélèvement (interface eau-sédiment perturbée) ont été écartées. Au sein de chacune de ces carottes, plusieurs sous-échantillons ont été effectués à l'aide de tubes PVC de diamètres différents, pour diverses mesures à bord ou analyses au laboratoire (cf. **paragraphe 3.1.2**).



Figure 2.9 : Photographies des engins de prélèvements du sédiment (a et b : Carottier Reineck ; c et d : benne Shipeck) utilisés au cours des campagnes ZOOTRANS.

1.2. Analyse du sédiment-Généralités

1.2.1. Zone intertidale

Les différentes carottes échantillonnées ont été utilisées pour la description des faciès sédimentaires (cf. **paragraphe II-1.3**), la réalisation de profils d'oxygène (cf. **paragraphe II-1.4**), le dénombrement des œufs de résistance de copépodes, mais également pour des expérimentations d'incubations de ces œufs.

La crème de vase a été utilisée pour diverses incubations afin de déterminer les espèces émergentes.

1.2.2. Zone subtidale

A partir de chaque carotte rectangulaire issue du carottier Reineck, un sous-échantillonnage a été réalisé. La première carotte (diamètre intérieur de 8 cm) a été utilisée pour la description des faciès sédimentaires (cf. **paragraphe II-1.3**). La seconde carotte (diamètre intérieur de 6 cm) a été collectée pour la réalisation de profils d'oxygène et ainsi

déterminer la profondeur à laquelle se situe la zone anoxique. Sur cette même carotte, des prélèvements ont également été effectués pour déterminer la porosité (**cf. paragraphe II-1.4**).

Enfin, au moins deux carottes (diamètre intérieur de 3,5 cm) ont été sous-échantillonnées dans la carotte rectangulaire dans le but d'extraire les œufs de résistance, à la fois pour en déterminer la distribution verticale et l'abondance, mais également pour les expérimentations de réactivation de ces œufs (**cf. paragraphe III-1**). Au cours de cette étude, certaines des carottes extraites lors des campagnes ont été conservées à basse température (4-5°C), afin d'effectuer une nouvelle extraction plusieurs mois après leur échantillonnage.

Les sédiments échantillonnés à l'aide de la benne Shipeck ont été utilisés pour le calcul de l'abondance et pour les expérimentations de réactivation des œufs de résistance (**cf. paragraphe III-1**).

1.3. Description lithologique

Au laboratoire, les carottes (diamètre intérieur de 8 cm) ont été ouvertes en deux selon une génératrice, photographiées, et une description des caractéristiques texturales (nature sédimentaire : sable, vase) ainsi que des caractéristiques structurales (agencement des faciès entre eux, présence de coquilles, galets mous, traces de bioturbation) ont été réalisées (**Figure 2.10**). En raison de la dynamique sédimentaire intense (forte mobilité des sédiments superficiels), la datation isotopique n'a pas pu être réalisée dans cette étude. D'autres techniques comme la datation géochimique n'ont également pas pu être utilisées en raison d'une part de la mobilité des sédiments, et d'autre part de la pollution anthropique dans l'estuaire de la Seine. Un âge relatif de ces sédiments a donc été déterminé sur la nature des sédiments (texture, structure, degré de compaction, etc.) à partir d'études antérieures sur le même site (Lesourd et al., 2003 ; Lesueur et al., 2003)

La première couche est appelée "**dépôt récent**" et l'âge relatif de ce dépôt est compris entre quelques heures et quelques semaines, au plus (Lesourd, comm. pers.). Il s'agit du dépôt lié au dernier cycle de marée, ou du dernier cycle semi-lunaire. Cela correspond à la phase mobile en mouvement dans l'estuaire, qui peut être de nature vaseuse (crème de vase) ou sableuse (transit de sable sous forme de rides (Lesourd, 2000)).

La seconde couche, nommée : "**dépôt sub-récent**" est une vase plus compacte interlité avec des sédiments plus grossiers (silteux ou sablo-vaseux) et peut être âgée

d'environ quelques mois. Il s'agit d'une sédimentation "classique" alternant vase et sable, caractéristique de fortes variations de l'énergie ; elle est considérée comme la partie "stockée" du faciès sus-jacent "dépôt récent", ce stockage étant permis lors de périodes de faible énergie (mortes eaux, faible débit du fleuve) conjuguées à la présence préalable d'une quantité de matériel sédimentaire significative.

La troisième couche "**dépôt ancien**" est composée d'une vase compacte noire et ancienne, dont l'âge relatif peut être compris entre plusieurs mois à plusieurs années.

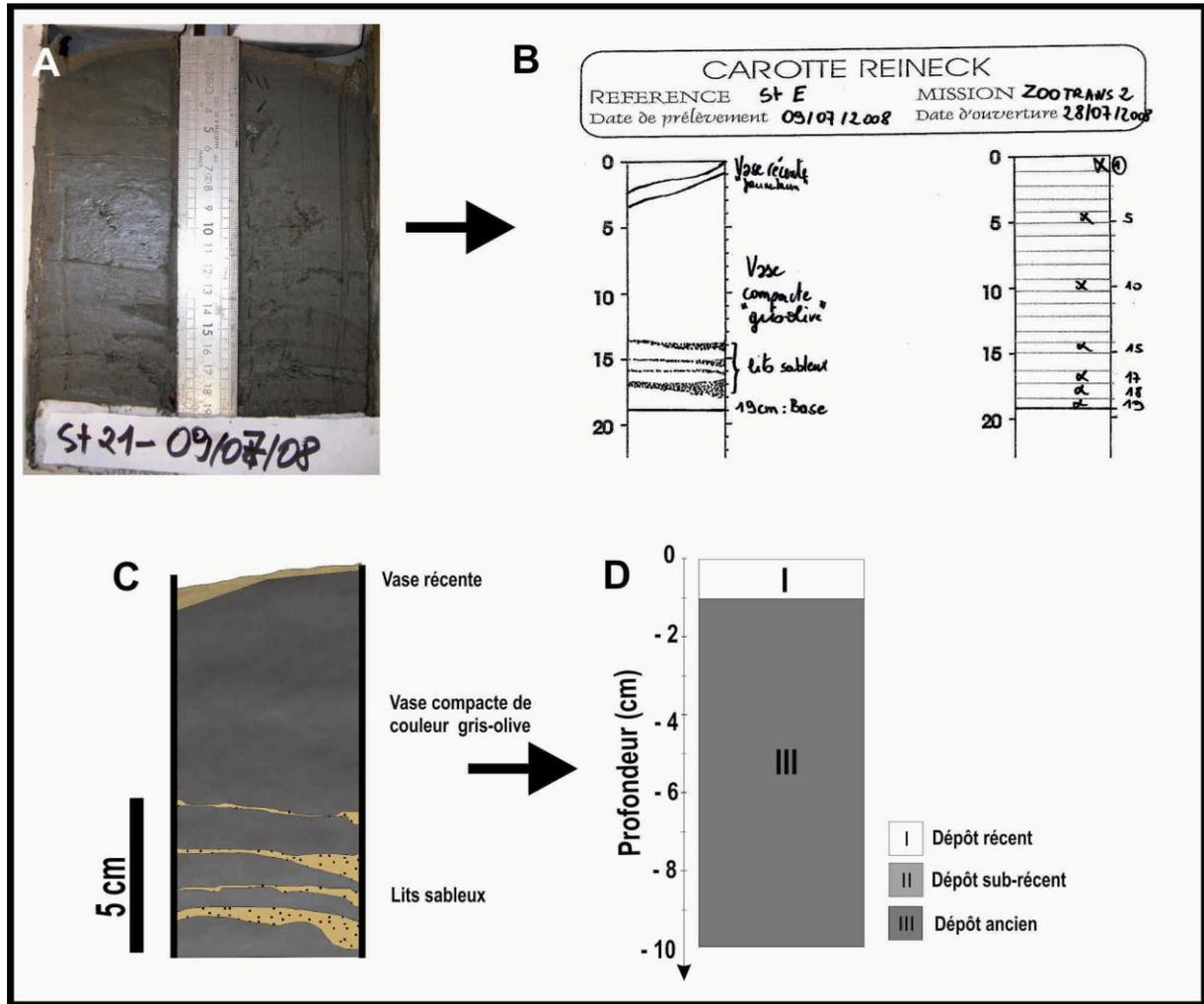


Figure 2.10 : Méthodologie employée pour la description des faciès sédimentaires. A : Photographie de la carotte à l'ouverture ; B : Description des structures sédimentaires ; C : Représentation des différentes structures sédimentaires ; D : Schématisation des types sédimentaires en fonction de leur âge relatif.

Cette couche, que l'on retrouve dans différentes parties de l'estuaire (Chenal Nord, Chenal Sud), correspond au substrat ancien, c'est-à-dire à des dépôts vaseux de fond de chenaux ayant subi un processus de tassement et de consolidation. Cette couche, souvent identifiée à la base des carottes a servi de niveau de référence afin de décrire les variations

temporelles des faciès. Des analyses granulométriques ont été réalisées au moyen du microgranulomètre laser Coulter LS 230 (0,4 μm - 2 mm) selon un protocole classique, les échantillons étant des sédiments frais. Plusieurs réplicats ont été réalisés en vue de juger de la représentativité de l'échantillon. Les résultats ont été confrontés à la base de données des sédiments de l'estuaire (mélangeant analyse au granulomètre laser et tamisage) afin d'apprécier la cohérence des données.

Les sédiments ont fait l'objet d'une classification adaptée :

- Sables : 50-2000 μm ;
- Silts grossiers : 20-50 μm ;
- Silts fins + Argiles : < 20 μm ;

1.4. Mesure de la concentration d'oxygène

Immédiatement après le prélèvement de sédiment au carottier Reineck, les microprofils d'oxygène ont été réalisés sur une sous-carotte (6 cm de diamètre interne) à bord du bateau (**Figure 2.11**) et à l'obscurité. Des microélectrodes de type Clark Unisense Ox100 (Revsbech, 1989) munies d'une cathode de référence interne ont été utilisées. Leur diamètre de tête de 100 μm ainsi que le temps de réponse rapide (95% de réponse en 5 secondes) permettent de mesurer des teneurs en oxygène avec une résolution spatiale de l'ordre de quelques dizaines de micromètres. Cette méthode présente également l'avantage de ne pas déstructurer les sédiments superficiels lors des mesures. La réponse de ces microélectrodes étant linéaire, un calibrage en deux points a été réalisé. Le premier point (0 %) est réalisé en plaçant la microélectrode dans un sédiment anoxique jusqu'à ce que le signal obtenu soit stable. Elle est ensuite placée dans une eau saturée en oxygène (à l'aide d'un bulleur) dont on connaît la température et la salinité (100 %). La concentration en oxygène a été mesurée sur la carotte avec une résolution verticale de 100 ou 200 μm à partir de l'interface eau-sédiment jusqu'à une profondeur variant de 3 à 6 mm. Les pressions partielles en oxygène ont été converties en concentrations en fonction de la salinité et de la température (García et Gordon, 1992).

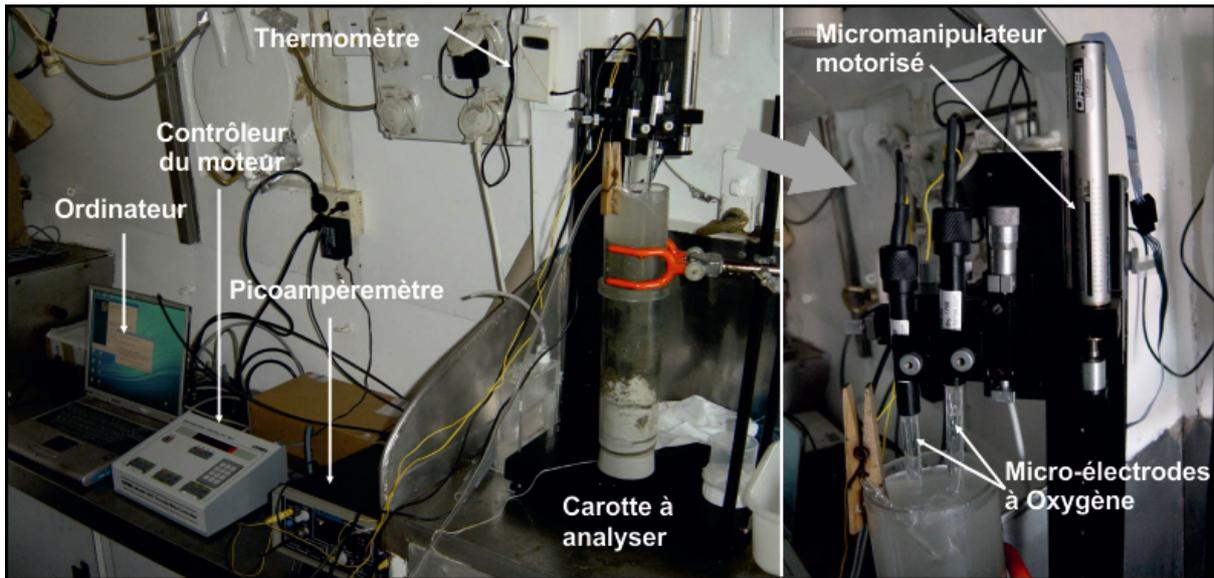


Figure 2.11 : Photographies du dispositif embarqué pour la mesure des microprofils d'oxygène (Photos: Lionel Denis).

La porosité a également été mesurée sur les carottes ayant servi à la détermination des profils verticaux d'oxygène. Le premier centimètre de sédiment a été découpé en tranches horizontales tous les millimètres, puis tous les 5 millimètres jusqu'à une profondeur de 5 cm. Les tranches obtenues ont été placées individuellement dans des flacons pré-pesés (Poids Vide noté P.V.). De retour au laboratoire, les flacons ont été pesés afin de déterminer le poids humide (noté P.H.) du sédiment, avant d'être placés à l'étuve pendant 72 heures à 60°C. Le poids sec (noté P.S.) a été déterminé par une nouvelle pesée.

La porosité a été calculée selon la formule proposée par Manhein et al. (1974) :

$$\varphi = \frac{P.H. - P.S. / m_{H_2O}}{\left[P.H. - P.S. / m_{H_2O} \right] + P.S. - P.V. / m_{séd}}$$

avec $m_{H_2O} = 1,02 \text{ g.cm}^{-3}$ et $m_{séd} = 2,65 \text{ g.cm}^{-3}$ (Mackin et Aller, 1984).

Sur la base des mesures de porosité et des microprofils verticaux d'oxygène, la distribution en profondeur de la consommation nette d'oxygène a été calculée en utilisant le modèle numérique Profile développé par Berg et al. (1998) et largement employé depuis (Grenz et al., 2003 ; Flipo et al., 2007). Ce modèle est basé sur la méthode des moindres carrés et s'adapte aux profils d'oxygène mesurés à l'équilibre en supposant un nombre

croissant de zones de production et/ou de consommation (jusqu'à 12 zones). Les différents découpages sont comparés grâce à un test statistique (test de Fisher) : l'ajustement le plus réaliste (ayant une probabilité inférieure à 0,1 % d'être différent du profil mesuré) est retenu et permet de reproduire la distribution verticale de la concentration d'oxygène mesurée (pour plus de détails, cf. Berg et al., 1998). Pour chaque couche, ce logiciel calcule la balance entre la production et la consommation d'oxygène (à savoir la production nette, l'étendue de ces zones et les flux résultant à travers l'interface eau-sédiment). Pour ces calculs, les deux conditions limites choisies ont été les concentrations d'oxygène au-dessus du sédiment (celle de l'eau surnageante) et en profondeur (zone anoxique). Les taux de consommation d'oxygène pour chaque couche ont été intégrés verticalement pour estimer le taux global de consommation d'oxygène par unité de surface.

Les protocoles décrits ci-dessus (cf. **paragraphe 3.1.3 et 3.1.4**) ont été utilisés dans leur intégralité pour le suivi saisonnier des 5 stations situées dans la zone du bouchon vaseux (stations A, B, C, D et E). Pour les autres échantillons, ces protocoles n'ont pas été, ou seulement en partie utilisés en fonction des contraintes de temps ou de matériels.

2. Echantillonnage du plancton

Pour relier les fluctuations saisonnières d'abondance des œufs de résistance dans le sédiment à la dynamique des populations de copépodes dans la colonne d'eau, le zooplancton a été prélevé selon un protocole développé par notre équipe (Devreker et al., 2008) tout au long des campagnes ZOOTRANS décrites précédemment. Dans cette optique, deux points fixes ont été choisis (**Figure 2.4**). Le point aval situé près du Pont de Normandie (49°26'047 N 0°17'093 E) et le point amont situé à Quilleboeuf (49°28'445 N 0°31'681 E) ont été échantillonnés au cours des campagnes de l'année 2008 (**ZOOT1 à ZOOT4**). Seul le point aval a été échantillonné durant l'année 2009. Une partie des échantillons de zooplancton ont été analysés dans le cadre de la thèse de Delphine Beyrend-Dur (2010).

Le zooplancton a été échantillonné 1 m sous la surface et 1 m au dessus du fond en utilisant une bouteille Niskin de 5 L, fixée au filin sur lequel était attachée la sonde CTD (Conductivity Temperature Depth) (**Figure 2.12**). La fréquence d'échantillonnage a été fixée à 20 minutes. Immédiatement après prélèvement, les échantillons recueillis sur un filet de 40 µm de vide de maille ont été concentrés dans un flacon de 500 ml et fixés avec une solution à 5 % de formaldéhyde. De retour au laboratoire, l'intégralité des organismes

zooplanctoniques présents dans l'échantillon a été comptée sous une loupe binoculaire, après coloration au Rose Bengale. Un comptage et une détermination de toutes les espèces, ainsi que de tous leurs stades de développement ont été effectués.

Afin de décrire les conditions environnementales au moment des prélèvements de plancton, plusieurs paramètres ont également été mesurés au cours de ces campagnes.

3. Mesures des paramètres du milieu

3.1. Paramètres physiques

Les mesures des vitesses et des directions du courant ont été enregistrées tout au long de la période d'échantillonnage en utilisant un ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler) afin d'identifier chaque phase de la marée. La salinité et la température ont été mesurées avec une sonde CTD de type Seabird 25. Les valeurs de ces paramètres aux profondeurs d'échantillonnage ont été obtenues en moyennant l'ensemble des données entre 10 cm au dessus et en dessous de chaque profondeur échantillonnée à la bouteille Niskin (i.e. près de la surface et près du fond) à partir des profils CTD.

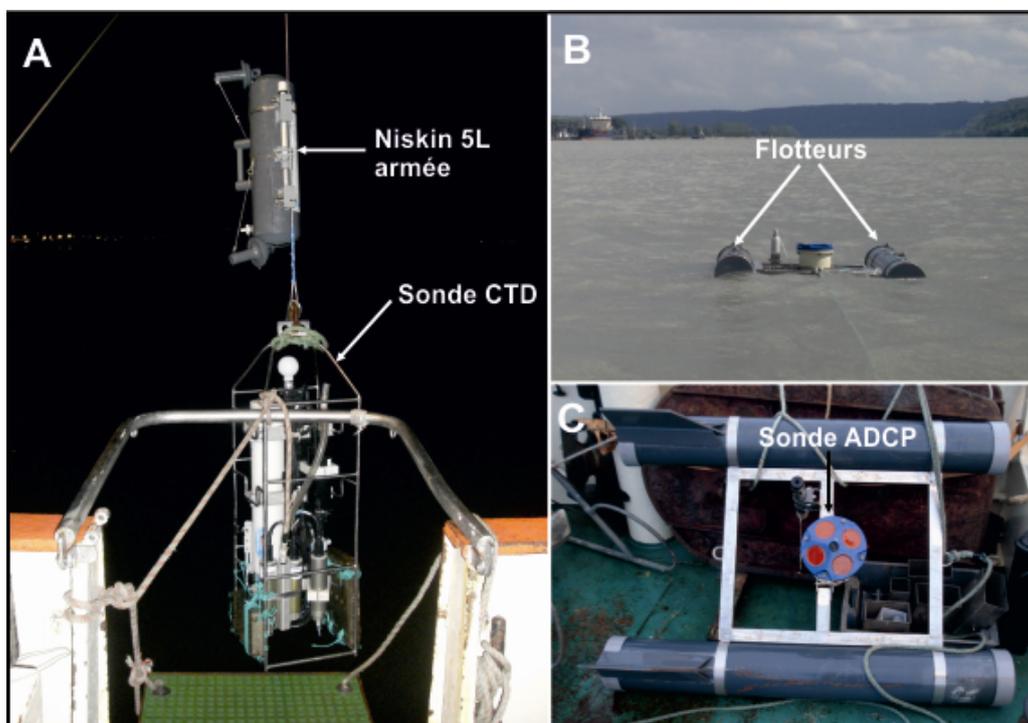


Figure 2.12 : Photographies des appareils de mesure. A : Sonde CTD Seabird 25 sur laquelle est attachée la bouteille Niskin 5L ; B : Vue de la sonde ADCP déployée à l'arrière du bateau, permettant de mesurer la vitesse du courant sur toute la colonne d'eau ; C : Vue de la tête de la sonde ADCP.

3.2. Matière en suspension, chlorophylle *a*, et phytoplancton

Ces paramètres ont été mesurés toutes les heures, au fond et à la surface, durant l'échantillonnage du zooplancton. La matière en suspension (MES) a été mesurée à partir d'un volume de 250 ml d'eau filtrée sur filtres Whatmann GF/C préalablement pré-pesés. De retour au laboratoire, les filtres ont été placés à l'étuve (~ 24 h à 60°C) avant d'être pesés de nouveau. La différence permet ainsi de quantifier la MES, ramenée ensuite à une concentration par litre d'eau (mg.l^{-1} ou g.l^{-1}). Pour l'analyse de la quantité de chlorophylle *a*, 250 ml d'eau ont également été filtrés sur filtres Whatmann GF/C. Les filtres ont ensuite été congelés et stockés à l'obscurité jusqu'à l'analyse. Pour les campagnes **ZOOT1** à **ZOOT5**, la concentration en chlorophylle *a* a été mesurée par la méthode fluorimétrique de Holm-Hansen et Rieman (1978) après l'extraction des filtres dans du méthanol pur. A partir de la campagne **ZOOT6**, la concentration en chlorophylle *a* a été mesurée selon le protocole national SOMLIT, après extraction des filtres dans de l'acétone à 90 %. Enfin, 250 ml d'eau ont été fixés au Lugol dans des flacons en plastique et conservés à l'obscurité pour une détermination ultérieure des espèces phytoplanctoniques par le Dr. F. Gómez.

III. Traitements du sédiment

1. Extraction des œufs

1.1. Zone intertidale

Pour effectuer l'extraction des œufs à partir de la crème de vase, 3 échantillons d'environ 25 ml ont été préparés. Les carottes sédimentaires (diamètre interne de 3,5 cm) des stations R1, R2, R3 et R4 ont été découpées en tranches de 1 cm d'épaisseur sur les cinq premiers centimètres. Pour les carottes conservées durant deux ans, un découpage centimétrique a été réalisé sur les dix premiers centimètres.

La carotte longue d'un mètre a été découpée à l'issue de la description lithologique en 10 couches selon l'agencement des faciès entre eux. Dans chacune de ces couches, environ 10 ml de ce sédiment a été utilisé immédiatement et après un stockage de 3 mois à basse température.

1.2. Zone subtidale

Les carottes échantillonnées lors de la campagne **ZOOT1** (C1 et C2) ont été découpées tous les centimètres sur toute la hauteur de sédiment (14 et 11 cm, respectivement). Pour chacune des stations échantillonnées à l'aide de la benne Shipeck (S1, S2 et S3) environ 23 cm³ de sédiment ont été préparés pour l'extraction.

Les carottes échantillonnées durant la campagne **Colmatage** ont été découpées tous les deux centimètres sur l'intégralité de la carotte (de 10 à 20 cm). Un échantillon de 2,9 cm³ a été prélevé pour quantifier l'abondance sur chacune de ces couches.

Les carottes (diamètre interne de 3,5 cm) ont été découpées en tranches de 1 cm d'épaisseur sur les dix premiers centimètres pour les campagnes **ZOOT2** à **ZOOT4**, puis chaque couche a été scindée en trois sous-échantillons (1,43 cm³ pour chaque sous-échantillon). Cependant, pour les carottes conservées à basse température durant une longue période (c'est-à-dire onze mois pour la campagne de juillet 2008 (**ZOOT2**) et quatre mois pour celle de septembre 2008 (**ZOOT4**), l'intégralité de la couche a été analysée (9,62 cm³). Pour les campagnes **ZOOT5** à **ZOOT7**, le découpage vertical a été effectué avec une

résolution verticale de deux centimètres sur l'intégralité de la carotte (soit de 7 à 22 cm). Pour chaque carotte, trois sous-échantillons ont été réalisés par tranche.

Les œufs de résistance ont été extraits des échantillons de sédiment en utilisant le protocole adapté de la méthode d'Onbé (1978). Les échantillons ont été rincés à l'eau de mer diluée (salinité de 15) à travers une soie de 200 µm de vide de maille (afin d'exclure les œufs de cladocères et autres grosses particules), puis à travers une soie de 50 µm de vide de maille (pour exclure les particules fines). Le résidu restant sur cette soie a été transféré dans des tubes avec une solution saturée de saccharose et d'eau distillée (1/1) et puis centrifugé à 5000 tr/min durant six minutes. Le surnageant a ensuite été rincé avec de l'eau de mer diluée à travers une soie de 50 µm. Les œufs de crustacés présents sur la soie ont été quantifiés avec une cellule de comptage sous une loupe binoculaire, et ont ensuite été transférés dans des cristallisoirs.

La méthode a d'abord été validée à partir de plusieurs types de sédiments prélevés dans l'estuaire de la Seine avant son application dans la présente étude.

2. Réactivation des œufs

Les différents protocoles employés dans cette étude visent à quantifier les éclosions et identifier les nauplii émergents. En raison des contraintes de temps, les protocoles utilisés pour la réactivation des œufs pour les échantillons prélevés en zone intertidale (R1, R2, R3, R4, crème de vase, VAJ2) ou en zone subtidale (C1, C2, S1, S2, S3, 106, 116, 131, 221, 231, 238) sont sensiblement différents du protocole utilisé dans la cadre de l'étude du suivi saisonnier des stations A, B, C, D et E au cours des campagnes **ZOOT2** (juillet 2008), **ZOOT3** (septembre 2008), **ZOOT4** (novembre 2008), **ZOOT5** (février 2009), **ZOOT6** (avril 2009) et **ZOOT7** (juin 2009). Ils sont présentés ci-après :

2.1. Zone intertidale

Après extraction des 3 échantillons de crème de vase, l'intégralité des œufs a été incubée dans des cristallisoirs remplis d'eau de mer diluée à 5, 15 et 25 de salinité à une température de 10°C et sous un cycle jour : nuit de 12 : 12 pendant 21 jours.

Pour les stations R1 à R4, deux types d'incubations ont été réalisés :

- environ 30 œufs ont été placés pour chaque station et chaque profondeur à une salinité de 25, sous un cycle jour : nuit de 12 : 12 et à une température de 10°C,
- les œufs restant pour chacune des couches et des stations ont également été incubés dans les mêmes conditions afin de révéler la diversité des espèces présentes,

Les œufs ont ensuite été placés à l'obscurité et à basse température (4-5°C) pendant 10 jours, à partir du moment où plus aucune éclosion n'était observée. A l'issue de cette phase, l'eau dans les cristallisoirs a été renouvelée et les œufs ont été placés à 13°C sous un cycle jour : nuit de 12 : 12. La durée totale d'incubation totale pour ces 4 stations a été de 33 jours. Le suivi de l'éclosion des nauplii a été réalisé quotidiennement.

Pour la carotte longue d'un mètre (VAJ2), une fois extraits et comptés, les œufs ont ensuite été transférés dans des cristallisoirs avec de l'eau de mer diluée à 15 de salinité et incubés à 16°C sous un cycle jour : nuit de 16 : 08. Le suivi a été réalisé pendant 60 jours, avec une observation des éclosions tous les deux jours environ. Les œufs non-éclos ont ensuite été placés à l'obscurité et à basse température durant un mois, avant d'être replacés dans les conditions précédentes. Après trois mois à basse température, le protocole décrit ci-dessus a également été utilisé.

2.2. Zone subtidale

Les œufs de résistance extraits à partir des sédiments des stations C1, C2, S1, S2, et S3 de la campagne **ZOOT1** ont été incubés dans des cristallisoirs avec de l'eau de mer diluée à 15 de salinité et incubés à 16 °C sous un cycle jour : nuit de 16 : 08. Tous les deux jours, une observation des éclosions a été réalisée pendant un mois jusqu'à ce que plus aucune éclosion ne survienne.

Pour chacune des 7 stations de la campagne **COLMATAGE** (106, 116, 131, 165, 221, 231 et 238), le reste du sédiment de la carotte non utilisée pour le calcul de l'abondance a été tamisé sur une soie de 500 µm afin de le débarrasser de sa faune benthique (annélides, ophiures, amphipodes, etc.). La fraction inférieure à 500 µm a ensuite été placée dans un bécher de 2L avec de l'eau de mer diluée à 15 de salinité. Les béchers munis de bulleurs ont été placés dans une chambre thermostatée (± 17 °C, et sous un cycle jour : nuit de 16 : 08). A

trois reprises durant une période de 45 jours, l'eau surnageante a été tamisée sur une soie de 50 μm et analysée pour identifier les espèces présentes. L'eau a été renouvelée après chaque "tamisage".

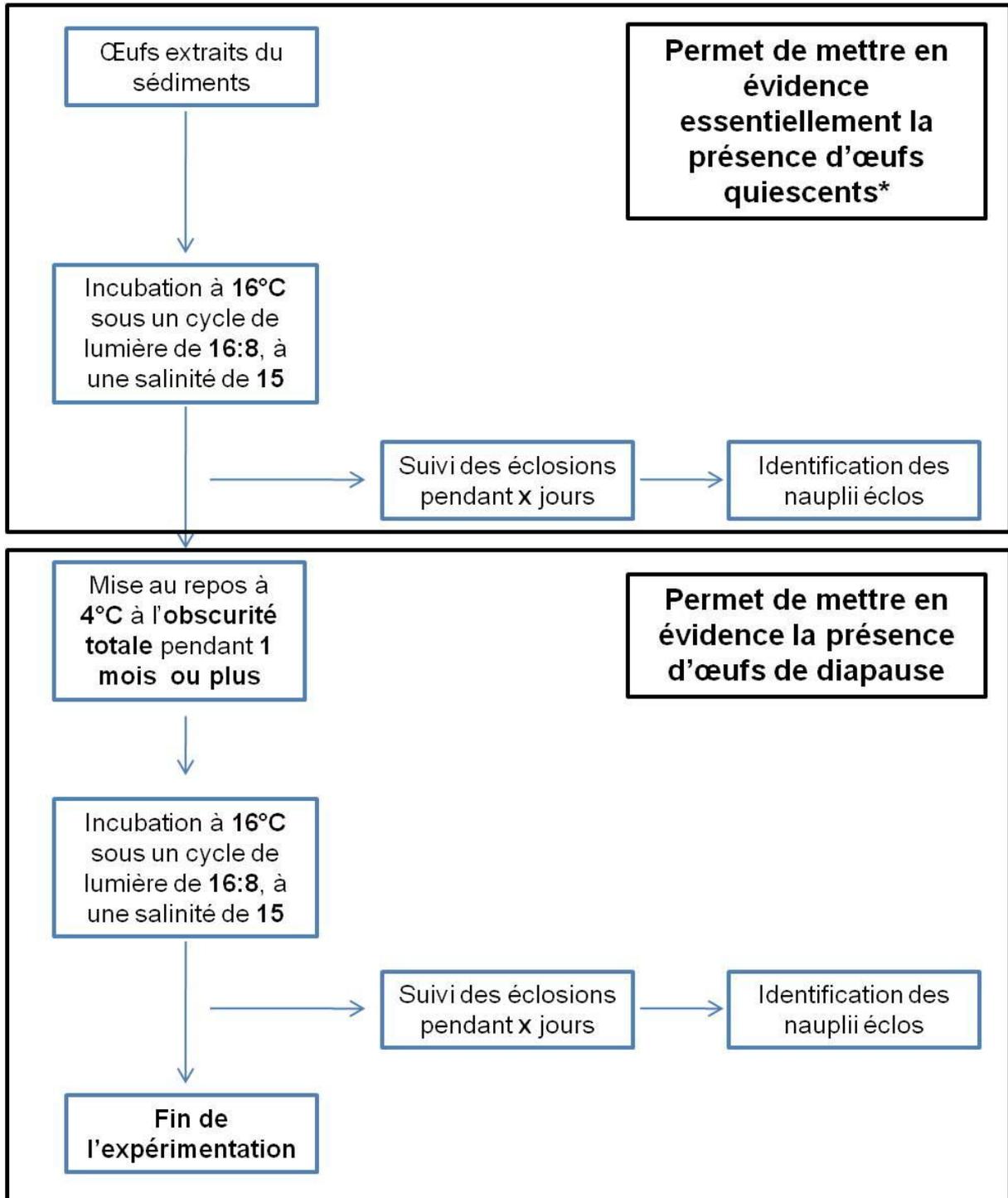
Une fois extraits et comptés, les œufs ont été placés dans des cristallisoirs avec de l'eau de mer diluée (salinité de 15), incubés à une température d'environ 16 °C et sous un cycle jour : nuit de 16 : 08. Les cristallisoirs ont été quotidiennement observés sous loupe binoculaire afin de relever les éclosions, et déterminer les espèces écloses. Après un certain temps, quand plus aucune éclosion n'apparaît, les cristallisoirs sont placés à basse température (4-5 °C) pour une période d'un mois avant d'être replacés dans les conditions décrites précédemment (**Figure 2.13**). Ce passage à basse température, également appelé phase réfractaire, a pour objectif de permettre le "réveil" des œufs qui seraient en diapause. Un suivi quotidien identique à celui précédemment décrit est alors effectué, jusqu'à ce que les œufs non éclos soit considérés comme des œufs de super-diapause ou non-viables. Le même protocole (décrit ci-dessus) a également été utilisé pour les carottes conservées à basse température pendant 11 mois (**ZOOT2**) et 4 mois (**ZOOT4**).

3. Analyses statistiques

Afin de réaliser des comparaisons inter stations, inter dates, les profondeurs de pénétrations d'oxygène, mais également les abondances ont été testées avec le **test t de Student** à partir des données non transformées.

Afin de comparer les valeurs de succès d'éclosion relevées immédiatement après extraction ou après un mois à basse température entre les différentes dates, un test non paramétrique de **Kruskal-Wallis** a été utilisé. Un test non paramétrique de **Wilcoxon** a été utilisé pour comparer les valeurs d'abondances entre deux groupes (immédiatement après extraction et après un mois à basse température) pour chacune des couches et des stations.

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel Statistica 8.0.



x: est le nombre de jours pendant lequel des éclosions ont lieu

Figure 2.13 : Protocole d'incubation des œufs permettant de mettre en évidence les œufs quiescents et de diapause.* quiescents évoque également des œufs de diapause qui auraient déjà achevé leur phase réfractaire au moment de l'échantillonnage.

Chapitre 3 : Etude exploratoire de la répartition spatiale des œufs de résistance

Ce chapitre a pour objectif de présenter les résultats issus de l'étude exploratoire entreprise au cours de cette thèse sur la présence des œufs de résistance de copépodes calanoïdes dans l'estuaire de la Seine.

Pour atteindre cet objectif, nous allons présenter dans un premier temps, les résultats issus des différents prélèvements effectués en zone intertidale ; puis dans un second temps ceux issus des prélèvements effectués en zone subtidale.

I. Zone intertidale

1. De Honfleur à Vieux Port

Les prélèvements ont été effectués dans la zone du gradient de salinité (entre Honfleur et Vieux-Port), zone à priori la plus favorable à la découverte de formes de résistance dans les sédiments. Cette étude exploratoire s'est déroulée en zone intertidale pour sa facilité d'accès, et quatre sites ont été échantillonnés : R1, R2, R3, R4 (**cf. Chapitre 2, Annexe 1 pour les coordonnées géographiques**). Les sites R1 et R2 correspondent respectivement à la partie basse (soumise régulièrement au phénomène d'immersion/émersion, lié à la marée) et à la partie haute (rarement recouverte par la marée) de la vasière Epi de la Roque. La station R3 se situe sur le haut de la vasière Nord, à proximité du Pont de Normandie. La station R4 (Vieux-Port) se situe à la limite amont de l'intrusion saline et du bouchon vaseux. Pour chacune de ces 4 stations, plusieurs carottes sédimentaires ont été réalisées. Finalement, de la crème de vase a été échantillonnée en bordure de chenal à proximité d'Honfleur.

1.1. Caractéristiques sédimentaires et profils d'oxygène

1.1.1. Caractéristiques sédimentaires

Les faciès sédimentaires observés sur chacune des 4 stations R1, R2, R3 et R4 sont représentés ci-dessous (**Figure 3.1**). Les stations R1 et R2 présentent une couche de vase récente dans leur partie sommitale suivie d'un ensemble homogène de vase plus compacte de couleur gris-olive (Station R1), ou d'une alternance de couches vaso-sableuses (Station R2).

La station R3 est constituée d'un ensemble de vase compacte noire présentant des traces de bioturbation sur l'intégralité de la hauteur échantillonnée (zone plus claire). La station R4 présente du bas vers le haut une alternance sablo-vaseuse, un net lit sableux et une vase présentant une forte proportion de sédiments plus grossiers (sablo-silteux), entrecoupée de fins lits sableux.

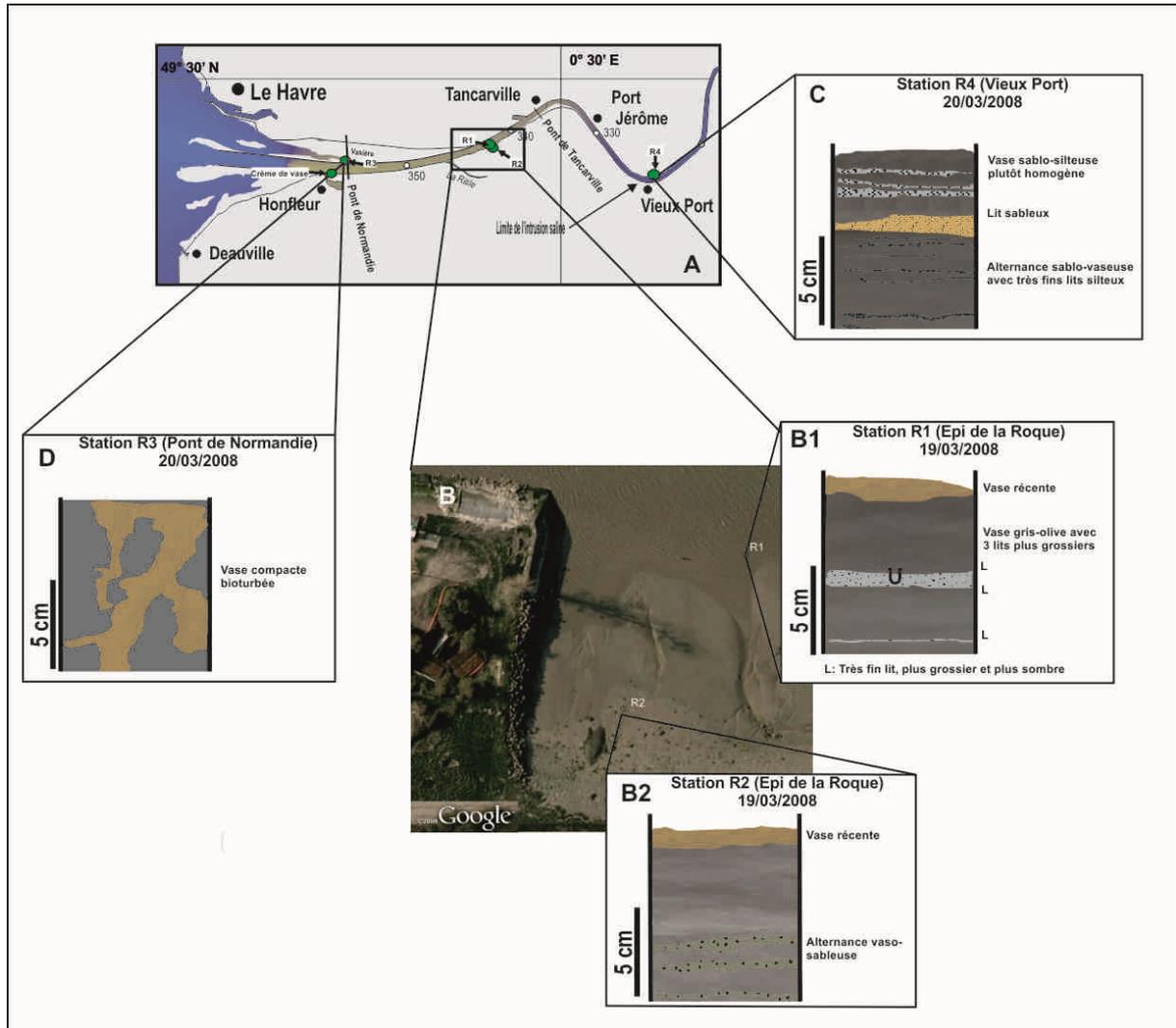


Figure 3.1 : A : Cartographie de la zone échantillonnée. B : Vue satellitaire de la zone où les stations R1 et R2 ont été échantillonnées. B1, B2, C et D : Description des faciès sédimentaires pour les stations R1, R2, R3 et R4.

Chacun des lithofaciès présentés ci-dessus est cohérent avec ceux précédemment décrits en estuaire de Seine (Lesourd, 2000). Les conditions hydrologiques de la Seine (faible débit fluvial) font que le bouchon vaseux reste cantonné dans le chenal de navigation, entraînant un envasement progressif que nous observons en R1 et R2. La station R3 est caractéristique de la Vasière Nord et présente de ce fait une vase assez ancienne (quelques

mois). La station R4 est représentative des conditions hydrologiques de la Seine et de ses apports du fait de la non expulsion du bouchon vaseux.

1.1.2. Profils d'oxygène

Tous les microprofils d'oxygène montrent un patron similaire avec des concentrations à la surface proches de celles observées à saturation dans la colonne d'eau et une forte diminution avec la profondeur (**Figure 3.2**). La profondeur de pénétration de l'oxygène n'est pas significativement différente (test t ; $p > 0,05$) entre les stations (moyenne de 3,43 ; 3,45 ; 3,83 et 3,75 mm respectivement selon les stations R1, R2, R3 et R4).

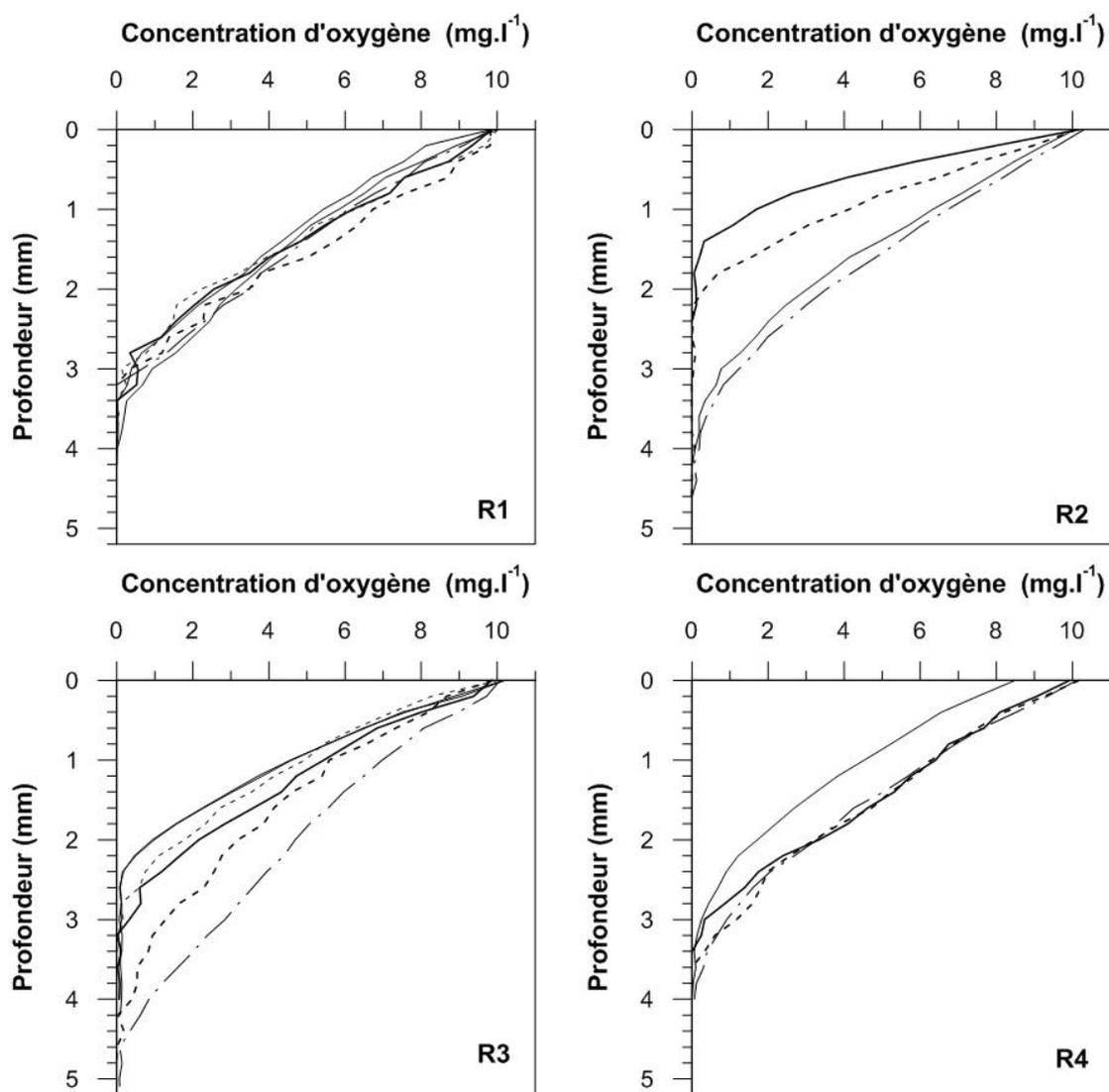


Figure 3.2 : Profils verticaux de la concentration en oxygène dans les sédiments superficiels (5 premiers millimètres) pour chacune des 4 stations échantillonnées. Les différentes courbes correspondent aux différents réplicats retenus sur chacune des stations (6 pour les stations R1 et R3, 4 pour les stations R2 et R4).

1.2. Abondance et Succès d'éclosion

Dans le cadre de cette étude, l'abondance des œufs de copépodes calanoïdes a été calculée immédiatement après extraction (Figure 3.3A) ou après un stockage des carottes sédimentaires à basse température durant deux années (Figure 3.4A).

1.2.1. Abondance

Les abondances moyennes observées sur les 5 premiers centimètres sont respectivement de $1,40 \pm 0,32$; $1,6 \pm 1,02$; $0,85 \pm 0,46$ et $0,05 \pm 0,02 \times 10^7$ œufs.m⁻³ pour les stations R1, R2, R3 et R4. L'abondance moyenne de la station R4 est significativement plus faible (test t ; p < 0,05) que celle observée pour chacune des trois autres stations. Verticalement, les œufs de copépodes calanoïdes présentent une abondance maximale à environ 4-5 cm de profondeur (Figure 3.3A).

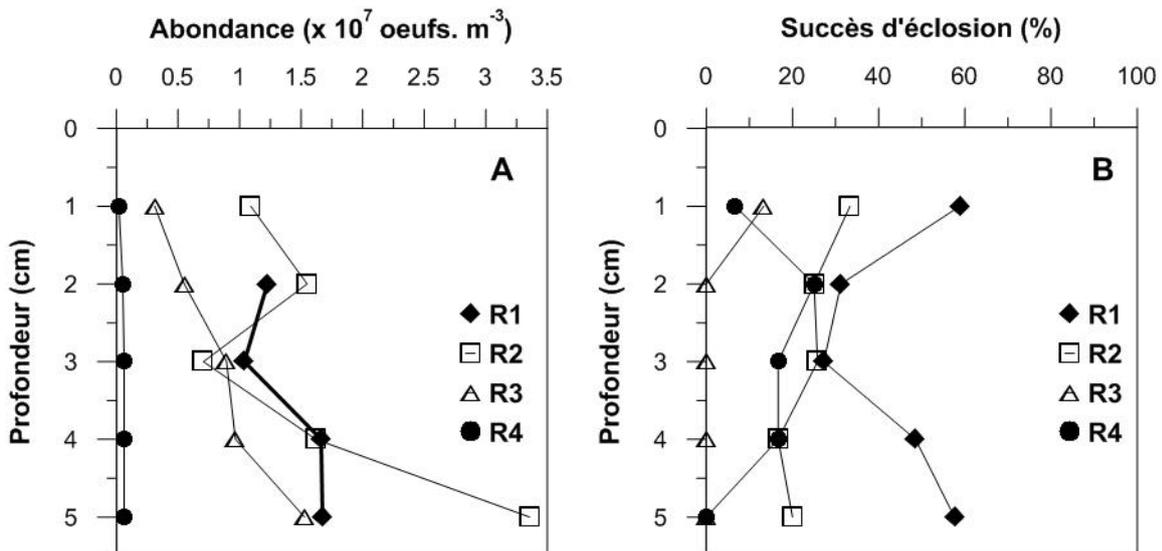


Figure 3.3 : Profils verticaux de l'abondance (A) des œufs de résistance de copépodes dans les 5 centimètres superficiels, ainsi que le succès d'éclosion (B) observé après 11 jours d'incubation (succès d'éclosion calculé à partir de l'incubation d'une trentaine d'œufs par couche et par station). Les losanges, carrés, triangles et cercles indiquent respectivement les stations R1, R2, R3 et R4.

Deux années après le prélèvement, des répliquats conservés à basse température ont été analysés. Sur les 10 premiers centimètres, les abondances moyennes sont respectivement de $2,19 \pm 0,96$; $0,30 \pm 0,23$; $0,09 \pm 0,09$ et $0,04 \pm 0,03 \times 10^7$ œufs.m⁻³ pour les stations R1, R2, R3 et R4. Les abondances moyennes sont significativement plus grandes pour les stations R1 et R2 que pour les stations R3 et R4 (test t ; p < 0,05).

Verticalement, un pic est observé à 10, 7, 6 et 2 cm, respectivement pour les stations R1, R2, R3 et R4 (**Figure 3.4A**).

1.2.2. Succès d'éclosion

Après 11 jours d'incubation à 10°C, des éclosions sont observées pour chacune des couches et des stations, exceptées pour la station R3 (en dessous du 1^{er} centimètre) et la dernière couche de la station R4, où aucune éclosion n'est observée. Les succès d'éclosion sont compris entre 0 et près de 60 % (**Figure 3.3B**). Le succès d'éclosion moyen de la station R1 ($\approx 45\%$) est plus élevé que ceux observés pour les trois autres stations ($\approx 24,2$; 2,6 et 13 % respectivement pour les stations R2, R3 et R4). L'essentiel des éclosions observées a été attribué à l'espèce marine *Temora longicornis*, et à l'espèce estuarienne *Eurytemora affinis* (**Figure 3.5**).

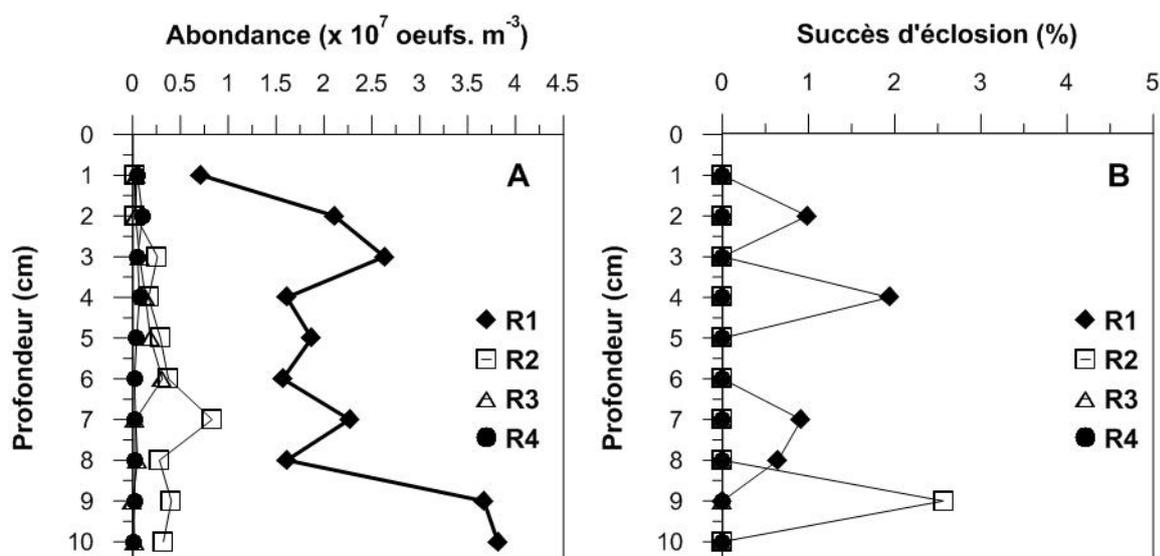


Figure 3.4 : Profils verticaux de l'abondance (A) des œufs de résistance de copépodes dans les 10 centimètres superficiels, ainsi que le succès d'éclosion (B) observé après 25 jours d'incubation (succès d'éclosion calculé à partir de l'intégralité des œufs présents dans la couche sédimentaire). Les losanges, carrés, triangles et cercles indiquent respectivement les stations R1, R2, R3 et R4. Ils correspondent aux répliquats de carottes échantillonnées en mars 2008 et conservés durant 2 ans à 4-5°C.

Des éclosions ont été observées seulement pour les stations R1 et R2 après un stockage des sédiments de deux ans. Le succès d'éclosion maximal observé pour la station R1 est de 1,94 % et se situe à 4 cm de profondeur. Pour la station R2, un succès d'éclosion de

2,56 % a été observé à 9 cm de profondeur (**Figure 3.4B**). Tous les nauplii éclos (8 pour R1 et 1 pour R2) ont été identifiés comme appartenant à l'espèce marine *Temora longicornis*.

L'incubation des œufs extraits de la crème de vase révèle un pic d'éclosion 3 jours après le début de l'incubation, quelle que soit la salinité (5, 15 et 25).

Peu d'éclosions ont été observées à une salinité de 5 : 1 cladocère marin (*Evadne* sp.) (**Figure 3.5**), 15 copépodes calanoïdes. Une majorité d'éclosion est survenue pour une salinité de 15, avec 49 copépodes calanoïdes et 8 cladocères marins (*Podon* sp., *Evadne* sp.) (**Figure 3.5**). Enfin à une salinité de 25, 34 copépodes calanoïdes ont éclos pour 1 cladocère.

Les copépodes calanoïdes éclos à partir de cette crème de vase appartiennent majoritairement à l'espèce marine *Temora longicornis*, mais également à l'espèce estuarienne *Eurytemora affinis*.

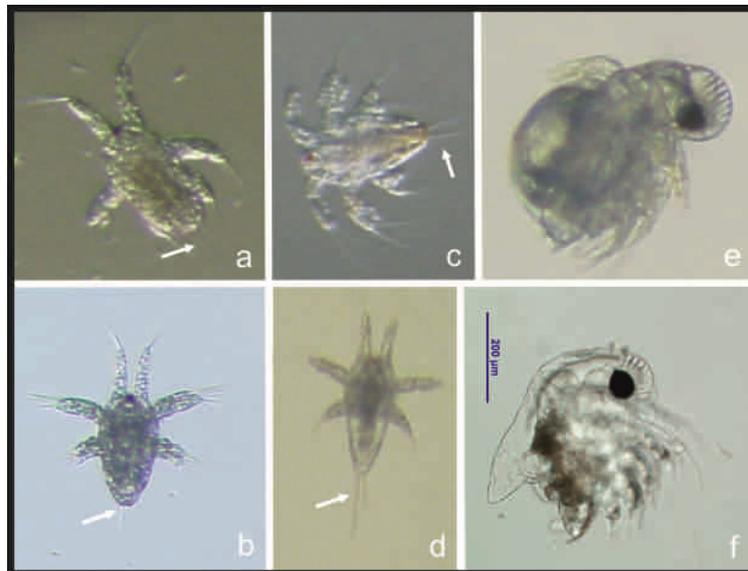


Figure 3.5 : Photographies des différentes espèces de copépodes calanoïdes (a, b, c et d) et de cladocères marins (e et f) rencontrées dans l'incubation de la crème de vase. a et b : N1 et N2 d'*Eurytemora affinis* ; c et d : N1 et N2 de *Temora longicornis* ; e : *Podon* sp. ; f : *Evadne* sp. Les flèches indiquent les soies caractéristiques du stade de développement et/ou de l'espèce.

Un autre aspect de l'exploration a consisté à échantillonner la vasière Nord (**Figure 3.6A, B et C**), qui est le plus vaste espace intertidal de l'estuaire de la Seine. Le choix a été fait d'échantillonner une carotte longue afin d'établir la profondeur à laquelle les œufs de résistance de copépodes calanoïdes peuvent être trouvés.

2. Vasière Nord

2.1. Caractéristiques sédimentaires

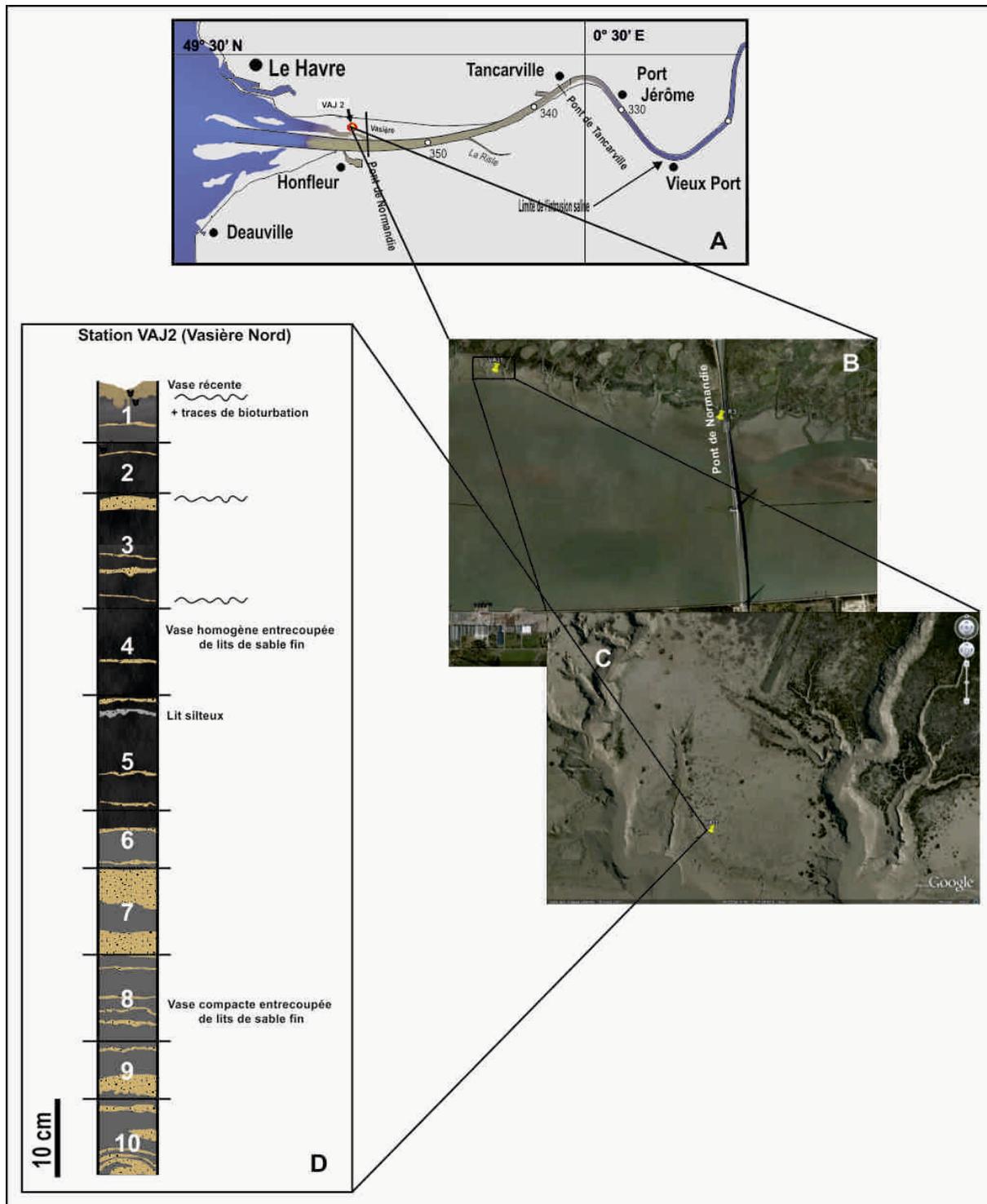


Figure 3.6 : A : Cartographie de la zone échantillonnée. B et C : Vues satellitaires de la vasière nord où la carotte longue VAJ2 a été prélevée. D : Description des faciès sédimentaires pour la carotte longue VAJ2, et identification des 10 couches échantillonnées pour la recherche des œufs de résistance.

La carotte VAJ2 (**figure 3.6D**) présente du bas vers le haut une vase compacte entrecoupée de lits de sables fins, une vase homogène entrecoupée de lits de sables fins et une couche de vase récente perturbée par la présence de nombreux amphipodes (*Corophium volutator*).

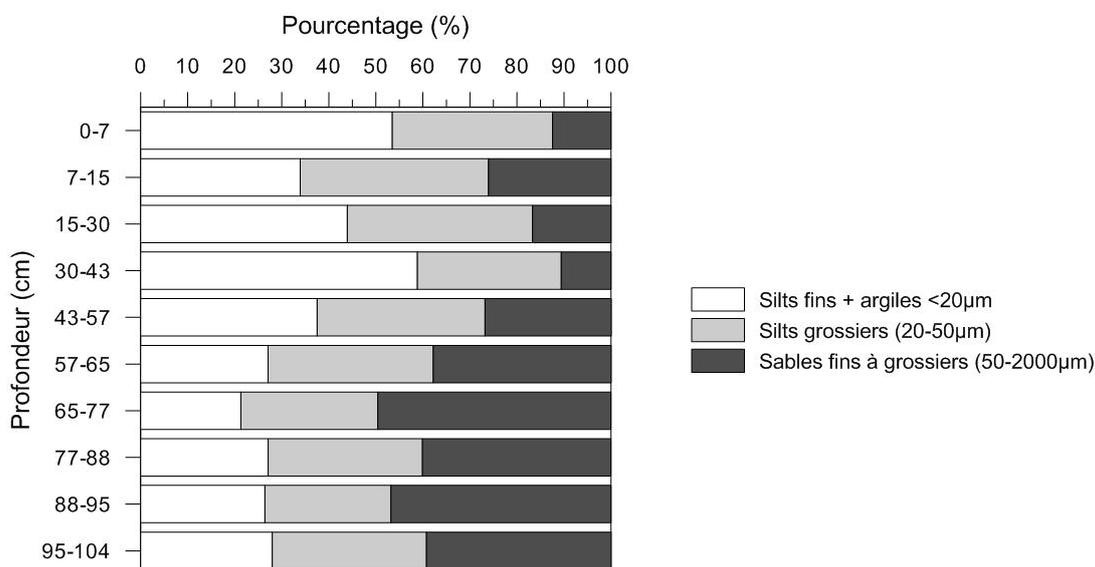


Figure 3.7 : Distribution de la taille des particules pour chacune des couches sédimentaires de la station VAJ2.

L'analyse granulométrique (**Figure 3.7**) révèle de bas en haut, une tendance à l'augmentation de la fraction "silt fins + argiles" (< 20µm) ; tandis que nous observons une diminution de la fraction "sables fins à grossiers" (50-2000 µm). Le mode majoritaire jusqu'à la couche 5 (43-57 cm de profondeur) est à $\approx 38 \mu\text{m}$ avec un mode minoritaire à 80-90 µm. En dessous de cette couche, le mode majoritaire se situe à $\approx 90-100 \mu\text{m}$.

Cette diminution de la taille du grain du bas vers le haut traduit une diminution de l'énergie de la marée, diminution à mettre en relation avec les phénomènes d'accrétion de la vasière à cet endroit.

2.2. Abondance et Succès d'éclosion

Les abondances calculées immédiatement après échantillonnage des sédiments ou après un stockage de ces derniers à basse température (4-5°C) pendant 3 mois sont présentées sur la **Figure 3.8A**.

Verticalement, l'abondance est maximale dans les 7 premiers centimètres (Couche 1) avec des valeurs de $2,22$ et $0,32 \times 10^7$ œufs.m⁻³, respectivement pour le calcul immédiat ou après un stockage des sédiments pendant 3 mois.

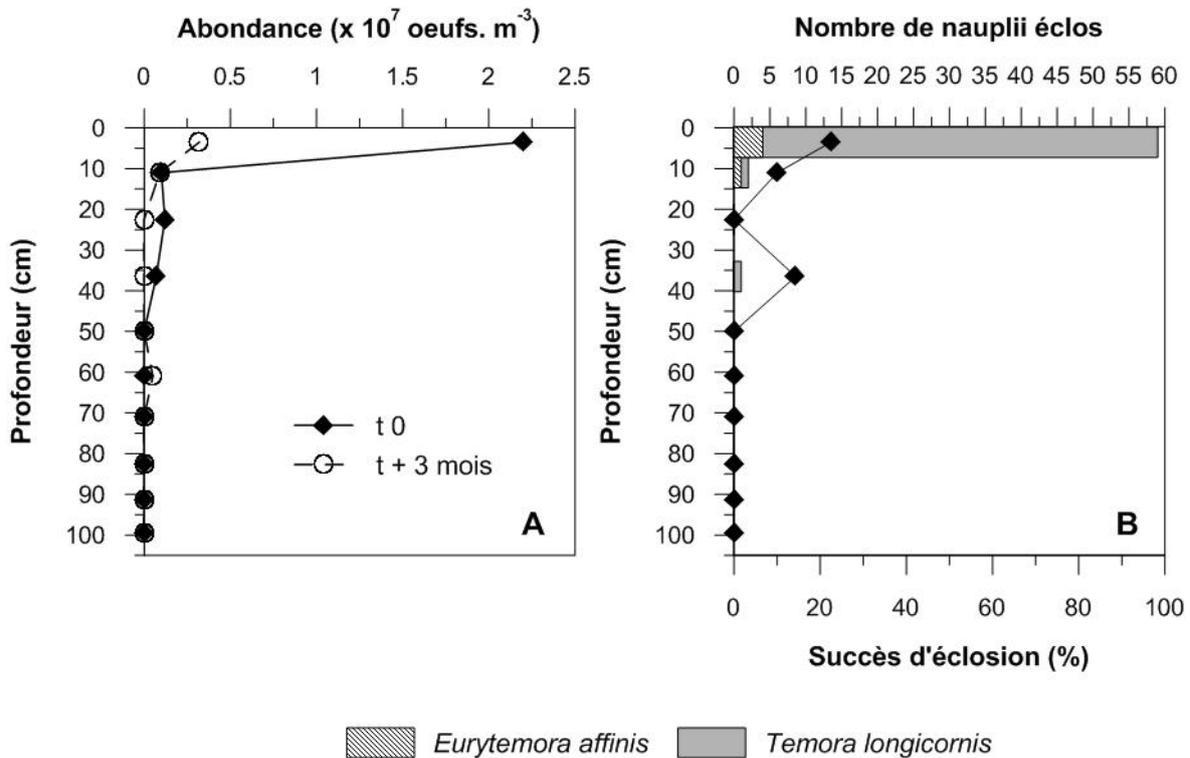


Figure 3.8 : Profils verticaux de l'abondance (A) des œufs de résistance de copépodes dans les 104 premiers centimètres, ainsi que le succès d'éclosion (B) observé après 60 jours d'incubation (succès d'éclosion calculé à partir de l'intégralité des œufs présents dans l'échantillon analysé). Les histogrammes représentent le nombre d'éclosions pour *Eurytemora affinis* (hachuré) et pour *Temora longicornis* (grisé) survenu dans chacune des couches après 60 jours d'incubations.

Au-delà de cette première couche, des œufs ont également été trouvés avec des abondances plus faibles ($0,05 \times 10^7$ œufs.m⁻³ pour la sixième couche). En dessous, aucun œuf n'a été trouvé ni immédiatement après échantillonnage ni après un stockage de 3 mois à basse température (**Figure 3.8A**). Des éclosions sont survenues avec un maximum de 22,6 % observé dans la première couche (**Figure 3.8B**). Les éclosions ont été imputées en grande partie à l'espèce marine *Temora longicornis* mais également à l'espèce estuarienne *Eurytemora affinis*. A noter qu'aucune éclosion n'a été observée après 3 mois d'incubation des sédiments.

3. Bilan en zone intertidale

Dans le but de comparer les résultats entre eux, seuls les 10 premiers centimètres ont été retenus. Pour la station VAJ2, nous avons tenu compte des 2 premières couches (0-7 et 7-15 cm).

Tableau 3.1 : Abondance (\pm Ecart-type) observée sur les 10 premiers centimètres de sédiment échantillonnés dans le cadre de l'étude spatiale. n indique le nombre d'échantillons utilisé. * la valeur a été calculée à partir des 2 premières couches (0-7 et 7-15 cm).

Station	Zone	n	Abondance moyenne (x 10 ⁷ oeufs.m ⁻³)	Ecart-type
R1	Intertidale	14	1,96	0,90
R2	Intertidale	15	0,75	0,88
R3	Intertidale	15	0,34	0,45
R4	Intertidale	15	0,05	0,02
VAJ2 (*)	Intertidale	4	0,68	1,03

La valeur d'abondance est 3-4 fois plus élevée à la station R1 qu'aux stations R2, R3, et VAJ2 (test t ; $p < 0,05$) et près de 40 fois plus importante qu'à la station R4 (**Tableau 3.1**). De façon schématique, les stations ont été ordonnées de la plus forte valeur d'abondance à la plus faible (**Figure 3.9**).

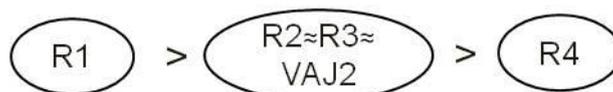


Figure 3.9 : Représentation schématique de la classification des abondances en œufs de résistance pour le domaine intertidal. Entre chaque groupe, il existe des différences significatives (test t ; $p < 0,05$) tandis qu'au sein du groupe central, aucune différence significative n'a été trouvée entre les stations (test t ; $p > 0,05$).

Dans un second temps, nous allons nous intéresser aux différents échantillonnages réalisés en zone subtidale que ce soit dans la zone du bouchon vaseux, ou bien encore à l'embouchure de l'estuaire.

II. Zone subtidale

1. Campagne de juin 2008

Les résultats présentés dans cette partie ont été acquis dans le cadre de la première campagne en zone subtidale dans la zone d'étude (**ZOOT 1**). Cette campagne exploratoire dans la zone du gradient de salinité visait à identifier des stations pour le suivi saisonnier des œufs de résistance dans les sédiments.

1.1. Caractéristiques sédimentaires

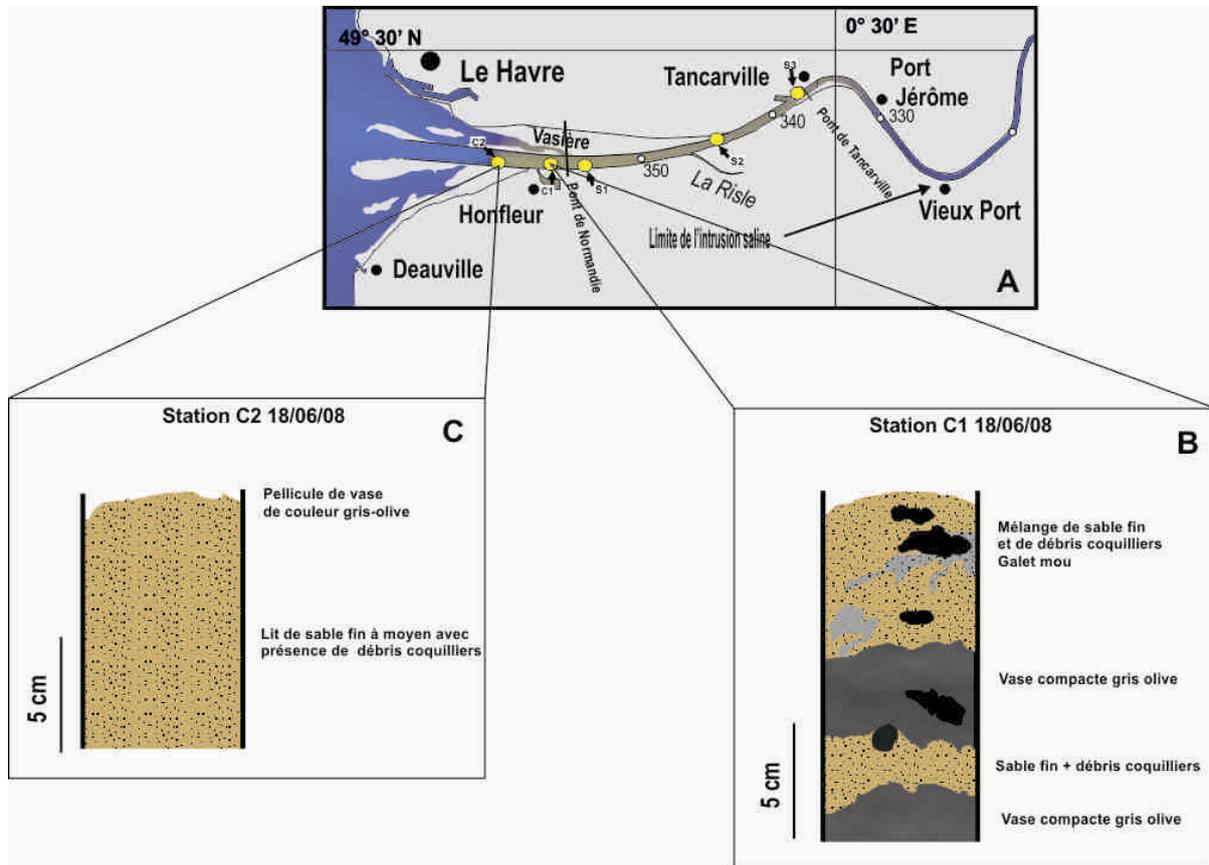


Figure 3.10 : A : Cartographie de la zone échantillonnée. B et C : Description des faciès sédimentaires pour les stations échantillonnées à l'aide du carottier Reineck.

Les faciès sédimentaires échantillonnés au cours de la campagne exploratoire en zone subtidale (**Figure 3.10**) révèlent pour la station C1, un faciès alternant les sables fins avec des couches de vase compacte de couleur gris-olive.

D'un point de vue granulométrique (**Figure 3.11**), la station C1 est composée principalement de silts fins, puis de silts grossiers et de sables fins à grossiers en moindre proportion. A une profondeur de 3 cm, nous observons une couche sédimentaire essentiellement composée de sables fins à grossiers (mode majoritaire à 270 μm avec un épaulement à 1 mm environ) (**Figure 3.12A**).

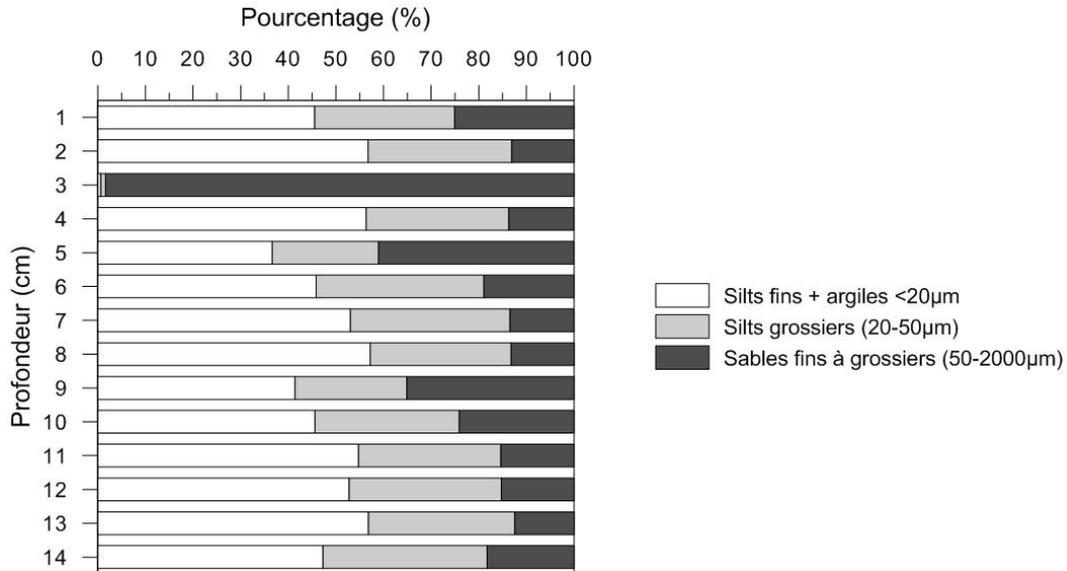


Figure 3.11 : Distribution de la taille des particules pour chacune des couches de la station C1.

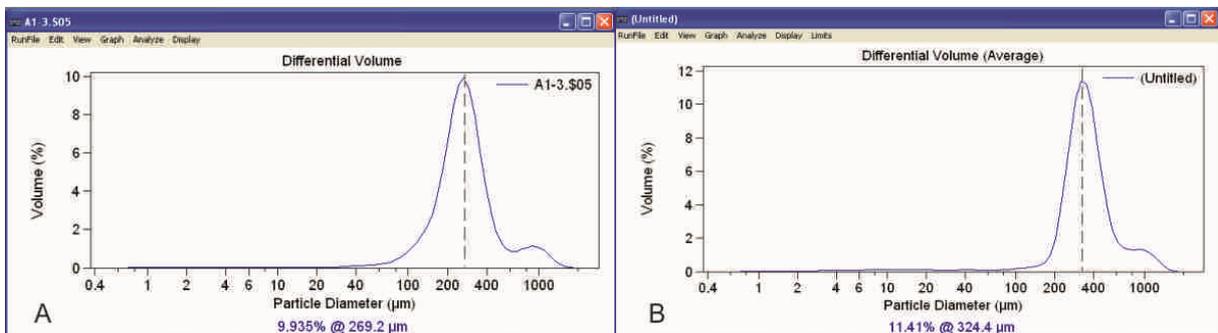


Figure 3.12 : Granulométrie de la troisième couche de la station C1 (A), et granulométrie moyenne de la station C2 (B).

La station C2 est composée de sables fins à moyens recouverts d'une fine pellicule de vase de couleur gris olive. L'analyse granulométrique révèle pour ce faciès un mode majoritaire à $\approx 320 \mu\text{m}$ avec un épaulement à 1 mm (**Figure 3.12B**).

Les faciès décrits lors de cette campagne présente une sédimentation caractéristique de l'estuaire de la Seine dans cette zone. La nature sableuse de ces stations est normale du fait de leur proximité à l'embouchure. La station C1 présente en outre, des vases assez compactes qui proviennent de remaniements naturel ou anthropique (dragage) de faciès anciens.

1.2. Abondance et Succès d'éclosion

La distribution des œufs de la carotte C1 (**Figure 3.13A**) présente 2 pics où les abondances sont maximales : 3 et 9 cm de profondeur (respectivement $1,55$ et $1,84 \times 10^7$ œufs.m⁻³). La carotte C2 (**Figure 3.13C**) présente des abondances plus faibles (maximum de $0,73 \times 10^7$ œufs.m⁻³ à 4 cm de profondeur).

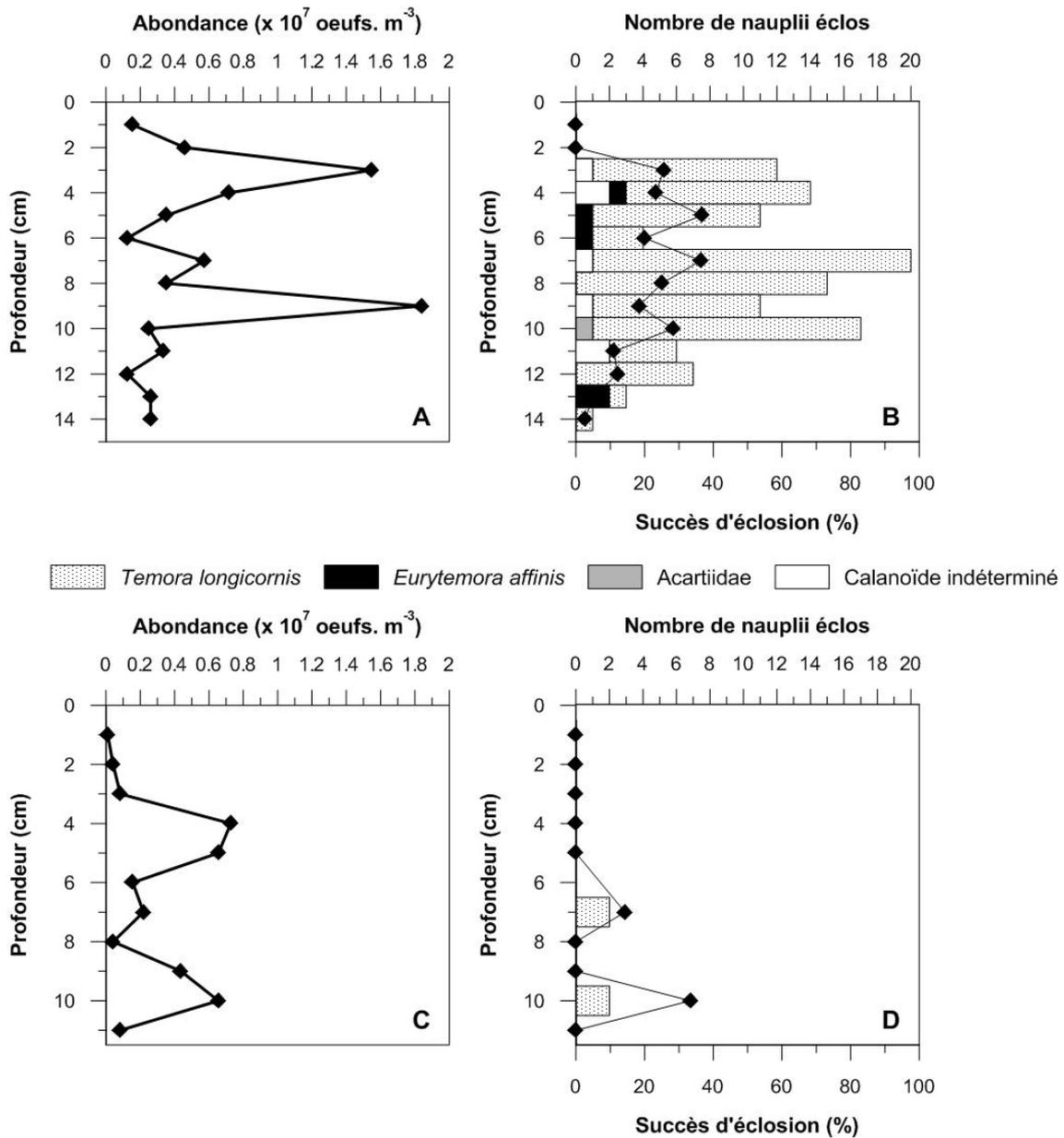


Figure 3.13 : Profils verticaux de l'abondance des œufs de résistance de copépodes calanoïdes dans les sédiments des stations C1 (A) et C2 (B), ainsi que le succès d'éclosion (C et D) observé après 28 jours d'incubations (succès d'éclosion calculé à partir d'un maximum de 30 œufs par couche). Les histogrammes représentent le nombre d'éclosion pour chacune des couches sédimentaires pendant toute la durée de l'incubation (28 jours).

Des éclosions ont été observées à partir de 3 cm et 7 cm de profondeur, respectivement pour les stations C1 et C2 (**Figure 3.13B et D**). Pour la station C1, les éclosions ont été attribuées soit à l'espèce marine *Temora longicornis* soit aux espèces estuariennes (*Eurytemora affinis*, Acartiidae), tandis que pour la station C2, toutes les éclosions ont été attribuées à *T. longicornis*.

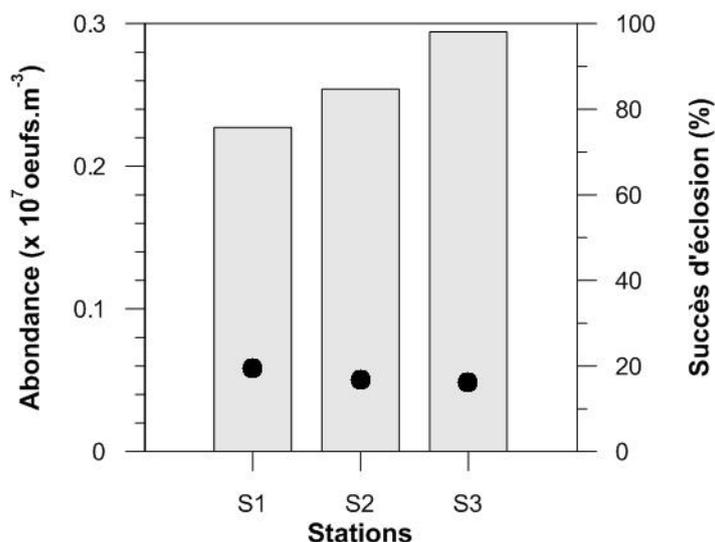


Figure 3.14 : Abondance en œufs de résistance calculée à partir des prélèvements échantillonnés à la benne Shipeck. Les points représentent le succès d'éclosion pour chacune des stations (succès d'éclosion calculé à partir d'un maximum de 30 œufs).

Les abondances calculées aux stations S1, S2 et S3 (**Figure 3.14**) sont respectivement de 0,23 ; 0,25 et 0,29 $\times 10^7$ œufs.m⁻³. Le succès d'éclosion est de l'ordre de 17,5 % pour ces 3 stations, où l'espèce marine *Temora longicornis* a été identifiée.

Nous avons également au cours de ce travail profité d'une campagne se déroulant à l'embouchure de l'estuaire de la Seine (**Colmatage**) pour effectuer des prélèvements sédimentaires et vérifier la présence d'œufs de résistance dans la partie externe de l'estuaire.

2. Embouchure (Colmatage -avril 2009)

La description fine des faciès sédimentaires ainsi que l'analyse granulométrique n'ayant pas encore été réalisées, nous présentons donc seulement quelques observations faites lors du prélèvement ou lors de la découpe des carottes pour l'extraction des œufs.

2.1. Caractéristiques sédimentaires

La carotte 106 est constituée d'un ensemble homogène de vase molle, tandis que la carotte 116 est constituée d'un ensemble homogène de vase noire anoxique avec une forte abondance d'annélides polychètes (*Owenia fusiformis*, *Pectinaria koreni*). La carotte 131 est composée d'un mélange sablo-vaseux et présente une forte abondance d'annélides polychètes et d'ophiures. La nature sédimentaire de la carotte 165 est plus vaseuse avec une base sableuse. La carotte 221 est composée d'une vase molle sableuse sur une assise de vase compacte et présente une forte abondance en ophiures et en annélides polychètes. Les carottes 231 et 238 sont toutes les deux composées de vase molle. De fortes abondances d'annélides et d'ophiures sont présentes à la station 238.

2.2. Abondance et incubation des œufs

Les profils verticaux d'abondance pour les œufs de copépodes calanoïdes sont présentés **Figure 3.15**. Les hauteurs échantillonnées varient entre 10 et 20 cm de profondeur. Les abondances en œufs de copépodes calanoïdes varient entre 0 et $1,12 \times 10^7$ œufs.m⁻³ selon les couches et les stations.

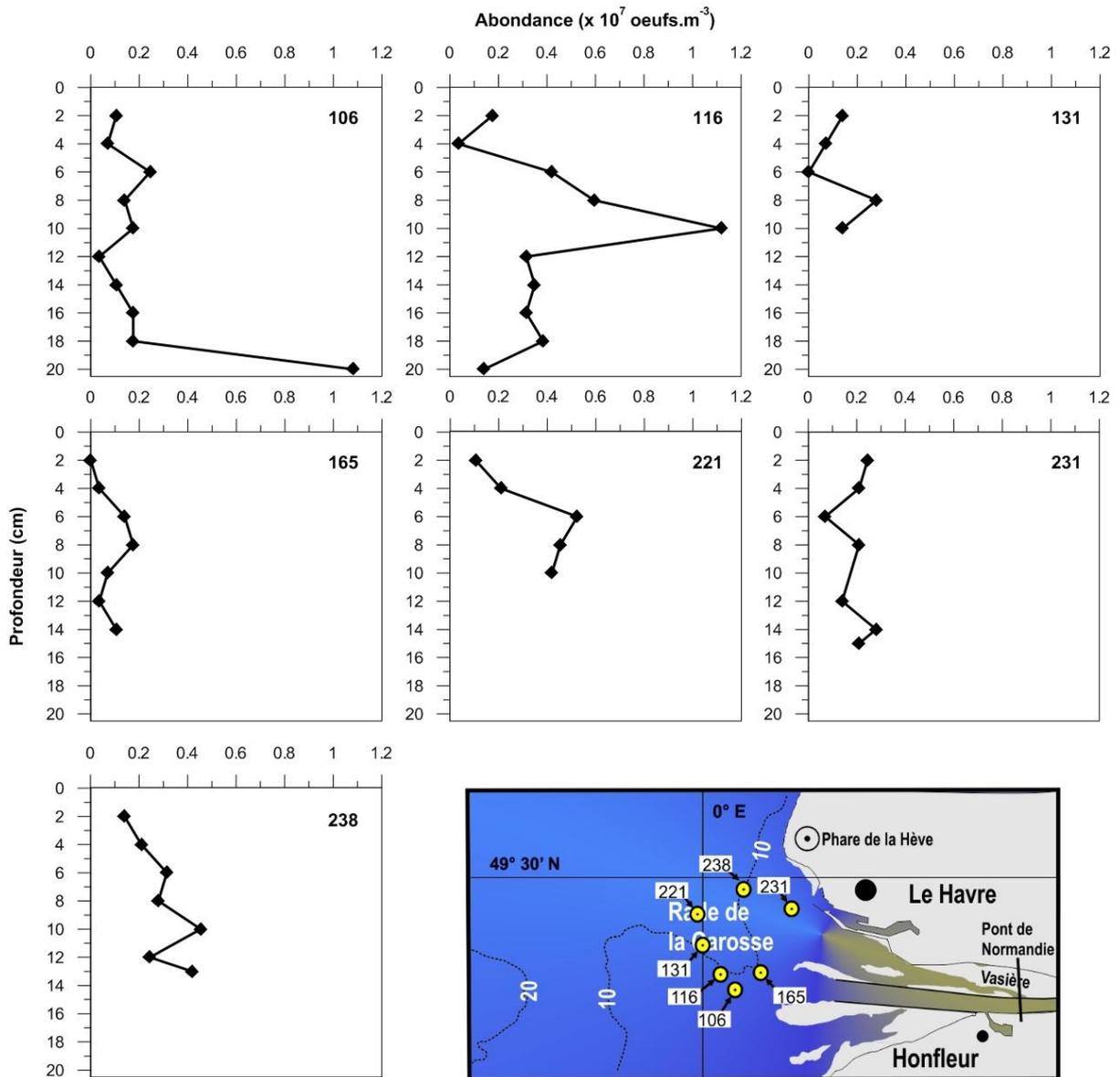


Figure 3.15 : Cartographie de la zone échantillonnée et profils verticaux de l'abondance des œufs de résistance de copépodes calanoïdes dans les sédiments des stations 106, 116, 131, 165, 221, 231 et 238.

Après 45 jours d'incubations, les stations 131, 221 et 231 ne présentent aucune éclosion (**Figure 3.16**).

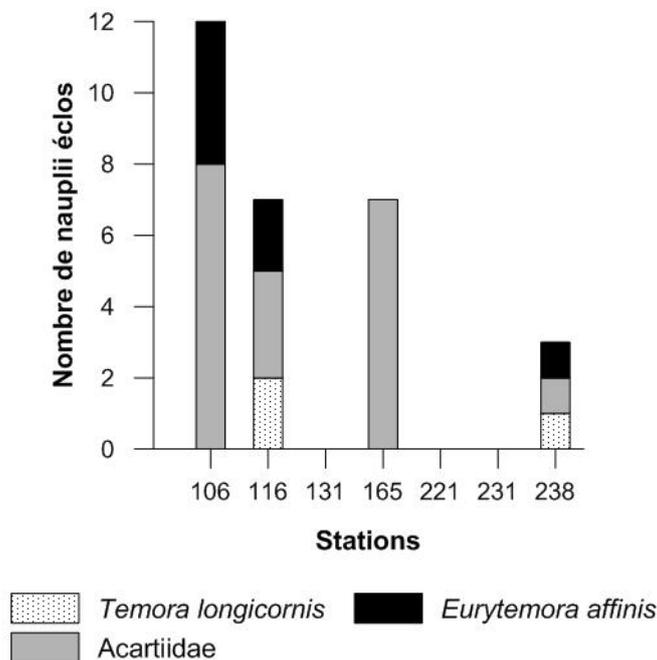


Figure 3.16 : Nombre de nauplii éclos pour chacune des stations après l'incubation de l'intégralité de la carotte pendant 45 jours. Les différentes espèces déterminées sont représentées par une couleur différente.

L'espèce marine *Temora longicornis* et les espèces estuariennes *Eurytemora affinis* et du genre *Acartia* ont été identifiées à partir de l'incubation des sédiments.

Nous allons présenter maintenant les résultats obtenus lors de la campagne de juillet 2008 (**ZOOT2**), qui avait pour but de mettre au point le suivi à l'échelle saisonnière de la banque d'œuf dans la zone du bouchon vaseux.

3. Structure au niveau de la zone du bouchon vaseux

Cette partie est extraite de l'article paru dans la revue "Estuarine Coastal and Shelf Science" et intitulée:

"Glippa, O., et al., 2011. Calanoid copepod resting egg abundance and hatching success in the sediment of the Seine estuary (France), Estuarine, Coastal and Shelf Science 92, 255-262" (cf. Annexe 2).

3.1. Caractéristiques sédimentaires et profils d'oxygène

3.1.1. Caractéristiques sédimentaires

Les faciès sédimentaires observés sur chacune des 5 stations A, B, C, D et E sont représentés ci-dessous (Figure 3.17).

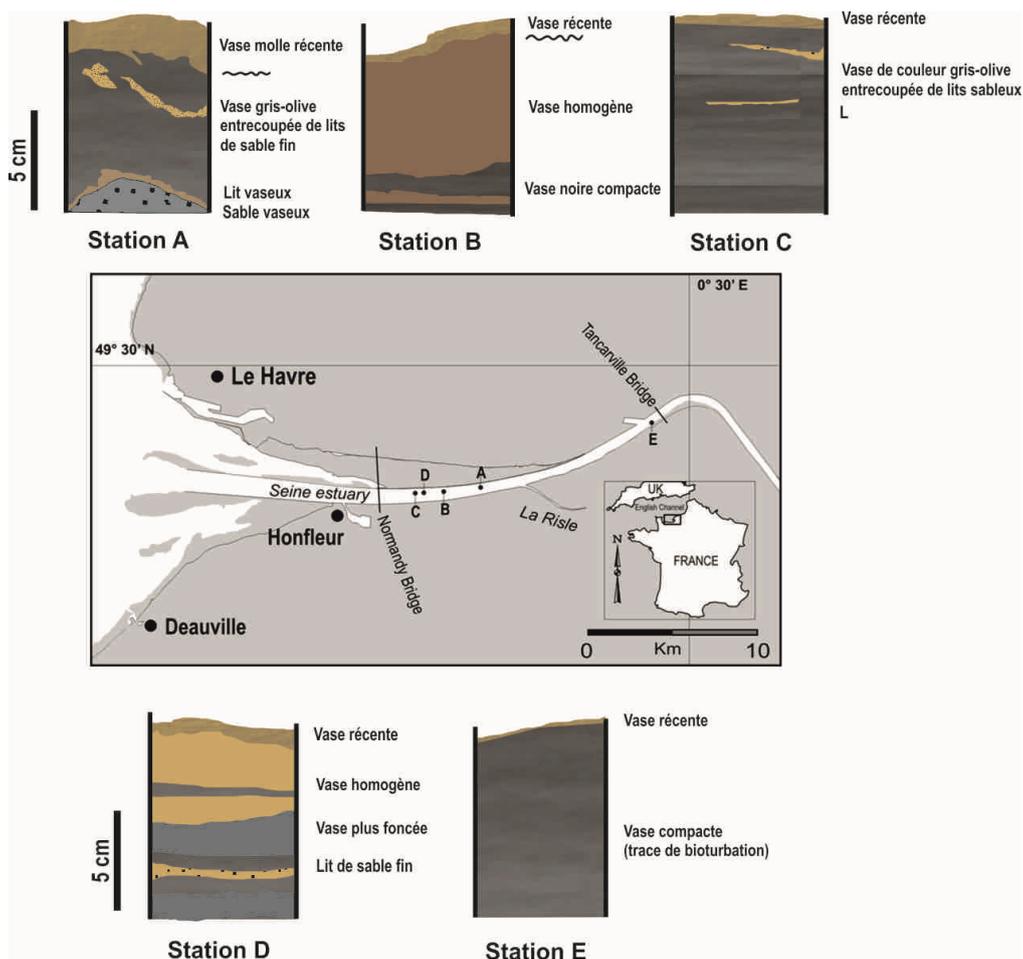


Figure 3.17 : Cartographie de la zone échantillonnée et description des faciès sédimentaires.

Chacune des 5 stations présente une couche de 1 à 2 cm de vase récente, précédée par un dépôt de vase généralement de couleur gris-olive entrecoupé de lits plus grossiers de nature silteuse voire sableuse à sablo-vaseuse pour les stations A, B, C et D. Enfin la deuxième couche de la station E est caractérisée par un dépôt compact de vase, de couleur sombre.

Ces faciès sédimentaires ont été schématisés (**Figure 3.18**) en fonction de leur âge relatif (**cf. Chapitre 2-3.1.3. Description lithologique**).

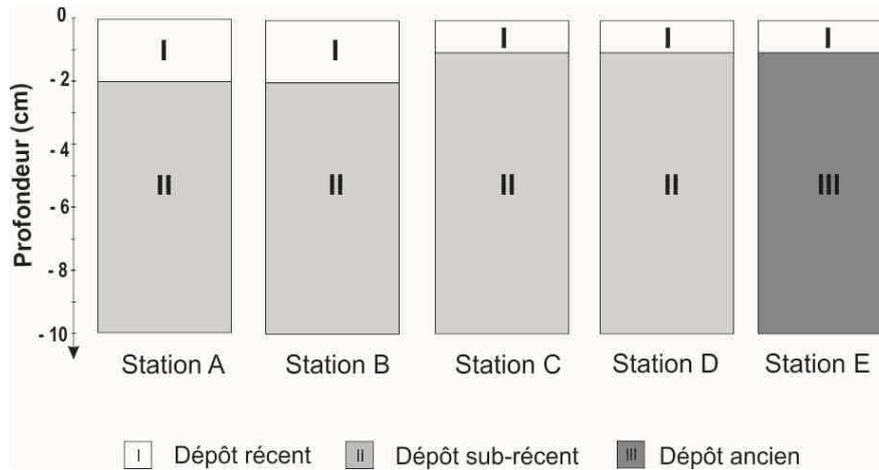


Figure 3.18 : Schématisation des types sédimentaires en fonction de leur âge relatif.

La composition sédimentaire des stations A, B, C et D est assez similaire, indépendamment des couches, avec une moyenne de 45 % de la fraction silts fins + argiles < 20 µm, 35 % de silts grossiers (20-50 µm) et 20 % de sable fin (50-200 µm). Toutes les couches de la station E sont dominées par la fraction silts fins + argiles (62 %), puis par les silts grossiers (28 %) et par les sables fins qui représentent 10 % (**Figure 3.19**).

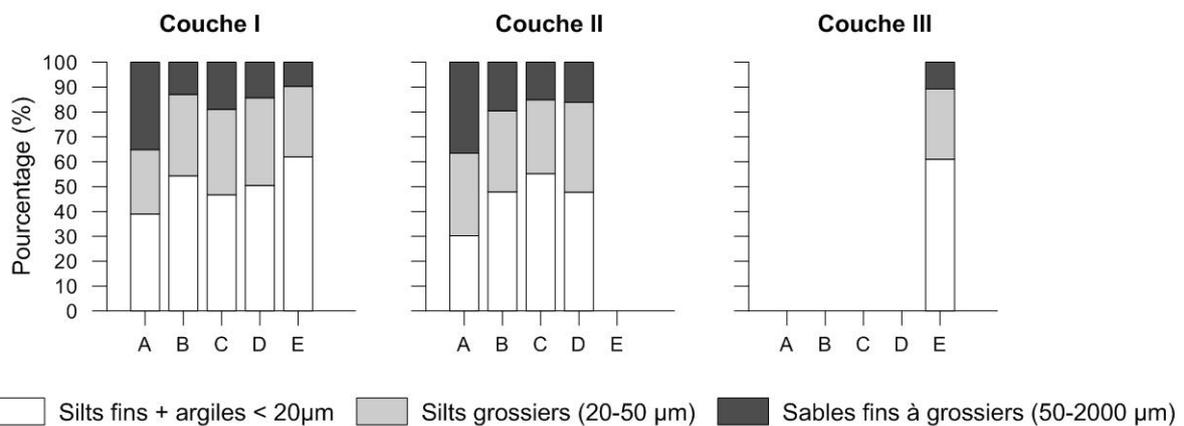


Figure 3.19 : Distribution de la taille des particules pour chacune des 5 stations et chacune de leurs couches.

3.1.2. Profils d'oxygène

La concentration d'oxygène moyenne dans l'eau surnageante varie selon les stations de 7,67 à 9,42 mg.l⁻¹, et diminue rapidement dans le sédiment pour atteindre 0 mg.l⁻¹. (**Figure 3.20**). La profondeur maximale de pénétration de l'oxygène reste faible à toutes les stations, et est comprise entre 2,1 et 3,8 mm.

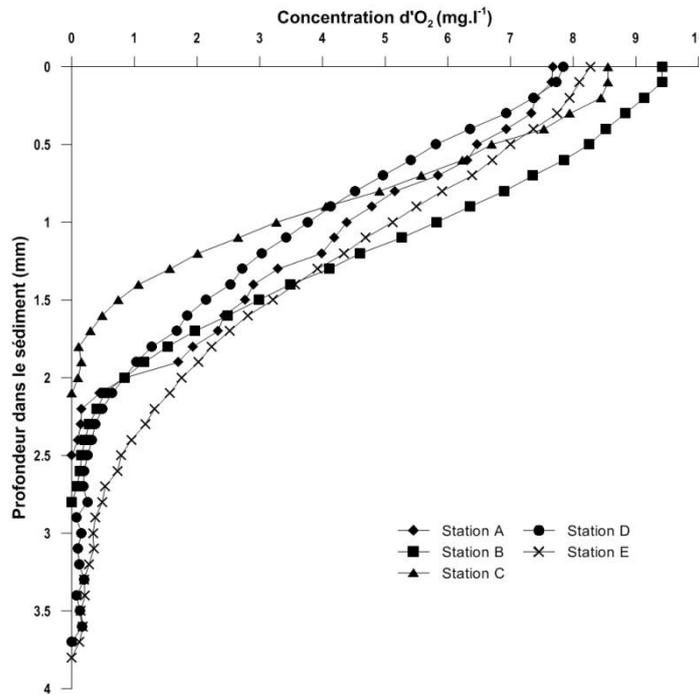


Figure 3.20 : Profils verticaux de la concentration moyenne en oxygène dans les sédiments superficiels des stations A à E.

3.2. Abondance et succès d'éclosion

3.2.1. Abondance

L'abondance des œufs de copépodes calanoïdes est comprise entre 0,14 et 8,10 x 10⁷ œufs.m⁻³ dans les sédiments des stations A, B, C, D et E (**Figure 3.21**). La variation verticale de l'abondance des œufs de résistance de copépodes dans les dix premiers centimètres diffèrent entre répliquats. Les abondances maximales ont été rencontrées en dessous de 2 cm de profondeur aux stations B et C (**Figure 3.21**).

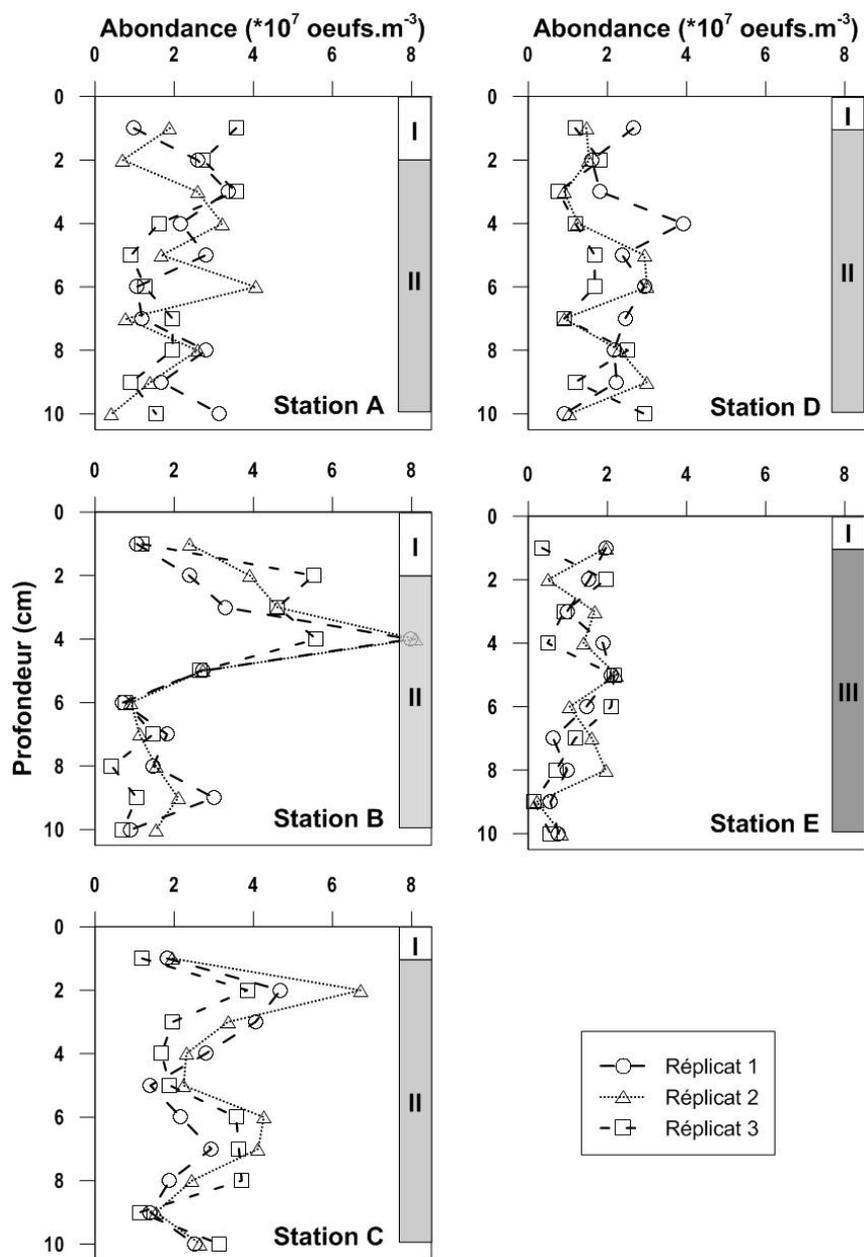


Figure 3.21 : Profils verticaux de l'abondance des œufs de résistance de copépodes dans les 10 premiers centimètres de sédiment. Les cercles, triangles et carré indiquent les 3 différents réplicats. Une représentation des différents types de sédiments a été ajoutée pour chacune des stations.

L'abondance des œufs de résistance obtenue à partir des sédiments stockés 11 mois à basse température montre une diminution de la surface vers le fond, excepté pour les stations D et E, pour lesquelles les abondances restent homogènes sur la verticale (**Figure 3.22**).

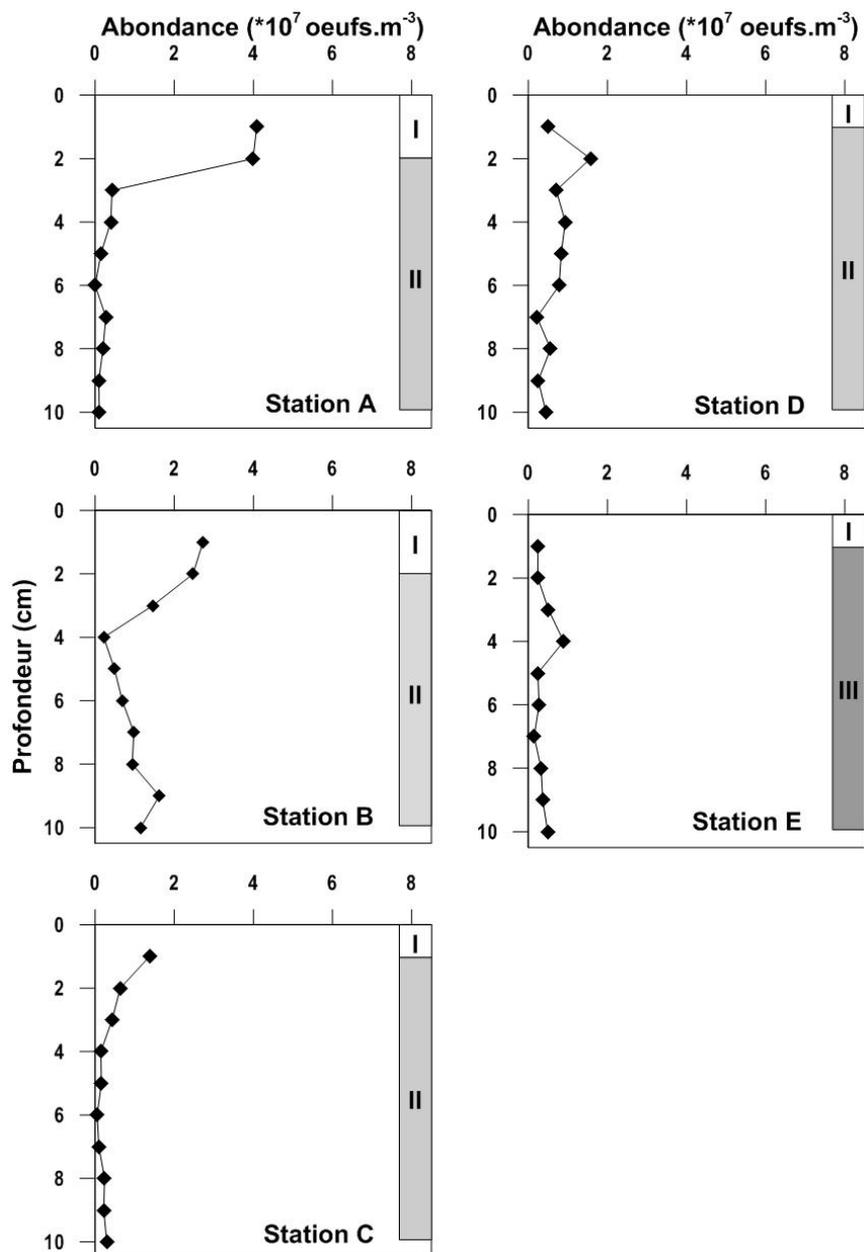


Figure 3.22 : Profils verticaux de l'abondance des œufs de résistance de copépodes dans les 10 premiers centimètres, après un stockage des sédiments pendant onze mois à basse température. Une représentation des différents types de sédiments a été ajoutée pour chacune des stations.

3.2.2. Succès d'éclosion

Le succès d'éclosion observé immédiatement après extraction est compris entre 0 et 3,95 % pour les dépôts récents et sub-récents, alors qu'aucune éclosion n'est observée pour la station E (Figure 3.23).

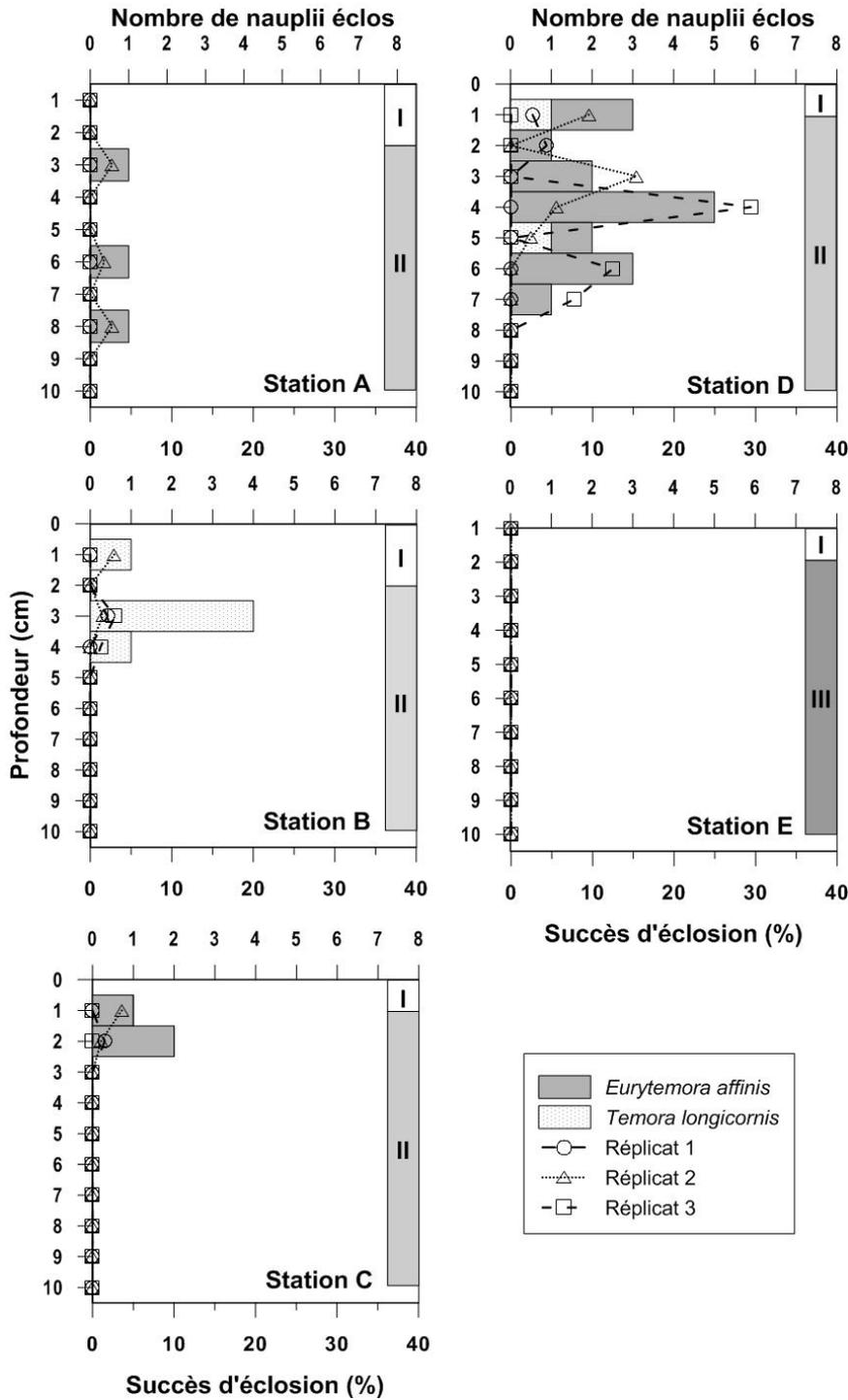


Figure 3.23 : Succès d'éclosion observés après 14 jours d'incubations (succès d'éclosion calculé à partir de l'intégralité des œufs présent dans la couche sédimentaire). Les histogrammes représentent le nombre d'éclosion pour chacune des couches sédimentaires pendant toute la durée de l'incubation (14 jours).

Deux espèces ont été identifiées lors de l'éclosion des nauplii : *Temora longicornis* et *Eurytemora affinis*.

Après le passage des œufs un mois à basse température (4-5°C), le succès d'éclosion maximal est de 6,58 % pour les dépôts récents et sub-récents, tandis qu'aucune éclosion n'est observée pour la station E, quelque soit la couche considérée (cf. **Figure 1 - Annexe 3**).

L'incubation des œufs, extraits des sédiments conservés onze mois à basse température (4-5°C) montre un succès d'éclosion compris entre 0 et 20,20 %. Aucune éclosion n'est survenue pour le dépôt ancien de la station E (cf. **Figure 2 - Annexe 3**). L'ensemble des valeurs de succès d'éclosion est reprise dans le **tableau 3.2**.

Tableau 3.2 : Succès d'éclosion pour chaque couche (I: dépôt récent, II: dépôt sub-récent, III: dépôt ancien), immédiatement après extraction, après un mois et onze mois de stockage à 4-5°C. (-) indique l'absence de données.

Station	Couche sédimentaire	Immédiatement après extraction	Après un mois à 4-5°C	Après onze mois à 4-5°C
A	I	0	0	18,02
	II	0,43	0,29	7,01
	III	-	-	-
B	I	0,43	3,40	20,20
	II	0,57	2,15	2,49
	III	-	-	-
C	I	1,41	2,82	6,82
	II	0,18	0,36	3,69
	III	-	-	-
D	I	3,95	6,58	8,16
	II	1,75	1,08	4,29
	III	-	-	-
E	I	0	0	4,35
	II	-	-	-
	III	0	0	0

4. Bilan en zone subtidale

Afin de comparer les résultats obtenus en zone subtidale et en zone intertidale, une abondance moyenne a été calculée sur les 10 premiers centimètres des carottes sédimentaires (Tableau 3.3).

Tableau 3.3 : Abondance (\pm Ecart-type) observée sur les 10 premiers centimètres de sédiment échantillonné dans le cadre de l'étude spatiale. n indique le nombre d'échantillons utilisé.

Station	Zone	n	Abondance moyenne (x 10 ⁷ oeufs.m ⁻³)	Ecart-type
106	Subtidale	5	0,15	0,07
116	Subtidale	5	0,47	0,42
131	Subtidale	5	0,13	0,10
165	Subtidale	5	0,08	0,07
221	Subtidale	5	0,34	0,18
231	Subtidale	5	0,17	0,07
238	Subtidale	5	0,28	0,12
S1	Subtidale	1	0,23	-
S2	Subtidale	1	0,25	-
S3	Subtidale	1	0,29	-
C1	Subtidale	10	0,64	0,59
C2	Subtidale	10	0,30	0,29
A	Subtidale	39	1,81	1,23
B	Subtidale	40	2,27	1,91
C	Subtidale	40	2,16	1,52
D	Subtidale	40	1,60	0,91
E	Subtidale	40	1,01	0,69

L'abondance en œufs de copépodes calanoïdes est comprise entre 0,08 et 2,27 x 10⁷ œufs.m⁻³, dans les sédiments échantillonnés en zone subtidale que ce soit dans l'estuaire ou à l'embouchure.

Afin de mettre en évidence l'existence ou non de différences entre les stations, un test t de Student a été réalisé. A l'issue de ce test, les stations ont été regroupées en fonction des différences significatives qui existaient ou non entre elles.

Ainsi, il apparaît que les stations A, B et C présentent des abondances significativement plus élevées que celle de la station D, elle-même plus importante que le groupe de stations E, C1 et 116. Ce dernier présente des abondances plus élevées que le groupe de stations C2, 221, 231 et 238, elles-mêmes significativement plus élevées que les stations 106, 131 et 165 (test t ; p < 0,05) (Figure 3.24).

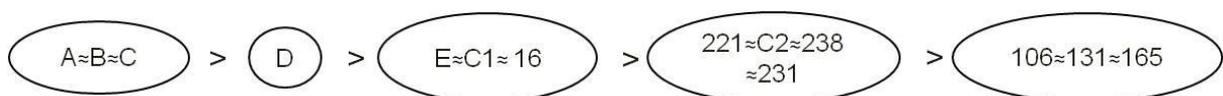


Figure 3.24 : Représentation schématique des la classification des abondances en œufs de résistance pour le domaine subtidal. Au sein de chaque groupe, aucune différence significative n'a été trouvée (test t ; p < 0,05).

III. Discussion

Cette étude a révélé pour la première fois la présence d'œufs de résistance de copépodes calanoïdes dans les sédiments de l'estuaire de la Seine (de l'embouchure jusqu'à la limite de l'intrusion saline (Vieux-Port)) (**Figure 3.25**). Les œufs ont été trouvés aussi bien en domaine intertidal qu'en domaine subtidal (cf. **I** et **II**) jusqu'à une profondeur de 60 cm (**Figure 3.8**), en dépit d'une profondeur de pénétration de l'oxygène inférieure à 4 mm.

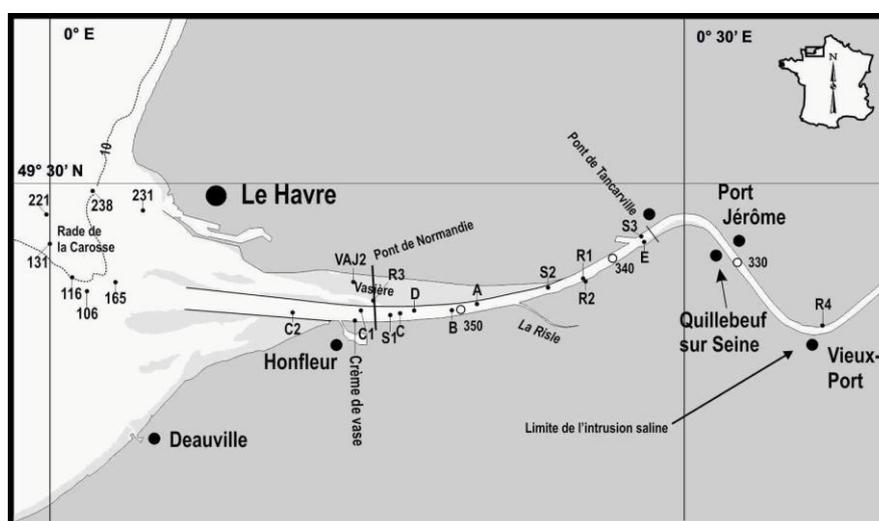


Figure 3.25 : Localisation des stations échantillonnées dans le cadre de l'étude exploratoire.

1. Abondance en œufs de résistance

Afin de pouvoir comparer les valeurs d'abondances en œufs de résistance avec les autres études, le choix a été fait dans cette partie d'exprimer les valeurs d'abondances par mètre carré. Ainsi, les valeurs d'abondances sur les 10 premiers centimètres relevées dans cette étude ($0,04$ à $2,27 \times 10^6$ œufs.m⁻²) sont comparables à celles rapportées pour plusieurs espèces de copépodes calanoïdes dans d'autres systèmes côtiers (**Tableau 3.4**).

Tableau 3.4 : Valeurs d'abondances en œufs de copépodes calanoïdes relevées sur différents sites.

Lieu	Abondance (x 10 ⁶ œufs.m ⁻²)	Source
Mer du Japon	3 – 10	Kasahara et al., 1975
Eaux côtières de Californie du Nord	0,12 – 0,19	Marcus, N.H., 1995
Mer Tyrrhénienne	0,01 – 0,04	Belmonte et al., 1995
Mer Ionienne	0,4 – 4,8	Belmonte et al., 1995
Mer Adriatique	0,5 – 4,3	Belmonte et al., 1995
Port de Málaga, Espagne	0,19 – 6,6	Guerrero and Rodríguez, 1998
Estuaire de Mundaka, Golfe de Gascogne	0,019 – 0,16	Masero and Villate, 2004
Estuaire de Bilbao, Golfe de Gascogne	0,008 – 0,009	Masero and Villate, 2004
Sällvik, Mer Baltique	1,03	Viitasalo and Katajisto, 1994
Estuaire de la Seine, France	0,04 – 2,27	Cette étude

Dans la suite cette exposé, les valeurs d'abondances sont de nouveau exprimées par mètre cube. La distribution des œufs de résistance dans les sédiments de l'estuaire de la seine présente une grande variabilité entre les sites, et/ou entre les répliquats d'une même station. Ainsi, il y a près de 46 fois plus d'œufs dans les 10 premiers centimètres de la station B que dans ceux de la station R4. De la même manière, l'abondance moyenne pour les stations A, B, C, D et E est de 2 à 8 fois plus faible entre 2 répliquats, selon les stations considérées (Glippa et al., 2011).

Cette variabilité peut s'expliquer par l'hétérogénéité sédimentaire qui caractérise l'estuaire de la Seine (Lesourd, 2000 ; Lesourd et al., 2001). Les œufs de copépodes s'accumuleraient principalement dans les sédiments vaseux (Marcus et Fuller, 1986), car leurs densités et leur vitesse de sédimentation sont similaires aux silts. Il a par ailleurs été montré une corrélation positive entre l'abondance des œufs dans les sédiments et la proportion de silts (Marcus et Fuller, 1989 ; Lindley, 1990). La même tendance est observée dans cette étude, où nous observons que les abondances des œufs sont plus faibles à la station C2, qui est essentiellement composée de sables fins à moyens, en comparaison avec les stations A, B, C, D et E, plus silteuses (**Table 3.3, Figure 3.10 et 3.17**).

L'abondance moyenne en œufs de résistance dans les sédiments de la zone subtidale ($1,46 \pm 1,38 \times 10^7$ œufs.m⁻³) est significativement plus importante (test t ; $p < 0,001$) que celle relevée pour la zone intertidale ($0,75 \pm 0,96 \times 10^7$ œufs.m⁻³). Ces résultats sont comparables avec ceux d'Uriarte et Villate (2006), qui relèvent que l'abondance des œufs est environ deux

fois plus élevée dans les sédiments de la zone subtidale que dans ceux de la zone intertidale, ce qu'ils attribuent aux taux de sédimentation des particules qui diffèrent entre ces deux habitats.

Au niveau de la zone subtidale, il apparaît que l'abondance en œufs dans la zone du bouchon vaseux ($1,65 \pm 1,38 \times 10^7$ œufs.m⁻³) est significativement plus élevée (test t ; $p < 10^{-6}$) que l'abondance relevée au niveau de l'embouchure ($0,23 \pm 0,21 \times 10^7$ œufs.m⁻³). Cette différence peut s'expliquer par la forte présence d'espèces benthiques (annélides, ophiures, etc.) au niveau des stations de l'embouchure de l'estuaire de la Seine. Il est en effet connu que ces espèces peuvent agir sur la profondeur d'enfouissement des œufs dans le sédiment, notamment par la prédation des œufs (Marcus et Schmidt-Gengenbach, 1986) ; mais également par les activités de bioturbations qui peuvent entraîner les œufs dans les couches plus profondes (Albertsson et Leonardsson, 2000, 2001). Il est également à noter que la zone présente des processus sédimentaires différents des sites échantillonnés dans l'estuaire, et que par conséquent, le dépôt des œufs est moindre à l'embouchure que dans la zone du bouchon vaseux.

2. Succès d'éclosion

Les différentes incubations réalisées dans ce travail, que ce soit immédiatement, après 1 mois à basse température (4-5°C) ou après une plus longue période, ont été utilisées dans le but de vérifier la nature des œufs dans les sédiments de l'estuaire de la Seine. En effet, les œufs de résistance benthiques peuvent inclure soit des œufs quiescents soit des œufs de diapause (Grice et Marcus, 1981). Dans cette étude exploratoire, 3 espèces de copépodes calanoïdes ont éclos : une espèce typiquement marine : *Temora longicornis* et deux espèces estuariennes : *Eurytemora affinis* et des Acartiidae.

T. longicornis et *A. spp.* sont considérées comme des pondueuses libres ("free-spawner") et les œufs tombent directement sur le fond ; tandis qu'*E. affinis* est un copépode qui porte ses œufs dans un sac ("egg-bearing"). Les œufs soudains restent attachés jusqu'à l'éclosion ; les œufs de diapause sont quant à eux libérés quelques jours après la ponte et tombent ensuite sur le fond. Cependant, nous n'avons jamais trouvé un sac d'œufs complet dans le sédiment, ce qui est certainement dû à la dégradation rapide de la membrane constituant ce sac. Les œufs peuvent

également atteindre le sédiment à la suite de la prédation qui s'exerce sur les femelles ovigères, ou après la mort des femelles.

Les valeurs de succès d'éclosions moyens relevées dans cette étude sont relativement basses en comparaison aux valeurs trouvées dans d'autres systèmes. En effet, les valeurs de succès d'éclosion moyens relevées sur les 10 premiers centimètres de sédiment de l'estuaire de la Seine, varient entre 0 et 45 % selon les stations. Dans l'estuaire d'Urdaibai (Golfe de Gascogne, Espagne), les valeurs sont comprises entre 36,5 et 87,2 % pour les espèces du genre *Acartia* (Uriarte et Villate, 2006) ; tandis qu'en mer Baltique, les valeurs sont comprises entre 49 et 94 % pour le pool d'espèces *Eurytemora* – *Acartia* – *Centropages* (Madhupratap et al., 1996).

De nombreuses raisons peuvent expliquer le faible succès d'éclosion observé dans cette étude. Dans les écosystèmes marins, la matière organique qui arrive sur le fond est dégradée à la suite d'une succession d'étapes. À la suite de réactions chimiques, catalysées par une variété d'organismes (principalement des bactéries), le CO₂ et des composés inorganiques tels que l'ammonium (NH₄⁺), l'hydrogène sulfuré (H₂S) et le méthane (CH₄) sont formés et l'oxygène disponible est réduit au cours de ces réactions d'oxydo-réduction (Froelich et al., 1979 ; Denis, 2009). Dans notre étude, les profils d'oxygène réalisés sur certaines stations ont montré que 4 mm sous l'interface eau-sédiment, les sédiments étaient anoxiques. Ces résultats sont conformes avec les mesures rapportées pour d'autres sédiments vaseux estuariens (Revsbech et al., 1980 ; Janson, 2007). Tous ces facteurs peuvent réduire la viabilité des œufs dans les sédiments (Uye et al., 1984 ; Naess, 1991 ; Lindley et al., 1998.). Ainsi, la viabilité des œufs de diapause du copépode calanoïde *Eurytemora affinis* (Ban et Minoda, 1992) et des œufs soudains et de diapauses de *Centropages hamatus* (Marcus et al., 1997) a été réduite par l'anoxie. La viabilité de ces œufs peut également être réduite par la remise en suspension répétée des sédiments dans l'estuaire de la Seine (Denis et al., 2009). Marcus (1991) a montré que les œufs peuvent être trop fragiles pour résister à l'abrasion par les sédiments.

Une autre explication peut être liée à la pollution présente dans le milieu. L'estuaire de la Seine est connu pour être l'un des plus contaminés par les métaux lourds et les contaminants organiques des systèmes macrotidaux dans le monde (Ramond et al., 2008 ; Amiard-Triquet et Rainbow, 2009). Les effets sur les œufs de résistance dans les sédiments sont particulièrement importants en raison de l'accumulation de contaminants incluant les métaux

et les polluants organiques dérivés du pétrole (Suderman et Marcus, 2002 ; Jiang et al., 2007), et les composés organochlorés (Lindley et al., 1999 ; Jiang et al., 2006). Lindley et al. (1998) ont trouvé dans trois estuaires britanniques, une réduction constante de la viabilité des œufs avec l'augmentation de la pollution (concentration des hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP)) ; le succès d'éclosion diminuant de 92 à 14 %. Dans l'estuaire de la Seine, il a été démontré que les concentrations de PolyChloroBiphényles (PCB) et de HAP présentent des variations saisonnières, en particulier dans les particules en suspension et que des concentrations élevées sont relevées chez *E. affinis* au cours de la saison hivernale (Cailleaud et al., 2007). En outre, *E. affinis* peut accumuler des quantités élevées de HAP et de PCB (respectivement 613 ± 40 et 8470 ± 265 ng.g⁻¹ de poids sec) selon l'approche expérimentale (Cailleaud et al., 2009). L'interaction entre la pollution et les œufs de résistance n'a pas été mesurée dans la présente étude, mais ces observations ouvrent des perspectives pour de futures études.

Cette étude a révélé pour la première fois dans l'estuaire de la Seine, la présence d'œufs de résistance de copépodes calanoïdes avec des abondances similaires à celles observées dans d'autres systèmes, constituant ainsi une véritable banque d'œufs. Nous avons également montré que la zone du bouchon vaseux était celle où l'abondance en œufs de résistance était la plus forte. Malgré un succès d'éclosion faible qui peut être lié à l'anoxie, à la pollution, ou à un hydrodynamisme fort, le nombre estimé de nauplii émergent est relativement élevé ($400\ 000$ nauplii. m⁻³.mois⁻¹) et peut contribuer à la dynamique de populations des espèces clés de copépodes de l'estuaire de la Seine.

Dans le but de voir qu'elle est la contribution de cette banque d'œufs, nous nous attacherons dans le prochain chapitre au couplage benthopélagique à travers l'échantillonnage saisonnier à la fois dans la colonne d'eau et dans les sédiments au niveau de la zone du bouchon vaseux.

Chapitre 4 : Variabilité saisonnière des œufs de résistance

I. Introduction

Dans un écosystème, les variations à l'échelle temporelle peuvent survenir de manière régulière, comme par exemple les changements environnementaux saisonniers ou nyctéméraux. Ils peuvent donc être anticipés par les organismes qui y vivent. Au contraire, des variations peuvent survenir de manière irrégulière et sont donc imprévisibles pour ces organismes. Pour faire face à ces variations, l'une des adaptations principales que les organismes zooplanctoniques utilisent est la dormance (Hairston et Munns, 1984) ; qui se rencontre aussi bien au stade adulte (Marshall et Orr, 1972), qu'au niveau embryonnaire par la production de formes de résistance. Celles-ci regroupent :

- les **œufs quiescents**, qui rentrent en dormance suite à des conditions néfastes (anoxie, prédation, température, etc.), c'est-à-dire suite à des conditions imprévisibles.
- les **œufs de diapause**, qui sont produits en prévision de conditions défavorables (arrivée de l'hiver, etc.) qui surviennent de façon régulière. Ces œufs, contrairement aux précédents, incluent une phase réfractaire (période de refroidissement ou de réchauffement (Chen et Marcus, 1997)) sans laquelle l'éclosion ne peut avoir lieu, même si les conditions environnementales sont de nouveau favorables.

Toutes ces formes de dormance vont contribuer à la formation d'une véritable banque d'œufs dans les sédiments. Dans l'estuaire de la Seine, nous avons montré pour la première fois la présence d'œufs de résistance (**cf. chapitre 3** ; Glippa et al., 2011) viables dans les sédiments. En raison de leur abondance, ces banques d'œufs peuvent être une source potentielle de recrutement pour les organismes planctoniques (De Stasio, 1989 ; Marcus et al., 1994).

Ce chapitre a pour objectif d'établir s'il y a une saisonnalité détectable dans le nombre et l'activité d'éclosion des œufs de résistance de copépodes calanoïdes dans l'estuaire de la Seine. Cette étude a porté sur cinq stations choisies dans la zone du bouchon vaseux, où un certain nombre de taxa zooplanctoniques (notamment le copépode *Eurytemora affinis*) s'accumulent du fait des mécanismes hydrodynamiques de rétention et des migrations tidales (Devreker et al., 2008) et où les abondances maximales d'œufs de résistance ont été observées (**cf. Chapitre 3**).

Afin de caractériser l'évolution de cette banque d'œufs de résistance benthiques au cours d'une saison, et sa potentielle contribution à la dynamique de population des principales espèces de copépodes de l'estuaire de la Seine, les paramètres environnementaux ont été caractérisés tant au niveau de la colonne d'eau que de la couche superficielle du sédiment. Nous nous sommes ensuite intéressés à décrire l'évolution saisonnière des œufs de résistance benthiques, puis des populations des principales espèces de copépodes (*Eurytemora affinis*, espèces du genre *Acartia* et *Temora longicornis*).

II. Résultats

1. Paramètres environnementaux

1.1. Contexte hydrologique

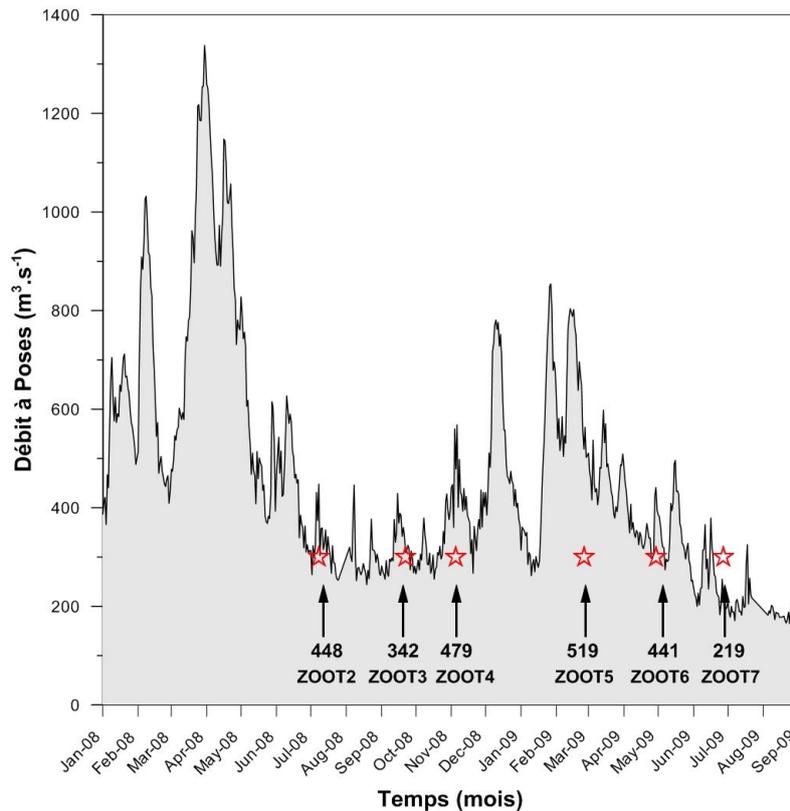


Figure 4.1 : Historique des débits liquides journaliers enregistrés au barrage de Poses durant la période 2008-2009. Les étoiles rouges représentent les dates des différentes campagnes de prélèvements (Source : Seine-Aval).

Au cours de cette étude, les échantillons ont été prélevés dans un contexte hydrologique de faible débit fluvial d'environ $440 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (signalons pour la Seine un débit moyen de $450 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, avec un débit d'étiage en moyenne de $200 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$). Le régime hydrologique de la Seine (**Figure 4.1**) était en 2008 et 2009 dans un contexte "année sèche", avec des périodes de crue réduites en intensité et en durée (1 pic à $1330 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ à la fin de l'hiver-début du printemps 2008, et un pic à $850 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ durant la fin de l'hiver-début de printemps 2009). Le dernier prélèvement a été réalisé en conditions d'étiage avec une valeur de $219 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ pour la campagne du 27 juin 2009 (**ZOOT7**). Les profondeurs rencontrées lors des prélèvements ont été comprises entre 2,2 et 4,4 mètres, avec une amplitude de marée

variant de 6,5 à 9 mètres. La vitesse de courant maximale enregistrée au fond (**Tableau 4.1**) est plus importante en avril 2009 qu'au cours des autres campagnes (juillet, septembre, novembre 2008 et juin 2009).

1.2. Paramètres physiques

1.2.1. Température et Photopériode

La température moyenne de l'eau et la photopériode rencontrées dans l'estuaire de la Seine varient nettement au cours d'une année (**Figure 4.2**). La température de l'eau augmente à partir de début mars jusqu'au mois d'août, et varie annuellement entre 6 et 22°C. La durée d'éclairement évolue entre ± 08 h lors du solstice d'hiver (22 décembre) et ± 16 h lors du solstice d'été (21 juin).

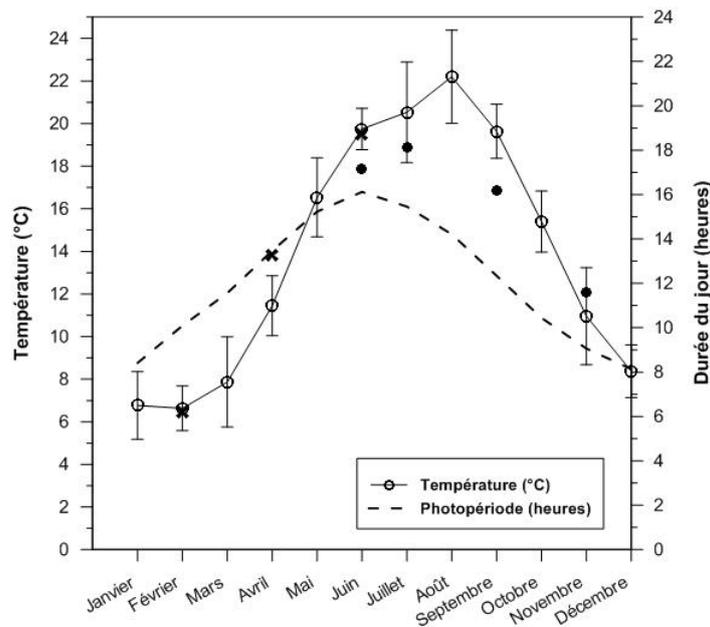


Figure 4.2 : Températures mensuelles moyennes (\pm Ecart-type) pour la période 2000 à 2007 au niveau de Tancarville (cercle vide) (Source : Agence de l'eau Seine Normandie). Les points noirs indiquent les températures relevées au cours des campagnes 2008 au niveau du pont de Normandie ; les croix noires indiquent celles relevées au cours des campagnes 2009. La ligne en pointillés indique la durée d'éclairement (en heures) au niveau du Havre (Source : <http://ptaff.ca/soleil>).

1.2.2. Salinité

Les sédiments des stations A, B, C et D sont successivement recouverts par des eaux de salinité > 18 (à marée haute), de salinité comprise entre 5 et 18 (au flot et au jusant) et de salinité < 5 (à marée basse). Au niveau de la station E, la salinité de la masse d'eau est globalement plus réduite, et varie entre 0 et 18 en fonction des conditions de marée.

1.3. Chlorophylle *a* et matière en suspension

La concentration moyenne de chlorophylle *a* est toujours plus élevée au fond qu'en surface au cours des différentes campagnes de prélèvements (**Tableau 4.1**) avec des valeurs maximales en février et en juin 2009 atteignant 6,9 µg.l⁻¹.

Les concentrations moyennes en matière en suspension sont également plus élevées au fond qu'en surface (**Tableau 4.1**). En février 2009, la concentration en matière en suspension est maximale avec des valeurs atteignant 2 300 mg.l⁻¹; tandis qu'en novembre 2008, la concentration moyenne est de 237 ± 189 mg.l⁻¹ avec des valeurs maximales ne dépassant pas 600 mg.l⁻¹.

Tableau 4.1 : Différents paramètres environnementaux rencontrés dans la zone d'étude au cours des 6 campagnes de prélèvements (coefficients de marée, V max : vitesse maximale du courant à 10 cm au dessus du fond, températures moyennes (± Ecart-type) de la colonne d'eau, concentrations moyennes (± Ecart-type) en chlorophylle *a* et en matière en suspension). (-) pas de données.

Campagne	Date	Coef. de marée	Vmax (cm.s ⁻¹)	T °C moyenne	Chl <i>a</i> (µg.l ⁻¹)		MES (mg.l ⁻¹)	
					Surface	Fond	Surface	Fond
ZOOT2	08/07/08	81/76	156,9	19,0 ± 0,8	1,7 ± 0,8	2,8 ± 1,0	109 ± 47	395 ± 349
ZOOT3	19/09/08	59/51	170	16,9 ± 0,3	1,7 ± 0,9	2,8 ± 1,6	185 ± 135	585 ± 567
ZOOT4	05/11/08	42/37	135	12,0 ± 0,2	0,6 ± 0,2	1,3 ± 0,7	70 ± 34	237 ± 189
ZOOT5	25/02/09	87/90	-	6,5 ± 0,1	2,1 ± 1,3	3,1 ± 2,1	182 ± 152	645 ± 795
ZOOT6	26/04/09	87/81	238,8	14,0 ± 0,9	-	-	163 ± 144	470 ± 523
ZOOT7	27/06/09	92/88	121,96	19,7 ± 0,7	3,7 ± 0,8	5,2 ± 1,0	145 ± 118	415 ± 302

1.4. Caractéristiques sédimentaires et profils d'oxygène

1.4.1. Faciès sédimentaires

En raison des conditions hydrologiques décrites ci-dessus, le bouchon vaseux de l'estuaire est cantonné au sein du chenal de navigation. Du point de vue de la sédimentologie, cela se traduit par un envasement progressif du chenal et plus particulièrement de sa bordure immédiate. Cet envasement prend la forme de lentilles de crème de vase, extrêmement mobiles, susceptibles de se décanter et de former des dépôts vaseux pérennes. Les carottes sédimentaires analysées au cours des missions **ZOOTRANS** sont révélatrices de cet état de fait. Une analyse synthétique (**Figures 4.3, 4.4, 4.5, 4.6, 4.7 et 4.8**) met en évidence, de bas en haut :

- un dépôt ancien (**III**), compact, vaseux, de couleur sombre (généralement noir). Ce dépôt, difficile à dater, a été caractérisé au sonar à balayage latéral (Lesourd, 2000). C'est sur ce "background" sédimentaire que circulent les phases sédimentaires récentes et/ou mobiles (crème de vase, sables structurés en mégarides). L'âge relatif de ce dépôt peut être estimé à une période allant de plusieurs mois à plusieurs années (Lesourd, comm. pers.).
- un dépôt formé de vase généralement gris-olive, entrecoupé de lits plus grossiers, silteux voire sableux à sablo-vaseux (**II**). La base de ces dépôts grossiers caractérise une surface d'érosion de la vase sous-jacente. Ce dépôt est le produit d'une dynamique complexe du bouchon vaseux, d'alternance avec des phases de migration de sables, lors d'événement de crues restreintes sus citées (un événement majeur durant le printemps 2008 avec un pic à $1\,330\text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$, et un pic de moindre importance à $800\text{-}850\text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ au cours de la période décembre 2008-février 2009). Ce dépôt peut être âgé de quelques mois au plus (Lesourd, comm. pers.).
- la partie superficielle de la couverture sédimentaire (**I**) est généralement identifiée sur une épaisseur variant de 1 à 16 cm. Ces dépôts sont limités à leur base par une surface d'érosion. Ce dépôt prend des formes diverses selon la position dans l'estuaire. Il est soumis à une forte variabilité dans le temps, avec des évolutions cohérentes d'un site à l'autre. L'âge de ces dépôts peut être estimé de quelques heures à quelques semaines au plus.

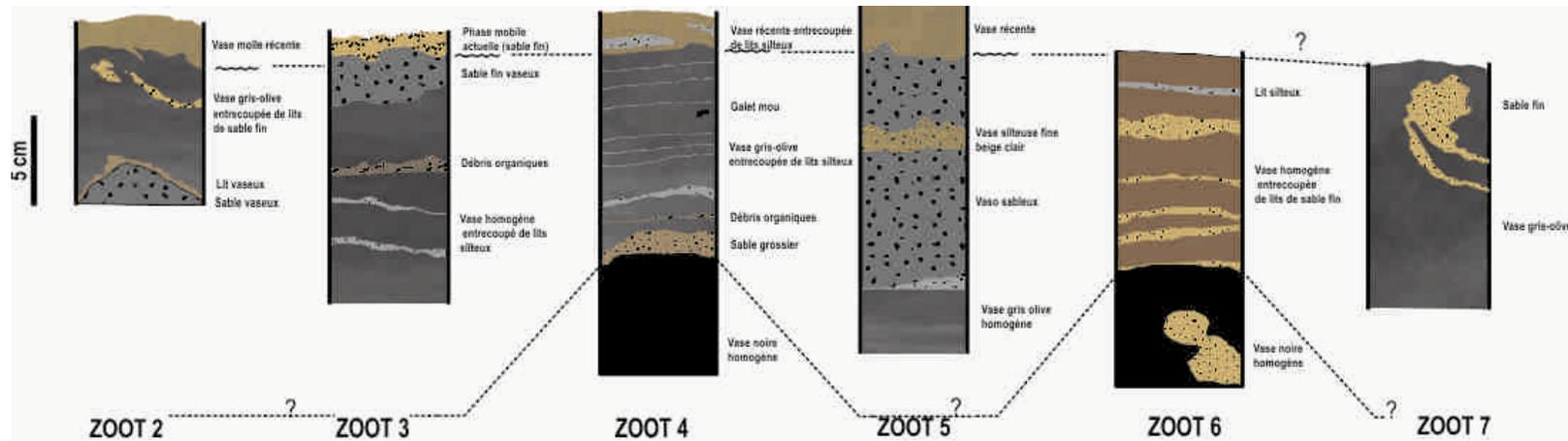


Figure 4.3 : Evolution des faciès sédimentaires à la station A entre le 08 juillet 2008 et le 27 juin 2009.

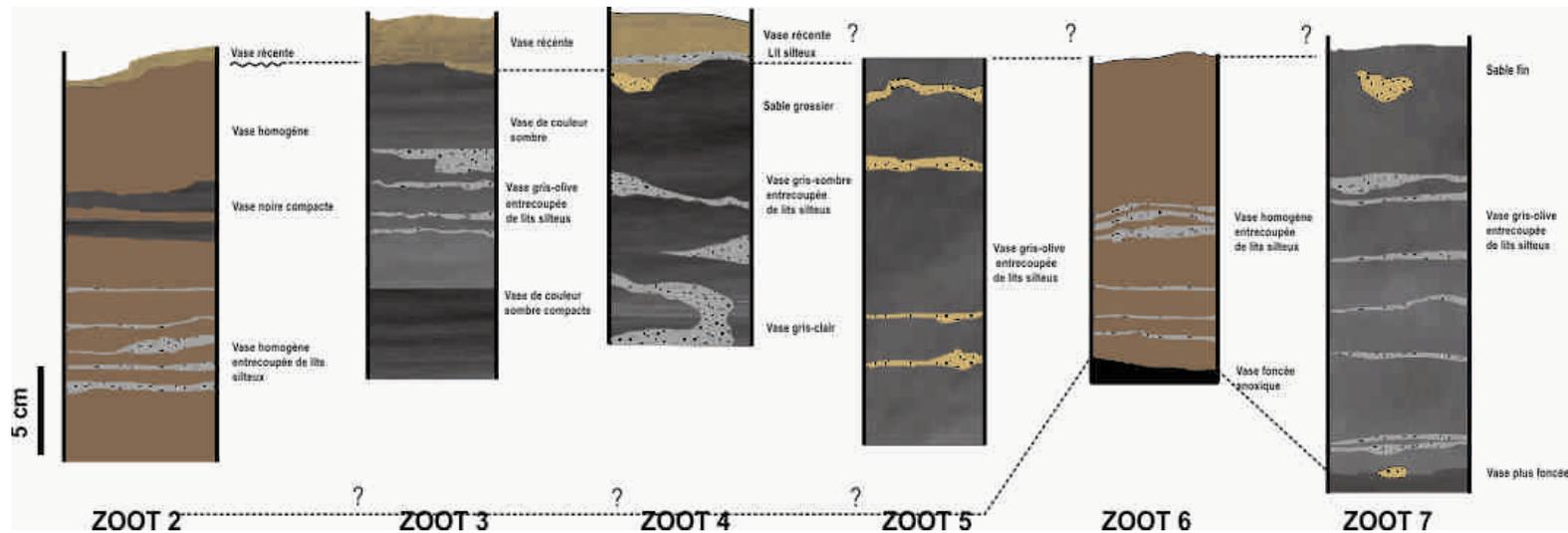


Figure 4.4 : Evolution des faciès sédimentaires à la station B entre le 08 juillet 2008 et le 27 juin 2009.

L'évolution des faciès se caractérise ainsi :

Station A (Figure 4.3) : d'un dépôt vaseux en juillet 2008 (**ZOOT2**), la couverture évolue vers un dépôt sableux en septembre 2008 (**ZOOT3**), sans doute à la suite de l'érosion du faciès vaseux et son remplacement par un dépôt sableux. En novembre 2008 (**ZOOT4**), la station A est caractérisée par un nouveau faciès de vase entrecoupé de lits silteux. La structure sablo-vaseuse qui fait suite en février 2009 (**ZOOT5**) ne peut être reliée aux faciès précédents, et peut être liée à la crue de l'hiver 2008-2009, ou au dragage. Au cours de la campagne d'avril 2009 (**ZOOT6**), le "background" de vase noire présent en **ZOOT4** est trouvé de nouveau, et est surmonté d'une couche de vase homogène entrecoupée de lits de sable fin. Le faciès de vase gris-olive rencontré en juin 2009 (**ZOOT7**) présente une structure similaire à celle rencontrée 2 mois plus tôt. Au cours des deux dernières campagnes, aucun dépôt de vase récente n'a été noté sur les faciès sédimentaires.

Station B (Figure 4.4) : elle est caractérisée par la présence de vase entrecoupée de lits silteux, avec pour les campagnes de juillet, septembre et novembre 2008 (**ZOOT2** à **ZOOT4**), la présence d'un dépôt de vase récente. Ce dépôt n'est pas retrouvé sur les campagnes de l'année 2009 (février : **ZOOT5** ; avril : **ZOOT6** ; juin : **ZOOT7**), ce qui peut être lié à la position plus en marge du chenal ou à un décapage de cette couche suite à la crue de l'hiver 2008-2009.

Station C (Figure 4.5) : d'un dépôt vaseux en juillet 2008 (**ZOOT2**), la couverture évolue vers un dépôt sableux en septembre (**ZOOT3**). Le faciès de vase gris-olive présent en **ZOOT3** sur le "background" de vase compacte noire n'est pas retrouvé en novembre 2008 (**ZOOT4**). A la place, un mélange de sable et de vase récente recouvre ce "background", lequel évolue en février 2009 (**ZOOT5**) en une couche de vase récente. Le faciès décrit lors de la campagne d'avril 2009 (**ZOOT6**) ne présente pas de décapage suite à la crue de la fin de l'hiver 2008-2009. En juin 2009 (**ZOOT7**), le faciès décrit ne peut être directement relié au précédent, sans doute en raison de l'intervalle de temps (environ 2 mois) qui masque certainement des événements survenus à la fin du printemps-début d'été.

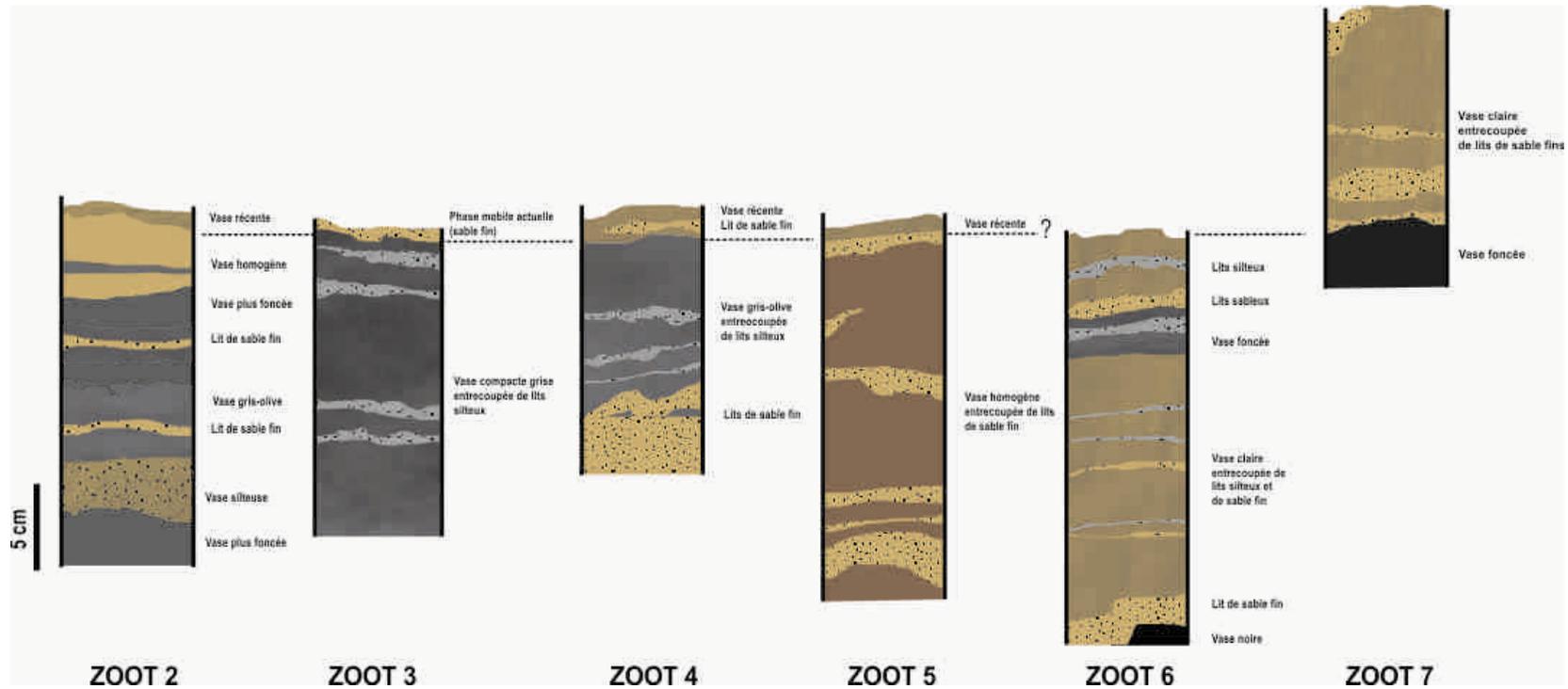
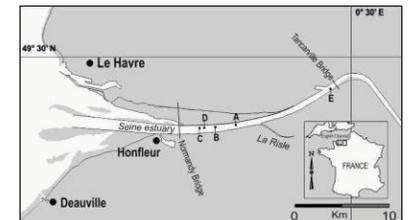


Figure 4.6 : Evolution des faciès sédimentaires à la station D entre le 08 juillet 2008 et le 27 juin 2009.



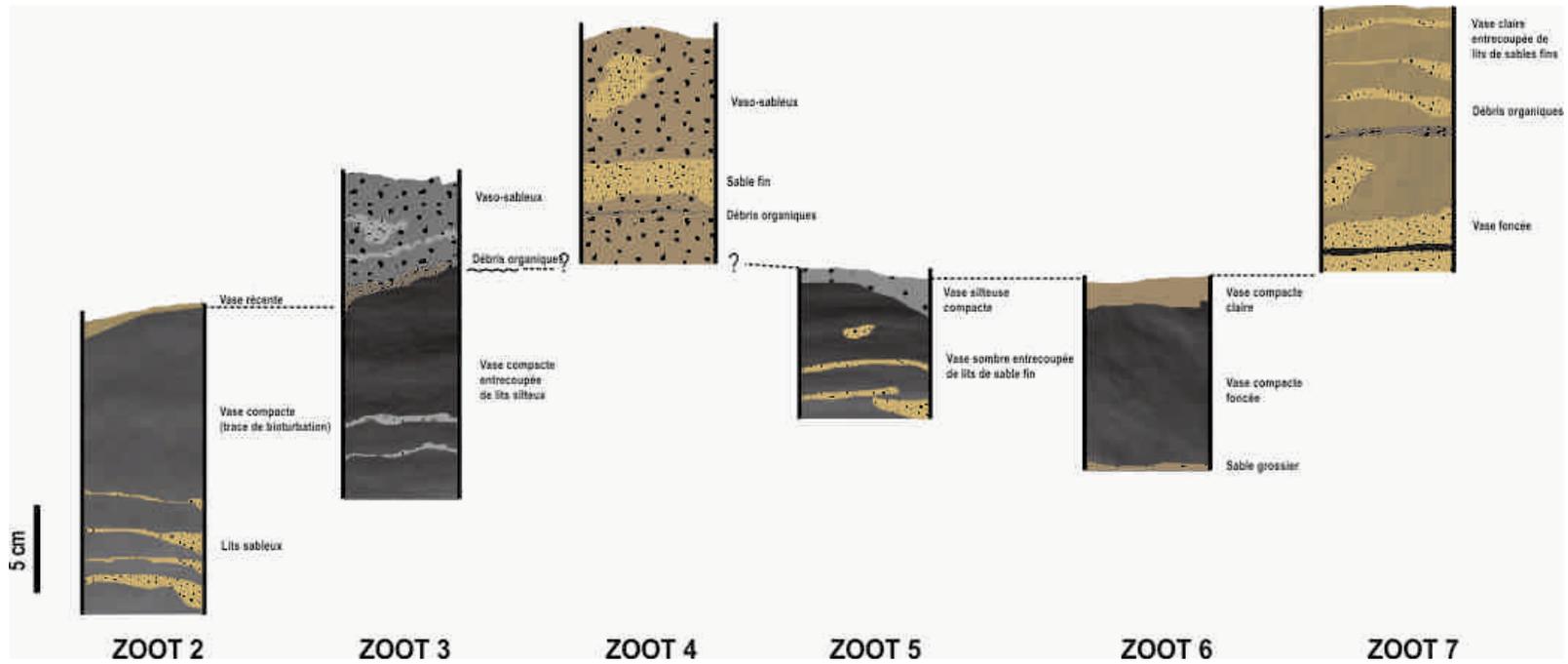
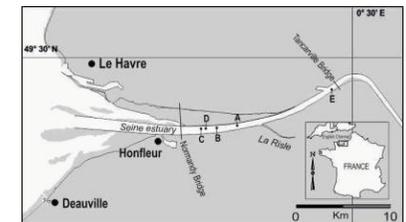


Figure 4.7 : Evolution des faciès sédimentaires à la station E entre le 08 juillet 2008 et le 27 juin 2009.



Station D (Figure 4.6) : L'évolution des faciès sédimentaires à la station D correspond à celle des stations A et C. D'un dépôt vaseux en juillet 2008 (**ZOOT2**), la couverture évolue vers un dépôt sableux en septembre (**ZOOT3**), puis par un mélange de vase et de sable fin en novembre 2008 (**ZOOT4**). En février 2009 (**ZOOT5**), la couverture évolue de nouveau vers un dépôt de vase récente que nous ne retrouvons pas en avril 2009 (**ZOOT6**). En juin 2009 (**ZOOT7**), une couche de vase claire entrecoupée de lits de sables fins vient couvrir le faciès que nous retrouvons en **ZOOT6** ; cet apport d'environ 12 cm est sans doute à mettre en relation avec un événement de dépôt survenu entre ces 2 campagnes.

Station E (Figure 4.7) : La station E présente une particularité vis-à-vis des autres stations décrites ci-dessus. En effet, cette station située plus en amont du chenal de navigation, au sortir du dernier méandre de l'estuaire, est sous l'influence des bancs sableux qui y circulent sous forme de vastes mégarides voire de dunes subtidales. Ainsi, le "background" de vase compacte noire est recouvert par un dépôt de vase récente en juillet 2008 (**ZOOT2**) ; puis une forte sédimentation sableuse à vaso-sableuse en septembre et novembre 2008 (**ZOOT3** et **ZOOT4**). La forte sédimentation sableuse observée (≈ 15 cm) en **ZOOT4**, correspond probablement à la migration d'un champ de mégarides circulant sur ce "background". De ce fait, la pénétration du carottier Reineck a été limitée au faciès sableux et n'a pas permis d'atteindre le faciès vaseux sous-jacent. Au cours des mois de février et d'avril 2009 (**ZOOT5** et **ZOOT6**), il est à noter l'absence de ce faciès récent de nature vaseuse à vaso-sableuse, que nous retrouvons au contraire en juin 2009 (**ZOOT7**), probablement suite à un événement de dépôt massif que l'on a également noté pour les stations C et D.

L'analyse des faciès sédimentaires permet de mettre en évidence certains événements qui ont été décrits sur plusieurs stations.

Ainsi, entre juillet 2008 (**ZOOT2**) et septembre 2008 (**ZOOT3**), nous observons un dépôt sableux pour les stations A, C, D et E tandis que la station B présente un dépôt de vase récente.

En novembre 2008 (**ZOOT4**), les stations A, B, C et D présentent des faciès de vase entrecoupée de lits silteux ; tandis qu'au niveau de la station E, nous remarquons une forte sédimentation sablo-vaseuse.

En février 2009 (**ZOOT5**), il semble y avoir un effet lié à la crue. Ainsi, les stations A et C connaissent un dépôt de vase récente, tandis que la couche récente de la station B semble avoir été décapée.

En avril et juin 2009 (ZOOT6 et ZOOT7), les stations A et B ne connaissent pas d'évolution, tandis qu'il semble qu'un événement de dépôt massif survienne à la fin du printemps, au niveau des stations C, D et E. L'origine de cet événement n'a toutefois pas pu être qualifiée. S'il peut être d'origine naturelle (houles d'ouest pénétrant dans l'estuaire), il peut tout aussi être de nature anthropique (effet des dragages réalisés dans le chenal principal et ayant des répercussions sur les zones d'études, en bordure immédiate du chenal).

Afin de simplifier l'évolution de ces faciès au cours des différentes campagnes, il a été choisi de caractériser trois types de dépôts en fonction de leur âge relatif (cf. Chapitre 2, paragraphe 3.1.3, Figure 4.8).

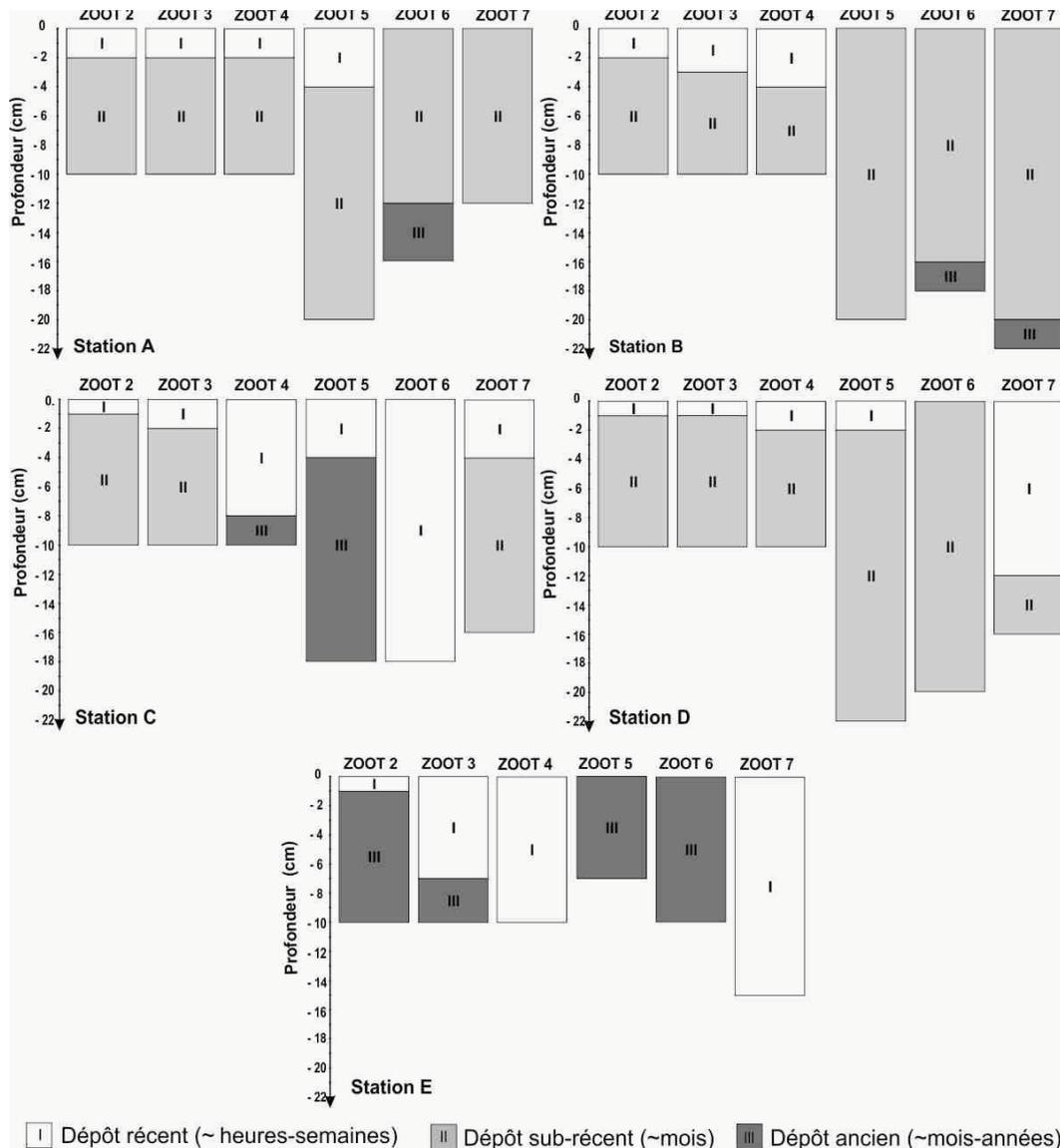


Figure 4.8 : Représentation schématique des différentes couches sédimentaires pour les 5 stations (A, B, C, D et E) de l'estuaire de la Seine au cours des 6 campagnes de prélèvements (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009). Interprétation d'après description et photographies. L'ordre de grandeur de l'âge relatif de ces dépôts est indiqué entre parenthèses.

1.4.2. Granulométrie

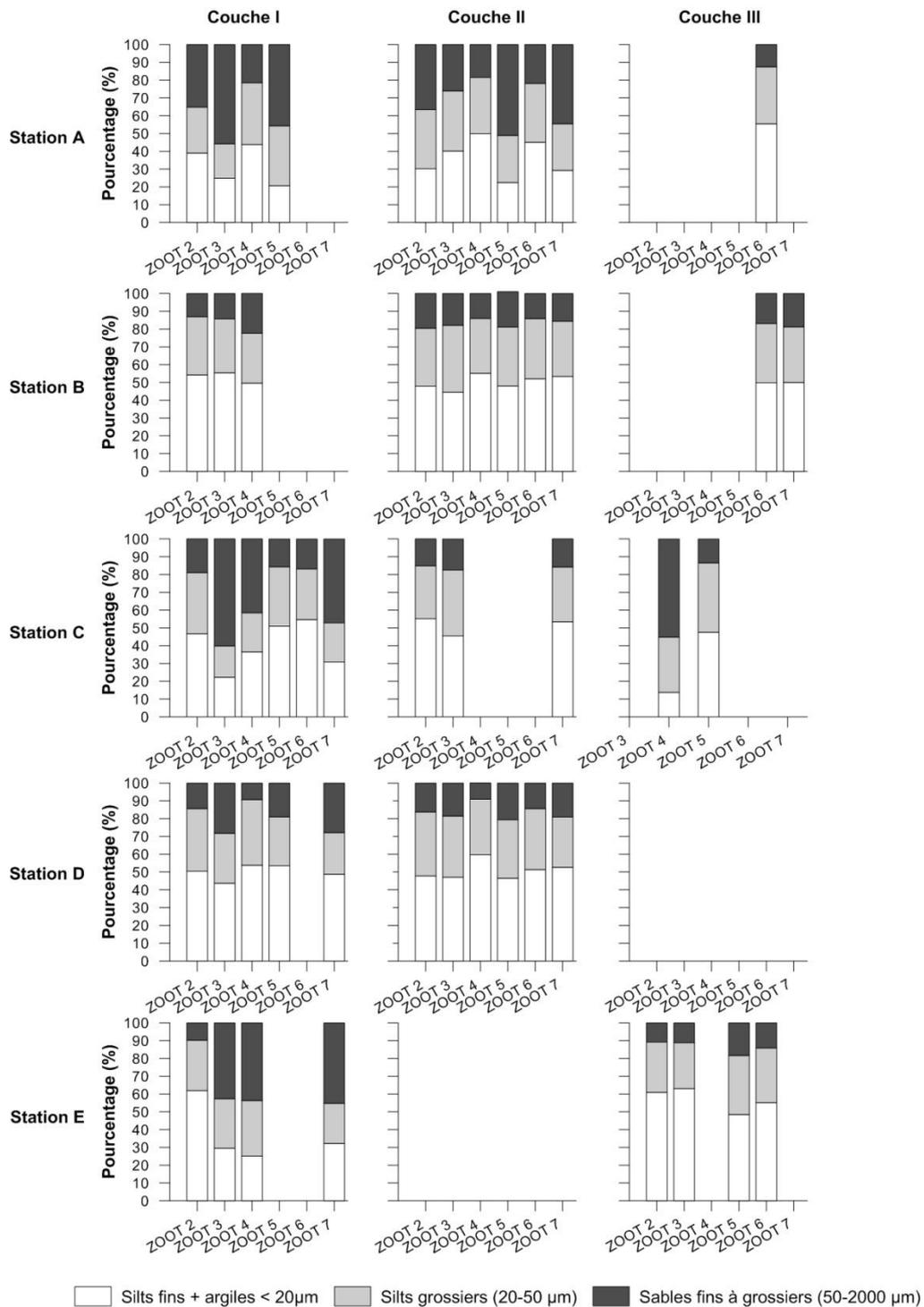


Figure 4.9 : Distribution de la taille des grains pour chacune des couches (I, II et III) des 5 stations au cours des 6 campagnes de prélèvement.

La composition granulométrique des cinq stations (A, B, C, D et E) est essentiellement dominée par la fraction silts fins que ce soit dans les dépôts récents (I), sub-récents (II) ou anciens (III). Cette fraction représente environ 50 % de l'échantillon tandis que les fractions

silts grossiers et sables fins à grossiers ne représentent respectivement que 30 et 20 %. Cela étant, la contribution de chacune de ses fractions peut varier suite à des événements sédimentaires identifiés sur les faciès. Ainsi, la fraction de sables fins à grossiers peut atteindre des valeurs proches de 60 %, comme c'est le cas pour la station A et C lors de **ZOOT3** (Figure 4.9).

1.4.3. Porosité

Avec une valeur moyenne de $0,74 \pm 0,13$ (toutes stations et périodes d'échantillonnages confondues), la porosité révèle de la nature à dominance vaseuse de ces carottes (Figure 4.10). La porosité peut varier de façon temporelle suite à un apport important de sable ou au contraire de vase récente. Ainsi, pour la station A par exemple, la porosité passe de $0,62 \pm 0,11$ en **ZOOT2** à $0,46 \pm 0,04$ suite à un dépôt de sable fin en **ZOOT3**, avant d'atteindre $0,88 \pm 0,02$ au cours des deux campagnes suivantes **ZOOT4** et **ZOOT5** (suite à un dépôt de vase récente).

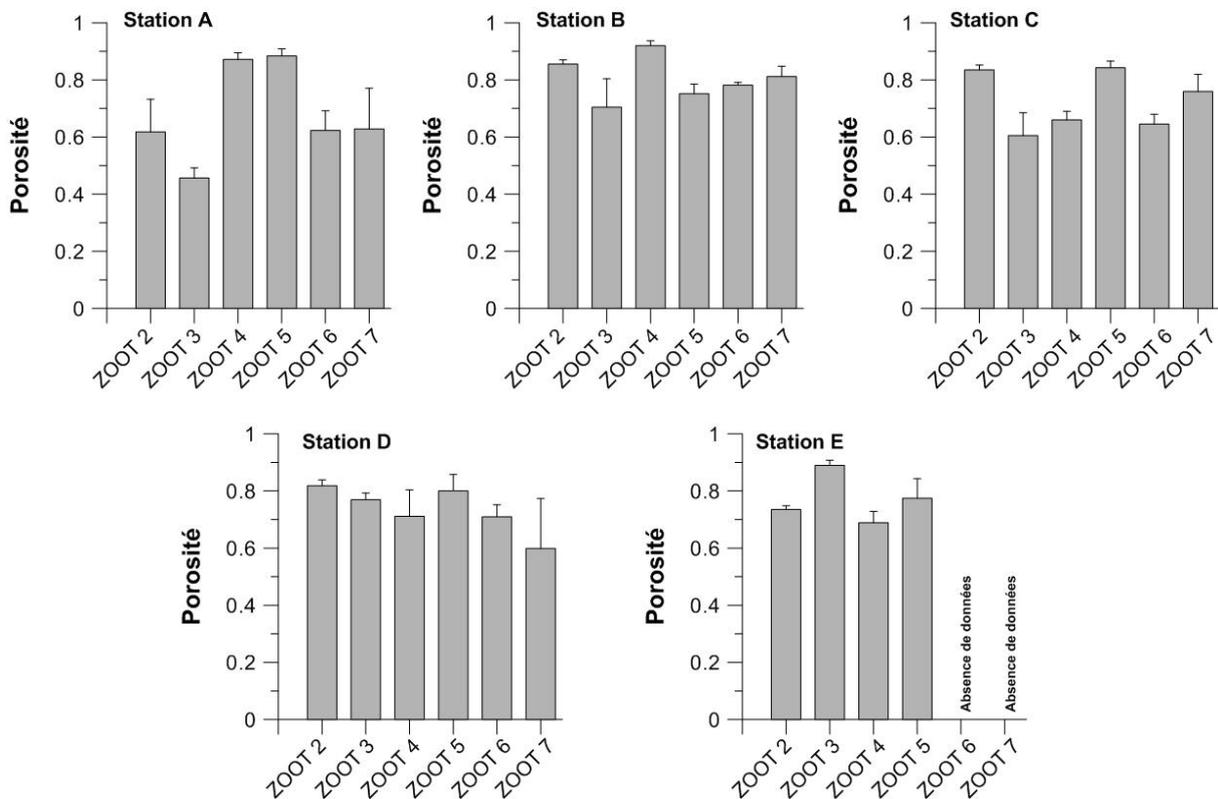


Figure 4.10 : Evolution de la porosité moyenne (+ Ecart-type) sur le premier centimètre de sédiment des stations A, B, C, D et E au cours du suivi saisonnier 2008-2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009).

1.4.4. Profils d'oxygène

Pour chacune des stations, la concentration d'oxygène moyenne est d'environ $7,8 \pm 1,7$ mg.l^{-1} à l'interface eau-sédiment, et diminue rapidement pour atteindre 0 mg.l^{-1} (**Figure 4.11**, **Annexe 4-Figures 1 à 4**). La profondeur maximale de pénétration de l'oxygène varie entre les stations et au cours du temps. Ainsi on a des valeurs comprises entre 1,29 mm et 10,3 mm. La profondeur maximale de pénétration de l'oxygène est à mettre en relation avec la dynamique sédimentaire. Par exemple, pour la station A (**Figure 4.11**), le passage d'une profondeur de 2,19 mm en **ZOOT2** à une profondeur maximale de 9,25 mm en **ZOOT3** est lié au dépôt d'une couche de sable, plus perméable à l'oxygène que la couche de vase (**ZOOT2**).

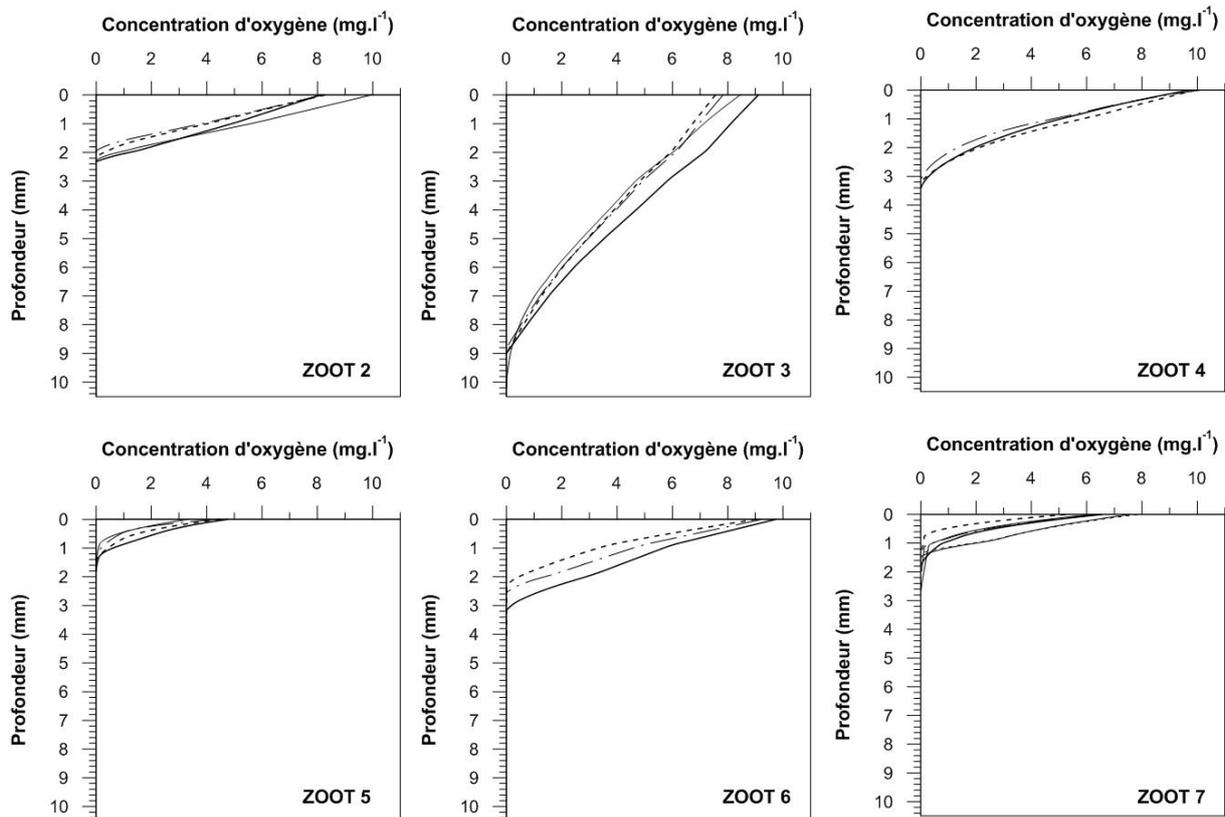


Figure 4.11 : Microprofils des concentrations en oxygène dans les sédiments superficiels de la station A au cours du suivi saisonnier 2008-2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009). Les différentes courbes représentent les différents répliqués réalisés durant chaque campagne.

Au niveau des stations A, B, C, D et E, les flux diffusifs d'oxygène sont compris entre $17,64 \pm 4,74$ et $1\ 284,21 \pm 362,59 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (Figure 4.12). Les valeurs les plus faibles sont relevées pour les faciès sableux, tandis que les plus fortes valeurs sont observées pour les faciès vaseux.

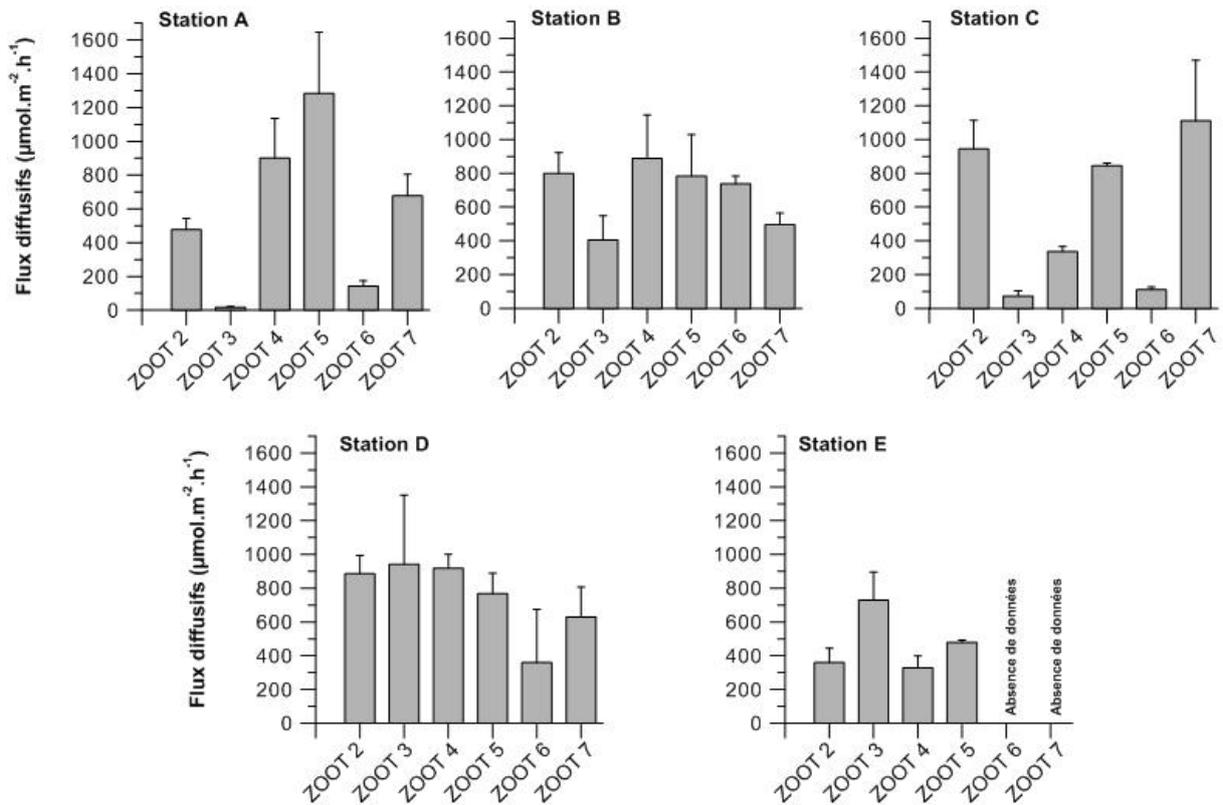


Figure 4.12 : Evolution de la demande benthique moyenne en oxygène (+ Ecart-type) à l'interface eau-sédiment des stations A, B, C, D et E au cours du suivi saisonnier 2008-2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009).

2. Variation saisonnière de l'abondance en œufs de résistance benthiques

En considérant chaque réplicat, l'abondance en œufs de copépodes calanoïdes est comprise entre 0 et $8,10 \times 10^7$ œufs.m⁻³ en fonction de la station, de la profondeur et de la période d'échantillonnage considérées (cf. **Annexe 4 – Figures 5 à 10**). L'évolution saisonnière de l'abondance en œufs de résistance de copépodes calanoïdes est représentée **Tableau 4.2 et Annexe 4 – Figure 11**.

En juillet 2008 (**ZOOT2**), l'abondance totale varie entre $1,00 \pm 0,67$ (Station E, Couche III) et $2,70 \pm 1,45 \times 10^7$ œufs.m⁻³ (Station B, Couche I).

Une diminution de l'abondance des œufs de résistance est observée entre juillet 2008 et septembre 2008 (**ZOOT3**) pour chacune des couches, excepté pour la couche III de la station E, où la valeur reste inchangée ($1,00 \pm 0,63 \times 10^7$ œufs.m⁻³). Les valeurs sont significativement différentes pour la couche I des stations A, B et C ; et pour la couche II des stations B et C (test t ; $p < 0,01$).

En novembre 2008 (**ZOOT4**), une augmentation des valeurs d'abondance est observée par rapport à la campagne précédente. L'augmentation est significative pour la couche I des stations B et D et la couche II de la station D (test t ; $p < 0,05$). L'abondance totale maximale relevée est de $2,82 \pm 0,72 \times 10^7$ œufs.m⁻³ pour la deuxième couche sédimentaire (II) de la station D.

Durant la campagne de février 2009 (**ZOOT5**), les valeurs d'abondance totale se situent entre $0,34 \pm 0,23$ (Station E, couche III) et $1,86 \pm 0,44 \times 10^7$ œufs.m⁻³ (Station C, couche I). Des augmentations significatives ont été observées pour la couche II de la station B et la couche III de la station C, où les valeurs ont quasiment doublé entre les deux dates (test t ; $p < 0,05$).

Une diminution significative de l'abondance totale a été observée en avril 2009 (**ZOOT6**) pour la couche II de la station A, la couche I de la station C, et la couche III de la station E (test t ; $p < 0,05$). Au cours de cette campagne les valeurs d'abondance totale sont comprises entre $0,06 \pm 0,05$ (Station E, couche III) et $1,59 \pm 0,44 \times 10^7$ œufs.m⁻³ (Station B, couche II).

En juin 2009 (**ZOOT7**), peu d'évolution est observée au niveau des valeurs d'abondance totale, excepté pour la couche III de la station B et la couche I de la station C. En effet, les valeurs triplent pour la station B passant de $0,75 \pm 0,11$ à $2,24 \pm 0,34 \times 10^7$ œufs.m⁻³

entre avril et juin 2009 (test t ; $p < 0,05$), tandis qu'à la station C, l'abondance est près de 40 fois moins élevée en juin par rapport à avril 2009 (test t, $p < 0,05$).

Tableau 4.2 : Evolution saisonnière de l'abondance en œufs de résistance de copépodes calanoïdes ($\times 10^7$ œufs.m⁻³) dans les trois types de couches sédimentaires (I : dépôt récent, II : dépôt sub-récent, III : dépôt ancien) au niveau de cinq stations (A, B, C, D et E) dans l'estuaire de la Seine. ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009. Chaque valeur indique la moyenne (\pm Ecart-type) calculée sur trois réplicats. (-) aucune donnée n'est présente pour cette couche sédimentaire ou couche sédimentaire absente.

Station	Couche sédimentaire	ZOOT2	ZOOT3	ZOOT4	ZOOT5	ZOOT6	ZOOT7
A	I	2,56 \pm 1,30	0,78 \pm 0,38	1,18 \pm 0,42	0,94 \pm 0,48	-	-
	II	1,62 \pm 1,16	1,08 \pm 0,43	2,01 \pm 1,39	1,70 \pm 1,14	0,73 \pm 0,31	0,88 \pm 0,48
	III	-	-	-	-	0,13 \pm 0,13	-
B	I	2,70 \pm 1,45	0,53 \pm 0,22	1,40 \pm 0,35	-	-	-
	II	2,17 \pm 2,01	0,91 \pm 0,35	0,71 \pm 0,40	1,58 \pm 0,71	1,59 \pm 0,44	1,69 \pm 0,54
	III	-	-	-	-	0,75 \pm 0,11	2,24 \pm 0,34
C	I	1,58 \pm 0,36	0,34 \pm 0,27	0,96 \pm 0,55	1,86 \pm 0,44	0,79 \pm 0,47	0,02 \pm 0,04
	II	2,23 \pm 1,59	0,81 \pm 0,58	-	-	-	0,62 \pm 0,48
	III	-	-	1,08 \pm 0,41	2,13 \pm 1,17	-	-
D	I	1,45 \pm 0,90	0,70 \pm 0,70	2,71 \pm 1,24	0,82 \pm 0,21	-	1,04 \pm 0,46
	II	1,62 \pm 0,93	1,29 \pm 0,69	2,82 \pm 0,72	1,85 \pm 0,77	1,58 \pm 0,59	0,87 \pm 0,29
	III	-	-	-	-	-	-
E	I	1,13 \pm 0,96	0,87 \pm 0,49	0,77 \pm 0,63	-	-	1,22 \pm 0,58
	II	-	-	-	-	-	-
	III	1,00 \pm 0,67	1,05 \pm 0,51	-	0,34 \pm 0,23	0,06 \pm 0,05	-

Afin d'établir l'existence ou non de différences entre les abondances relevées aux différentes dates, un test t de Student a été réalisé. A l'issue de ce test, les abondances ont été regroupées en fonction des différences significatives qui existaient ou non entre elles. Ainsi il apparaît que les abondances moyennes relevées en juillet 2008 (ZOOT2), novembre 2008 (ZOOT4) et février 2009 (ZOOT5) sont significativement plus élevées (test t ; $p < 10^{-3}$) qu'en avril et juin 2009 (ZOOT6 et ZOOT7) ; elles-mêmes étant significativement plus élevées (test t ; $p < 10^{-3}$) qu'en septembre 2008 (ZOOT3) (Figure 4.13).



Figure 4.13 : Représentation schématique de la classification des abondances en œufs de résistance des plus élevées au plus faibles. Les différences significatives (test t ; $p < 10^{-3}$) existent entre chacun des groupes. ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009.

3. Variation saisonnière du succès d'éclosion des œufs benthiques

Dans cette étude, le succès d'éclosion a été calculé pour chacune des couches sédimentaires (I, II et/ou III) des stations A, B, C, D et E : immédiatement après le prélèvement dans le milieu (juillet, septembre et novembre 2008 ; février, avril et juin 2009), après un mois ou plusieurs mois de stockage à basse température. Au cours de ces expériences, des rotifères, des cladocères marins ont éclos ; mais seuls les copépodes calanoïdes étaient ciblés par notre étude. En fonction de la station, de la profondeur ou du réplicat considérés, des valeurs de succès d'éclosion comprises entre 0 et $19,95 \pm 7,41$ % ont été observées (**Tableau 4.3, Annexe 5 : Figures 1 à 8**).

En juillet 2008 (**ZOOT2**), le succès d'éclosion observé immédiatement après extraction est compris entre $0,09 \pm 0,34$ % (Station C, couche II) et $4,05 \pm 4,92$ % (Station D, couche I). Pour la couche I de la station A et l'intégralité de la carotte sédimentaire de la station E, aucune éclosion n'a été observée. Après avoir exposé les œufs un mois à basse température (4-5 °C), le succès d'éclosion montre une augmentation avec des valeurs comprises entre $0,23 \pm 0,76$ % (Station A, couche II) et $8,31 \pm 9,75$ % (Station D, couche I). De nouveau, aucune éclosion n'a été observée pour le dépôt récent (I) de la station A et l'intégralité de la carotte sédimentaire en station E.

Un stockage plus long des sédiments (onze mois) à basse température a permis d'accroître considérablement le succès d'éclosion avec des valeurs comprises entre $2,69 \pm 0,93$ % (Station B, couche II) et $19,95 \pm 7,41$ % (Station B, couche I). Cependant, le dépôt sédimentaire ancien (III) de la Station E, n'a pas vu émerger de nauplii.

Tableau 4.3 : Succès d'éclosion moyen (\pm Ecart-type) pour chaque couche (I : dépôt récent, II : dépôt sub-récent, III : dépôt ancien), immédiatement après extraction, après un mois et x mois (* 11 mois, ** 4 mois) de stockage à 4-5 °C observé à partir des sédiments prélevés en juillet 2008 (ZOOT2), septembre 2008 (ZOOT3), novembre 2008 (ZOOT4), février 2009 (ZOOT5), avril 2009 (ZOOT6), et juin 2009 (ZOOT7). (-) indique l'absence de données.

	Station	Couche sédimentaire	Immédiatement après extraction	Après un mois à 4-5°C	Après x mois à 4-5°C		Station	Couche sédimentaire	Immédiatement après extraction	Après un mois à 4-5°C	Après x mois à 4-5°C
ZOOT 2*	A	I	0	0	18 ± 2,25	ZOOT 5	A	I	5,39 ± 5,32	0,60 ± 1,46	-
		II	0,30 ± 0,82	0,23 ± 0,82	4,50 ± 4,10			II	3,40 ± 7,13	0,38 ± 0,94	-
		III	-	-	-			III	-	-	-
	B	I	0,49 ± 1,20	4,33 ± 5,62	19,95 ± 7,41	ZOOT 5	B	I	-	-	-
		II	0,33 ± 0,81	1,56 ± 2,62	2,69 ± 0,93			II	1,96 ± 2,64	0	-
		III	-	-	-			III	-	-	-
	C	I	1,19 ± 2,06	3,15 ± 2,96	6,82	ZOOT 5	C	I	7,08 ± 3,48	0,92 ± 1,04	-
		II	0,09 ± 0,34	0,23 ± 0,76	3,24 ± 5,26			II	-	-	-
		III	-	-	-			III	1,13 ± 2,39	0,18 ± 0,84	-
	D	I	4,05 ± 4,92	8,31 ± 9,75	8,16	ZOOT 5	D	I	12,59 ± 7,93	1,15 ± 1,99	-
		II	2,86 ± 6,65	1,20 ± 4,43	3,59 ± 3,62			II	6,18 ± 6,84	0,73 ± 1,44	-
		III	-	-	-			III	-	-	-
	E	I	0	0	4,35	ZOOT 5	E	I	-	-	-
		II	-	-	-			II	-	-	-
		III	0	0	0			III	0	0	-
ZOOT 3**	A	I	0	1,28 ± 3,14	1,32 ± 1,86	ZOOT 6	A	I	-	-	-
		II	2,15 ± 3,83	0,61 ± 1,70	0,34 ± 0,64			II	5,68 ± 5,87	0	-
		III	-	-	-			III	0	0	-
	B	I	0	0	4,31 ± 3,31	ZOOT 6	B	I	-	-	-
		II	1,49 ± 5,15	0,53 ± 2,42	5,04 ± 3,98			II	4,23 ± 3,24	0	-
		III	-	-	-			III	8,92 ± 11,74	0	-
	C	I	0	0	0	ZOOT 6	C	I	1,49 ± 2,51	0	-
		II	0	0	5,21 ± 6,13			II	-	-	-
		III	-	-	-			III	-	-	-
	D	I	0	0	0	ZOOT 6	D	I	-	-	-
		II	1,16 ± 2,07	0,76 ± 1,64	4,08 ± 5,16			II	5,55 ± 4,07	0	-
		III	-	-	-			III	-	-	-
	E	I	17,97 ± 31,07	0	4,98 ± 2,05	ZOOT 6	E	I	-	-	-
		II	-	-	-			II	-	-	-
		III	0	0	2,15 ± 3,72			III	0	0	-
ZOOT 4	A	I	1,77 ± 2,77	2,51 ± 4,09	-	ZOOT 7	A	I	-	-	-
		II	2,16 ± 3,24	2,68 ± 5,21	-			II	3,83 ± 5,74	1,29 ± 2,67	-
		III	-	-	-			III	-	-	-
	B	I	1,15 ± 2,14	6,41 ± 7,86	-	ZOOT 7	B	I	-	-	-
		II	0,93 ± 3,93	3,99 ± 7,52	-			II	2,34 ± 1,92	1,12 ± 1,66	-
		III	-	-	-			III	0,44 ± 0,77	1,04 ± 0,93	-
	C	I	0	0,94 ± 3,56	-	ZOOT 7	C	I	0	0	-
		II	-	-	-			II	0	0	-
		III	0	0	-			III	-	-	-
	D	I	1,28 ± 1,99	8,49 ± 7,42	-	ZOOT 7	D	I	4,10 ± 7,71	0,77 ± 2,66	-
		II	0,18 ± 0,6	4,49 ± 3,57	-			II	0	0,51 ± 1,24	-
		III	-	-	-			III	-	-	-
	E	I	0,29 ± 1,10	11,4 ± 21,29	-	ZOOT 7	E	I	4,72 ± 4,88	0,67 ± 1,87	-
		II	-	-	-			II	-	-	-
		III	-	-	-			III	-	-	-

En septembre 2008 (**ZOOT3**), seul le dépôt récent (I) de la station E et les dépôts sub-récents (II) des stations A, B et D présentent des éclosions. Les valeurs de succès d'éclosion sont comprises entre $1,16 \pm 2,07$ % (Station D, II) et $17,97 \pm 31,07$ % (Station E, I). Le stockage des œufs (un mois à 4-5 °C) a permis de faire émerger des nauplii dans le dépôt récent (I) de la station A, où aucun n'avait été observé immédiatement après extraction. En revanche, les succès d'éclosion observés pour les autres couches sont plus faibles que ceux observés précédemment avec des valeurs comprises entre $0,53 \pm 2,42$ % (Station B, II) et $0,76 \pm 1,64$ % (Station D, II). Le stockage des sédiments durant 4 mois à basse température a permis d'augmenter sensiblement le succès d'éclosion avec des valeurs comprises entre $0,34 \pm 0,64$ % (Station A, II) et $5,21 \pm 6,13$ % (Station C, II). En revanche, pour les dépôts récents des stations C et D, aucune éclosion n'est observée.

En novembre 2008 (**ZOOT4**), aucune éclosion n'est à relever pour la station C immédiatement après extraction, ni dans le dépôt récent (I), ni dans le dépôt ancien (III). En revanche, toutes les couches des autres stations (A, B, D et E) présentent des éclosions avec des valeurs comprises entre $0,18 \pm 0,60$ % (Station D, II) et $2,16 \pm 3,24$ % (Station A, II). Après le passage des œufs un mois à basse température, nous notons des valeurs de succès d'éclosion supérieures à celles obtenues immédiatement après extraction. Les valeurs sont comprises entre $0,94 \pm 3,56$ % (Station C, I) et $11,4 \pm 21,29$ % (Station E, I), et sont significativement plus élevées pour la couche I des stations B, D, E et la couche II de la station D (test de Wilcoxon, $p < 0,05$).

En février 2009 (**ZOOT5**), le succès d'éclosion observé immédiatement après extraction est plus élevé qu'en novembre 2008 (**ZOOT4**), avec des valeurs évoluant entre $1,13 \pm 2,39$ % (Station C, III) et $12,59 \pm 7,93$ % (Station D, I). Aucune éclosion n'a été observée pour la station E, ni immédiatement après extraction, ni après 1 mois de stockage à 4-5 °C. Il est à noter que pour les autres stations, le passage des œufs durant un mois à basse température, n'a permis de faire éclore qu'une petite fraction des œufs non éclos précédemment. En effet, les valeurs sont comprises entre $0,18 \pm 0,84$ % (Station C, III) et $1,15 \pm 1,99$ % (Station D, I).

En avril 2009 (**ZOOT6**), les différentes incubations n'ont permis de relever des éclosions qu'immédiatement après extraction pour les stations A, B, C et D. Les valeurs de succès d'éclosion sont comprises entre $1,49 \pm 2,51$ % (Station C, I) et $8,92 \pm 11,74$ % (Station B, III).

En juin 2009 (**ZOOT7**), le succès d'éclosion observé immédiatement après extraction est compris entre $0,44 \pm 0,77$ % (Station B, III) et $4,72 \pm 4,88$ % (Station E, I), excepté pour la station C où aucune éclosion n'a été observée.

Après un mois à basse température, une petite fraction des œufs non éclos précédemment a éclos. Ainsi, les valeurs de succès d'éclosion sont comprises entre $0,51 \pm 1,24$ % (Station D, II) et $1,29 \pm 2,67$ % (Station A, II).

Afin d'établir l'existence d'une variation temporelle dans le succès d'éclosion, les données d'éclosion pour chacune des couches, chacun des réplicats et chacune des stations ont été regroupées pour chacune des dates (**Tableau 4.4**).

Tableau 4.4 : Succès d'éclosion moyen (\pm Ecart-type) observé au cours des différentes campagnes (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009.) (* 11 mois, ** 4 mois à basse température).

Stations A à E	Immédiatement après extraction	Après un mois à basse température	Après x mois à 4-5 °C
ZOOT2 (juillet 2008)	$0,76 \pm 3,11$	$0,95 \pm 3,04$	$4,28 \pm 5,74^*$
ZOOT3 (septembre 2008)	$3,28 \pm 13,12$	$0,35 \pm 1,40$	$3,46 \pm 4,15^{**}$
ZOOT4 (novembre 2008)	$0,76 \pm 2,24$	$5,01 \pm 11,12$	
ZOOT5 (février 2009)	$3,29 \pm 5,48$	$0,33 \pm 0,98$	
ZOOT6 (avril 2009)	$3,72 \pm 4,48$	0	
ZOOT7 (juin 2009)	$2,78 \pm 4,75$	$0,80 \pm 1,95$	

Les valeurs de succès d'éclosion relevées immédiatement après extraction sont faibles (de l'ordre de 0,80 %) pour les campagnes de juillet (**ZOOT2**) et novembre (**ZOOT4**), tandis qu'elles sont plus élevées en septembre (**ZOOT3**), février (**ZOOT5**), avril (**ZOOT6**) et juin (**ZOOT7**) (de l'ordre de 3,30 %). Un test de Kruskal-Wallis révèlent deux groupes significativement différent ($p < 10^{-3}$) : un groupe composé par les campagnes de juillet, septembre et novembre 2008 ; et un groupe composé par les campagnes de février, avril et juin 2009.

Les œufs placés un mois à basse température (4-5 °C) à l'issue de la première phase d'incubation, montrent un succès d'éclosion relativement faible compris entre 0 et 0,80 % pour les campagnes de juillet et septembre 2008 ainsi que pour février, avril et juin 2009. En

novembre 2008 (**ZOOT4**), le succès d'éclosion moyen relevé après le passage des œufs un mois à basse température est de $5,01 \pm 11,12$ % et est significativement différent des valeurs relevées pour toutes les autres dates (Kruskal-Wallis, $p < 10^{-3}$).

L'incubation des œufs extraits à partir de sédiments conservés onze et quatre mois à basse température (respectivement pour les campagnes **ZOOT2** et **ZOOT3**) révèle des succès d'éclosion plus forts que ceux observés immédiatement après extraction ou après un mois à basse température.

Au cours de ces incubations, les copépodes calanoïdes *Eurytemora affinis*, du genre *Acartia* et *Temora longicornis* ont éclo. Dans la catégorie "Autres", nous regroupons les nauplii éclos de copépodes calanoïdes indéterminés (du genre *Centropages* probablement). Le nombre de nauplii éclos, ainsi que l'espèce à laquelle ils appartiennent sont présentés que ce soit immédiatement après extraction, après un ou plusieurs mois à basse température (**Tableau 4.5**).

En juillet 2008 (**ZOOT2**), nous observons immédiatement après extraction principalement des éclosions d'*Eurytemora affinis* ; tandis qu'après un mois à basse température, ils ne représentent plus que 4,5 % des éclosions. *Temora longicornis* et "Autres" représentent alors plus de 95 % des éclosions. Pour l'incubation des sédiments conservés durant onze mois à basse température, *E. affinis* ne représente plus que 0,6 % contre 99,4 % pour le groupe "*T. longicornis*-Autres".

Tableau 4.5 : Nombre d'éclosions et identification des nauplii observés pour l'ensemble des couches sédimentaires, des réplicats et des stations, immédiatement après extraction après un mois ou plusieurs mois à basse température (4-5 °C) (* après onze mois ** après quatre mois).

Stations A à E		ZOOT2 (juil. 08)	ZOOT3 (sept. 08)	ZOOT4 (nov. 08)	ZOOT5 (févr. 09)	ZOOT6 (avr. 09)	ZOOT7 (juin 09)
Immédiatement après extraction	<i>E. affinis</i>	21	12	6	2	38	12
	<i>T. longicornis</i>	0	25	11	113	117	41
	Acartidés	0	0	3	64	8	73
	Autres	8	5	3	6	0	1
Après un mois à 4-5°C	<i>E. affinis</i>	2	0	9	0	0	1
	<i>T. longicornis</i>	27	7	122	23	0	30
	Acartidés	0	0	2	0	0	1
	Autres	15	0	3	0	0	2
Après x mois à 4-5°C	<i>E. affinis</i>	2*	3**	-	-	-	-
	<i>T. longicornis</i>	314*	75**	-	-	-	-
	Acartidés	0*	30**	-	-	-	-
	Autres	2*	7**	-	-	-	-

En septembre 2008 (**ZOOT3**), 28,6 % des éclosions appartiennent à *E. affinis* (12 nauplii) contre 59,5 % pour l'espèce marine *T. longicornis* (25 nauplii) immédiatement après extraction. Au contraire, après 1 mois à 4-5 °C, 100 % des éclosions ont été attribuées à *T. longicornis* (7 nauplii). L'incubation des sédiments prélevés en septembre après 4 mois de conservation à 4-5 °C, révèle que *T. longicornis* représente 65,22 % des éclosions contre 26,09 % pour les Acartidés, 6,09 % pour les autres copépodes calanoïdes (*Centropages* sp., probablement) et 2,61 % pour *Eurytemora affinis*.

En novembre 2008 (**ZOOT4**), trois espèces émergent immédiatement après extraction et représentent 47,8 (11 nauplii) ; 26,1 (6 nauplii) et 13 % (3 nauplii) des éclosions respectivement pour *T. longicornis*, *E. affinis* et les Acartidés. Après un mois à basse température, 122 éclosions sont attribuées à *T. longicornis* contre 9 pour *E. affinis*, 3 pour les autres copépodes calanoïdes et 2 pour les Acartidés.

En février 2009 (**ZOOT5**), le nombre d'éclosion attribué à *T. longicornis* représente 63,13 % (113 nauplii) contre 35,75 % (soit 64 nauplii) pour *A. spp.* *E. affinis* avec 2 éclosions ne représente que 1,12 % de toutes les éclosions. Après un mois à 4-5 °C, seul *T. longicornis* a émergé (23 nauplii).

En avril 2009 (**ZOOT6**), les éclosions de *T. longicornis* (117 nauplii), d'*E. affinis* (38 nauplii), et des Acartidés (8 nauplii), représentent respectivement 71,78 ; 23,31 et 4,91 % des éclosions totales. Aucune éclosion n'a été observée après le passage des œufs un mois à basse température.

Finalement en juin 2009 (**ZOOT7**), la majorité des éclosions est attribuée immédiatement après extraction aux Acartidés avec 73 nauplii (57,94 %) ; contre 41 et 12 nauplii respectivement pour *T. longicornis* et *E. affinis*. Après un mois à basse température, *T. longicornis* est l'espèce qui émerge le plus avec 88,24 % du total des éclosions.

La variation de l'abondance en œufs de résistance et la contribution relative de chaque espèce de copépode peut notamment dépendre de la reproduction des femelles dans la colonne d'eau. Dans la prochaine partie de ce chapitre, nous examinerons la structure des populations de copépodes au niveau de la zone du gradient de salinité.

4. Variation saisonnière de la structure des populations des principales espèces de copépodes de l'estuaire de la Seine

Dans l'estuaire de la Seine, au niveau du gradient de salinité, la communauté méso-zooplanctonique est principalement dominée par *Eurytemora affinis* et les Acartidés. Cependant d'autres copépodes calanoïdes peuvent être trouvés tels que *Temora longicornis*, *Centropages hamatus*, etc.

Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à décrire l'évolution saisonnière des principales espèces de copépodes calanoïdes, à savoir *Eurytemora affinis*, les Acartidés et *Temora longicornis* en fonction de la salinité, de la profondeur (Surface/Fond) et du stade de développement (**Figures 4.14, 4.15 et 4.16**).

4.1. Populations d'*Eurytemora affinis* et d'Acartidés

La densité d'*Eurytemora affinis* montre des variations liées à la salinité de la masse d'eau, à la profondeur échantillonnée mais également à la date d'échantillonnage (**Figure 4.14**). Ainsi, les densités sont comprises entre 600 et 85 333 ind.m⁻³ en surface, alors qu'au fond les densités peuvent atteindre 140 533 ind.m⁻³. Les densités totales les plus importantes sont relevées pour la zone oligohaline et mésohaline, bien qu'en zone polyhaline cette espèce soit également présente. D'une manière générale, les densités maximales d'*E. affinis* sont observées en juin 2008 et diminuent progressivement jusqu'en novembre 2008, avant d'augmenter de nouveau au cours des mois suivants (février et juin 2009). Cependant, les densités observées en juin 2009 sont près de deux fois inférieures à celles de juin 2008.

La structure de la population d'*E. affinis* montre également des variations liées à la salinité de la masse d'eau, à la profondeur, mais également à la période échantillonnée. En juin et juillet 2008, la population est principalement composée pour près de 80 % de stades naupliens (N1-N6). Une diminution progressive de la proportion des stades naupliens est observée de juillet 2008 à novembre 2008, date à laquelle ils représentent environ 20 % de la population. En revanche, la proportion de copépodites (C1-C4 et C5 Mâles et Femelles) représente près de 60 % de la population. Au cours des mois suivants (février et juin 2009), la proportion de nauplii est de nouveau plus importante que la proportion des stades copépodites. Durant toutes les campagnes et quelles que soient les conditions, des femelles adultes ont été observées ; cependant leur nombre ne dépassait pas 10 % de la population.

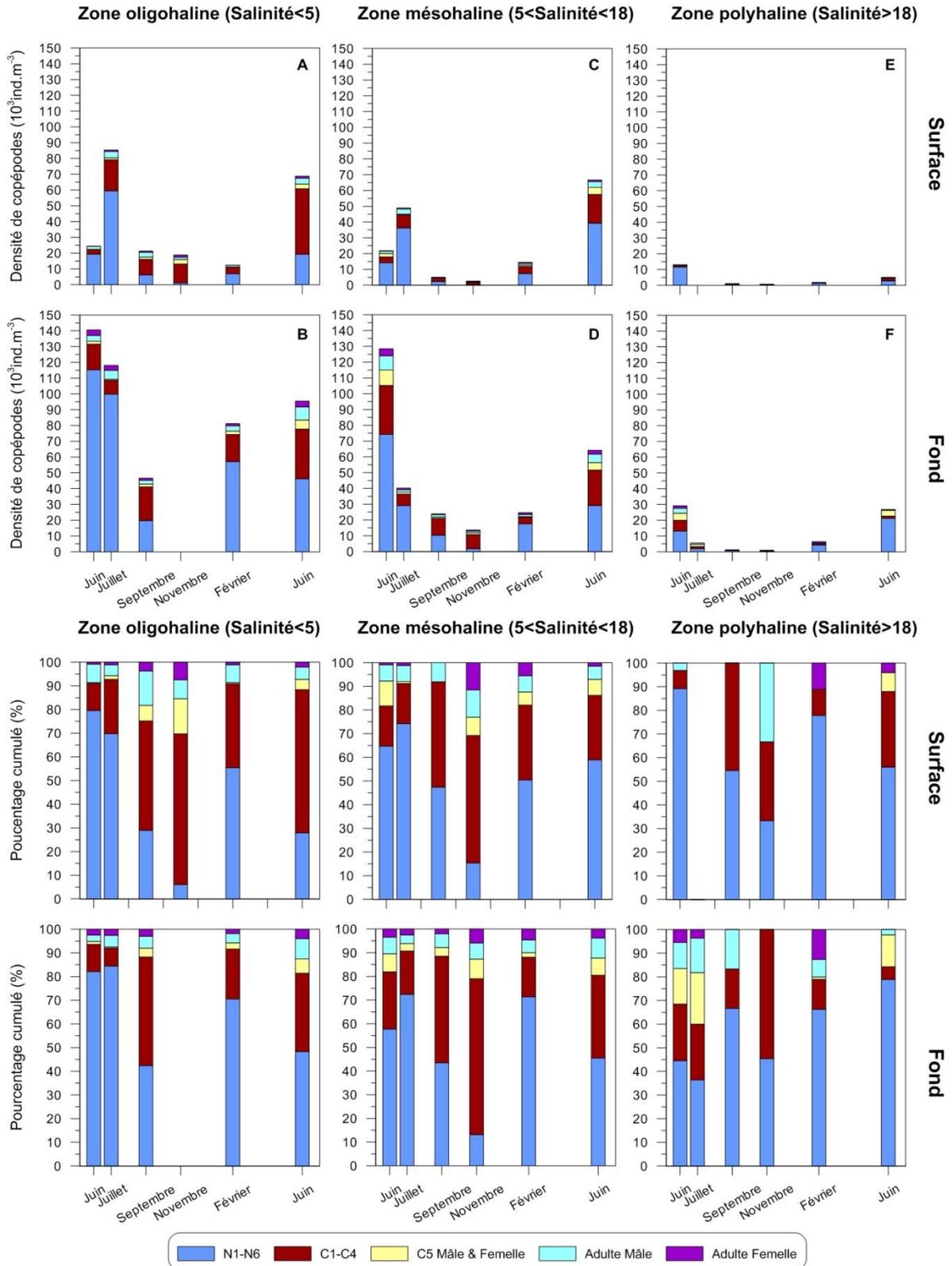


Figure 4.14 : En haut : Evolution saisonnière de la densité d'*Eurytemora affinis*, selon le stade de développement (N1-N6, C1-C4, C5 Mâles et Femelles, Adultes Mâles et Adultes Femelles), la profondeur (Surface: A, C et E ; Fond: B, D et F), et la salinité de la masse d'eau (oligohaline : A et B ; mésohaline : C et D ; polyhaline : E et F) au cours de la période 2008-2009 à la station Pont de Normandie. En bas : Evolution de la structure la population d'*Eurytemora affinis* entre le mois de juin 2008 et le mois de juin 2009.

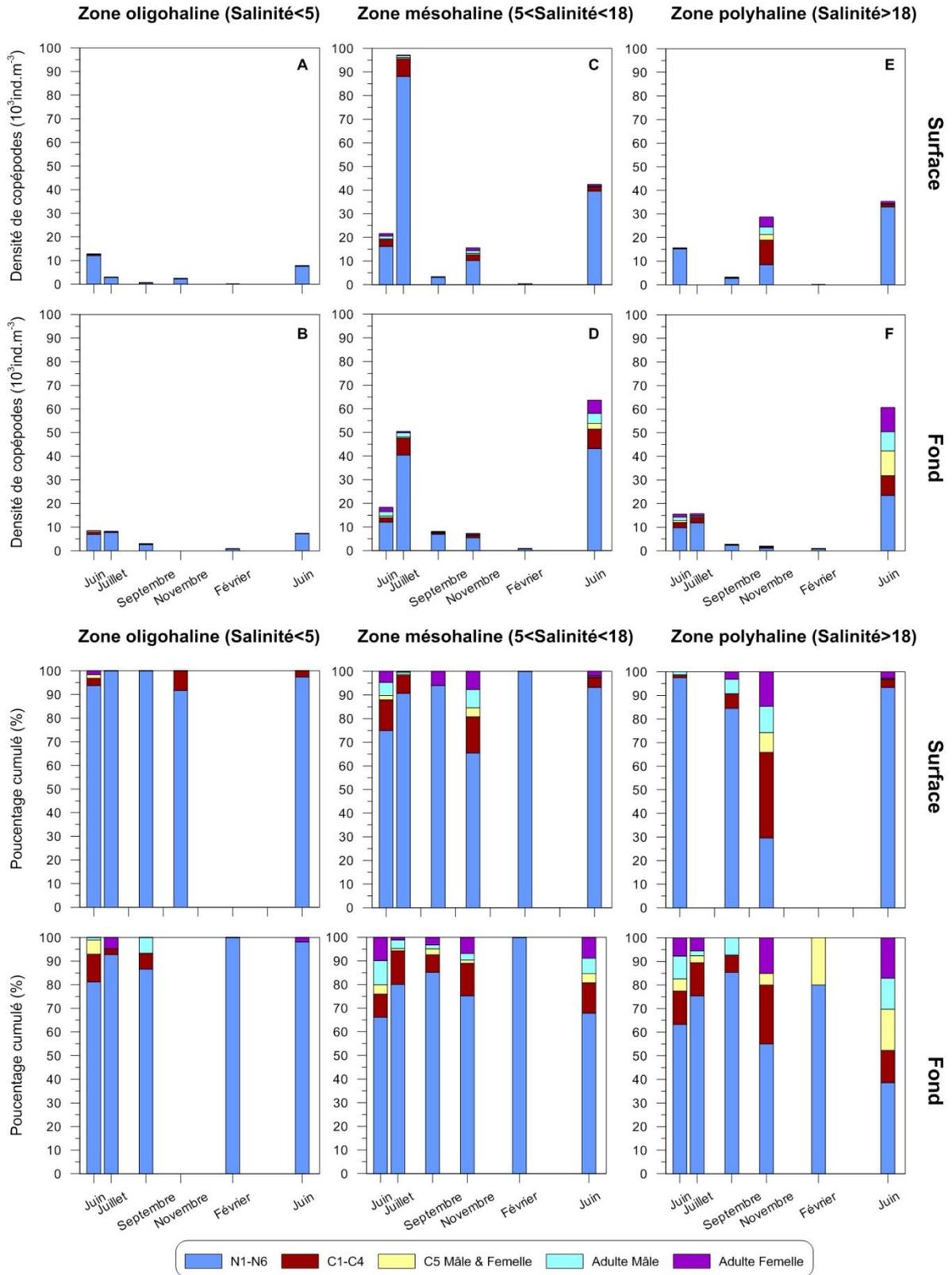


Figure 4.15 : En haut : Evolution saisonnière de la densité d'Acartidés, selon le stade de développement (N1-N6, C1-C4, C5 Mâles et Femelles, Adultes Mâles et Adultes Femelles), la profondeur (Surface: A, C et E ; Fond: B, D et F), et la salinité de la masse d'eau (oligohaline : A et B ; mésohaline : C et D ; polyhaline : E et F) au cours de la période 2008-2009 à la station Pont de Normandie. En bas : Evolution de la structure la population d'Acartidés entre le mois de juin 2008 et le mois de juin 2009.

Les densités relevées en Acartidés (**Figure 4.15**) sont maximales lorsque la salinité de l'eau est comprise entre 5 et 18 (zone mésohaline) et n'atteignent jamais les valeurs observées pour *E. affinis* (**Figure 4.14**). Dans cette zone, les valeurs peuvent atteindre 98 000 ind.m⁻³ alors qu'elles ne dépassent pas 13 000 ind.m⁻³ pour la zone oligohaline.

En juin 2008, les densités relevées dans la zone mésohaline ne dépassent pas 20 000 individus que ce soit au fond ou en surface. La population est composée à près de 70 % de nauplii, les 30 % restant comprenant tous les autres stades de développement (Copépodites et Adultes).

En juillet 2008, les densités quintuplent en surface et doublent au fond. La population est également constituée en majorité par les stades naupliens ($\approx 80\%$). Ceci reflète d'une forte activité de reproduction et/ou de recrutement à partir du sédiment.

Lors des campagnes suivantes (septembre et novembre 2008), les densités diminuent fortement ($< 10\,000$ ind.m⁻³), excepté pour la salinité de surface > 18 en novembre, où la densité totale est d'environ 30 000 ind.m⁻³.

En novembre, nous observons par rapport aux mois précédents, une diminution de la proportion de nauplii, plus marquée dans les eaux dont la salinité est > 18 avec des valeurs proches de 30 % et 60 % respectivement pour la surface et le fond.

En février 2009, les densités sont extrêmement faibles avec un maximum de 1 000 ind.m⁻³ relevées pour les eaux de fond dont la salinité est supérieure à 18. La population est alors composée exclusivement de nauplii qui peuvent provenir du sédiment, excepté pour le fond de la zone polyhaline, où quelques C5 mâles et femelles ont été observés.

En juin 2009, les densités sont de nouveau plus élevées avec un maximum pour le fond de la zone mésohaline ($\approx 65\,000$ ind.m⁻³). En surface, la population est composée à plus de 90 % de stades naupliens ; tandis qu'au fond, la proportion de stades naupliens est plus faible que celle observée en février 2009. Au contraire, la proportion de stades copépodites et adultes est plus élevée (près de 60% pour la zone polyhaline).

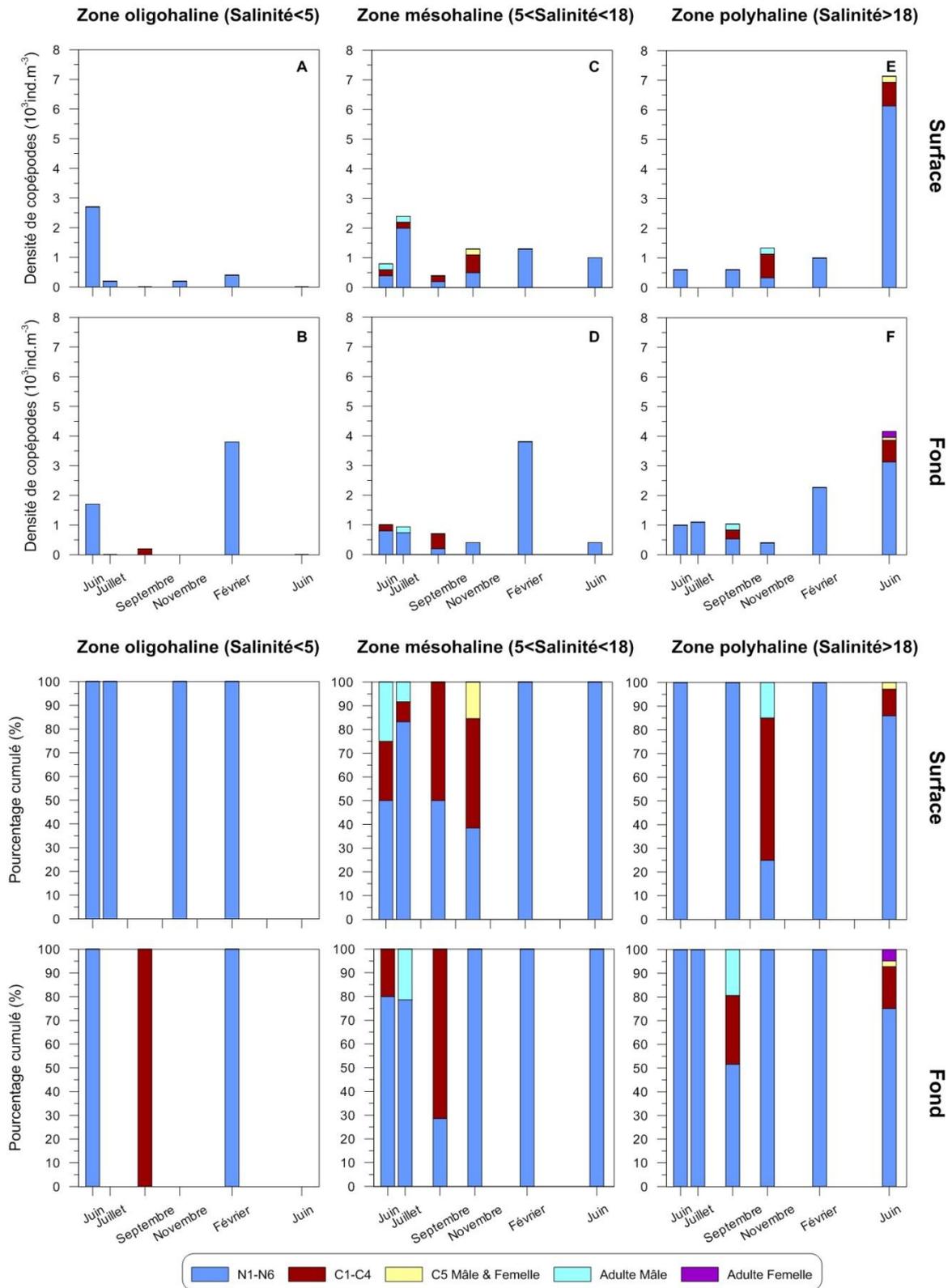


Figure 4.16 : En haut : Evolution saisonnière de la densité de *Temora longicornis*, selon le stade de développement (N1-N6, C1-C4, C5 Mâles et Femelles, Adultes Mâles et Adultes Femelles), la profondeur (Surface: A, C et E ; Fond: B, D et F), et la salinité de la masse d'eau (oligohaline : A et B ; mésohaline : C et D ; polyhaline : E et F) au cours de la période 2008-2009 à la station Pont de Normandie. En bas : Evolution de la structure la population de *Temora longicornis* entre le mois de juin 2008 et le mois de juin 2009.

4.2. Population de *Temora longicornis*

Tout comme pour les populations d'*Eurytemora affinis* et d'Acartidés, l'espèce marine *Temora longicornis* montre des variations liées à la salinité de la masse d'eau, à la profondeur échantillonnée mais également à la date d'échantillonnage (**Figure 4.16**). Les densités de cette espèce marine sont beaucoup plus faibles que celles observées pour *E. affinis* (**Figure 4.14**) ou pour les Acartidés (**Figure 4.15**), puisqu'elles n'excèdent pas $7\,133 \text{ ind.m}^{-3}$.

Les densités restent relativement faibles lors des différentes campagnes ($\sim 1000 \text{ ind.m}^{-3}$), exceptées en février et en juin 2009, durant lesquelles les densités maximales sont observées ($\sim 4000 \text{ ind.m}^{-3}$ en février et $\sim 7000 \text{ ind.m}^{-3}$ en juin). Dans la zone oligohaline, ce sont majoritairement des stades naupliens qui sont observés, excepté en septembre 2008, période durant laquelle on observe seulement des copépodites C1-C4.

Dans la zone mésohaline, tous les stades de développement sont observés, mais ce sont essentiellement les stades naupliens qui représentent la plus grande proportion d'individus (entre 80 et 100 %). En septembre 2008, les stades naupliens ne représentent plus que 30 à 50 % tandis que nous dénotons une grande proportion de copépodites (entre 50 et 70 %). En novembre 2008, environ 15 % de C5 Mâle et Femelle sont observés en surface. Au cours des campagnes suivantes, la population est composée uniquement de stades naupliens que ce soit en surface ou au fond.

En juin et juillet 2008, la population de *Temora longicornis* est uniquement composée de stades naupliens dans la zone polyhaline que ce soit au fond ou en surface. Les stades naupliens peuvent provenir directement d'un apport de la baie de Seine, ou alors de l'émergence à partir du sédiment. En septembre 2008, les nauplii ne représentent plus que 50 % tandis qu'en surface, ils représentent encore l'intégralité de la population. Au fond, les copépodites C1-C4 et les adultes mâles représentent respectivement 30 et 20 %. En novembre 2008, les copépodites C1-C4 représentent 60 % de la population, tandis que les nauplii et les adultes mâles représentent respectivement 25 et 15 %. Alors qu'en février 2009 la population est composée uniquement de nauplii, nous observons une légère baisse en juin 2009 ($\approx 80\%$), et l'apparition des stades copépodites et de femelles adultes pour le fond.

III. Discussion

Les processus hydro-sédimentaires dans les estuaires résultent du couplage entre l'influence cyclique des marées et les écoulements d'eau douce, ces derniers dépendant des fluctuations du débit fluvial. Ces processus connaissent de grandes variations à des échelles de temps variées, aussi bien au niveau de la marée (flot/jusant), des vives et mortes eaux, que de la saison avec l'alternance des périodes de crues et d'étiages. L'estuaire de la Seine a également connu de nombreux aménagements d'origine anthropique (chenalisation, extension du port du Havre, etc.) qui viennent se surajouter à cette variabilité (compartimentation, renforcement de l'effet de chasse) faisant de cet estuaire un système dont les processus hydro-sédimentaires sont intenses et complexes.

Au cours de cette étude, le contexte hydrologique de l'estuaire de la Seine s'est caractérisé par un faible débit fluvial d'environ $440 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, avec des périodes de crue réduites en intensité et en durée. Au cours de la campagne de prélèvement (de juillet 2008 à juin 2009), une seule période de crue a été observée, avec un pic à $850 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ entre décembre 2008 et février 2009. En raison de ces conditions, le bouchon vaseux est resté cantonné au sein du chenal de navigation, entraînant un envasement progressif du chenal et de sa bordure immédiate. Les faciès sédimentaires présentés dans cette étude le soulignent. Certains événements relatifs à la crue ont aussi pu être identifiés sur certains des faciès. Ainsi, il apparaît clairement en **ZOOT5** sous la forme d'un apport de vase récente peu consolidée sur les stations A, C et D, alors que pour la station B, la crue semble avoir "décapé" les sédiments superficiels. Cependant, il a parfois été difficile de retracer l'histoire sédimentologique entre deux campagnes. C'est le cas par exemple des stations C, D et E entre les campagnes d'avril 2009 (**ZOOT6**) et juin 2009 (**ZOOT7**). Cela peut être lié à la forte hétérogénéité sédimentaire qui caractérise l'estuaire de la Seine (Le Hir et al., 2002 ; Lesourd et al., 2003 ; Lesueur et al., 2003); mais également à l'intervalle de temps (environ 2 mois) écoulé entre la fin du printemps et le début de l'été ; cet intervalle de temps autorisant la superposition de plusieurs événements hydro-sédimentaires

Cette étude visait à étudier le stock d'œufs de résistance dans le lit sédimentaire de l'estuaire de la Seine, en relation avec la dynamique de la population dans la colonne d'eau. Pour ce faire, cinq stations ont été choisies dans la zone du bouchon vaseux, zone où de fortes

abondances d'œufs de résistance ont été observées (**cf. Chapitre 3**). En raison de la forte variabilité sédimentaire, nous avons donc décidé d'opter pour une représentation des faciès selon leur âge relatif. Ainsi, trois types de dépôts ont été mis en évidence (I : les dépôts récents, II : les dépôts sub-récents et III : les dépôts anciens), dépôts à partir desquels ont été calculés les différents paramètres (granulométrie, abondance, succès d'éclosion).

1. Variabilité des abondances en œufs de résistance

Les abondances moyennes relevées au cours de ce suivi saisonnier sont comprises entre $0,02 \pm 0,04$ et $2,82 \pm 0,72 \times 10^7$ œufs.m⁻³, ce qui est comparable aux résultats trouvés lors de l'étude exploratoire dans la zone du bouchon vaseux, mais également dans d'autres systèmes côtiers (**cf. Chapitre 3**).

Les abondances présentent une grande variabilité entre les répliqués pour une même station, ce qui peut être lié à la grande hétérogénéité sédimentaire. De manière générale, les sédiments à forte teneur en silts présentent des abondances élevées en œufs de résistance, ce qui a d'ailleurs été observé dans d'autres études (Marcus et Fuller, 1986, 1989 ; Lindley, 1990). Au contraire, des abondances faibles (**Tableau 4.2**) ont été observées lors de certains événements hydro-sédimentaires correspondant à l'apport de sables fins à grossiers à la surface de certaines stations (**ZOOT3** : A, C, D et E ; **ZOOT4, 7** : C).

Au cours du suivi temporel (entre juillet 2008 et juin 2009), il est apparu que les abondances moyennes relevées dans la zone du bouchon vaseux (moyenne des 5 stations) étaient plus élevées en juillet 2008, novembre 2008 et février 2009, qu'en avril et juin 2009, ces dernières étant elles-mêmes plus élevées qu'en septembre 2008 (**cf. Annexe 4 Figure 11**).

La différence observée entre les mois de juillet (**ZOOT2**) et de septembre 2008 (**ZOOT3**), peut être attribuée à l'apport de sable que l'on observe sur 4 des 5 stations, mais également à l'émergence de nauplii à partir des faciès vaseux remobilisés dans la colonne d'eau.

En novembre 2008 (**ZOOT4**), les abondances moyennes relevées dans la zone du bouchon vaseux sont plus élevées que celles observées en septembre. Cette période coïncide avec la fin de l'automne, et probablement avec la production de formes de résistance avant l'hiver.

En février 2009 (**ZOOT5**), le stock d'œufs de résistance n'a pas évolué par rapport à novembre, malgré la petite crue observée avant cette campagne (**Figure 4.1**). La crue a eu pour effet de remobiliser les sédiments sur certaines stations, sans toutefois permettre aux œufs d'éclore en raison des températures basses à cette période ($\approx 6\text{ °C}$). Il est en effet connu que la température peut agir sur le développement des œufs soit en le ralentissant soit en l'inhibant (Tester et Turner, 1991 ; Castro-Longoria, 2003 ; Holste et Peck, 2005).

Lors des campagnes suivantes (avril et juin 2009 : **ZOOT6** et **ZOOT7**), les abondances moyennes sont faibles en comparaison avec les abondances relevées en juillet 2008, septembre 2008 et février 2009). Le déclin observé peut être mis en relation avec les températures de l'eau qui à cette période, sont entre 14 et 19 °C, et sont donc favorables à l'éclosion de nauplii suite à une remise en suspension de œufs dans la colonne d'eau.

2. Variabilité du succès d'éclosion

Les différentes incubations réalisées dans cette étude, immédiatement après extraction, après un ou plusieurs mois à basse température (4-5 °C), ont permis de vérifier la nature des œufs et d'identifier les espèces qui éclosent. En effet, il est connu que les œufs de résistance comprennent soit des œufs quiescents soit des œufs de diapause (Grice et Marcus, 1981), ces derniers ayant besoin d'une période de refroidissement (Marcus, 1980 ; 1989) avant d'éclore dans des conditions optimales. Au cours de ce suivi, le succès d'éclosion moyen total (immédiatement après extraction + après 1 mois à basse température) observé est compris entre $1,70 \pm 4,59$ et $5,77 \pm 11,46$ %.

Ces résultats révèlent directement la nature des œufs présents dans le sédiment. Ainsi, les œufs extraits en juillet 2008 (**ZOOT2**) présentent peu d'éclosions même après un mois à basse température, bien que les sédiments renferment beaucoup d'œufs. Cela peut être attribué à la nature des œufs de diapause qui nécessitent l'achèvement d'une période réfractaire allant de quelques semaines à plusieurs mois (Mansingh, 1971 ; Grice et Marcus, 1981). Les quelques éclosions observées peuvent être attribuées aux œufs quiescents ou aux œufs de diapause.

En septembre 2008 (**ZOOT3**), le fort succès d'éclosion observé immédiatement après extraction est directement supporté par la station E. En effet, le succès d'éclosion est de l'ordre

de $17,97 \pm 31,07$ % ; tandis que pour les autres stations, il est de $0,95 \pm 2,99$ % (**Tableau 4.3**). Ces valeurs faibles sont donc comparables à celles observées en juillet, tout comme pour le succès d'éclosion après un mois à basse température. A la station E, cette valeur élevée de succès d'éclosion est à relier à la nature de la couche sédimentaire remaniée. En effet, il est possible que l'apport sablo-vaseux ait permis aux œufs de diapause ayant fini leur période réfractaire depuis la saison précédente, mais enfouis jusqu'alors, d'éclore. Pour les autres stations, les quelques éclosions observées sont attribuées aux œufs quiescents et/ou aux œufs de diapause. Il est cependant difficile à ce stade de confirmer leur nature.

Les œufs extraits en novembre 2008 (**ZOOT4**) présentent un succès d'éclosion élevé après un mois à basse température. Nous pouvons supposer que ces œufs ont accompli leur phase réfractaire et que les conditions d'incubations leur ont permis d'éclore.

Les œufs extraits des sédiments prélevés en février, avril, et juin 2009 (**ZOOT5, 6 et 7**) et incubés directement dans des conditions optimales présentent des succès d'éclosion élevés en regard de ceux décrits précédemment. Le passage des œufs non éclos à basse température durant un mois ne permet pas d'améliorer grandement le succès d'éclosion. Ces observations suggèrent que les œufs, qui ont passé tout l'hiver dans le lit sédimentaire de l'estuaire de la Seine, ont achevé leur phase réfractaire. Le passage à des conditions optimales (16 °C , 16: 08 (Jour : Nuit)) lors de leur incubation en laboratoire leur a permis d'éclore.

Le passage durant un mois à basse température ($4\text{-}5\text{ °C}$) des œufs non éclos après une incubation dans des conditions optimales de température est peut être trop court pour permettre aux œufs de diapause d'éclore. La présence de matériel non altéré à l'intérieur des œufs (observations personnelles) après les différentes incubations décrites ci-dessus suggère qu'ils peuvent être encore viables.

Il a donc été choisi de vérifier cela à partir de sédiments prélevés en juillet 2008 et en septembre 2008 conservés plusieurs mois à basse température. L'incubation a été réalisée onze mois plus tard pour les sédiments prélevés en juillet 2008, ce qui a permis d'accroître considérablement le succès d'éclosion ($4,28 \pm 5,74$ % ; **Tableau 4.4**). Une telle augmentation a également été observée pour les œufs extraits des sédiments prélevés en septembre 2008 et conservés quatre mois à basse température. Cette augmentation du succès d'éclosion est très probablement liée à l'éclosion des œufs de diapause.

Cependant, les succès d'éclosions relevés dans cette étude saisonnière restent faibles (environ 4 %) en comparaison avec les valeurs trouvés pour d'autres environnements

aquatiques. Par exemple, dans l'estuaire d'Urdabai (Golfe de Gascogne, Espagne), les valeurs de succès d'éclosion sont comprises entre 36,5 et 87,2 % (Uriarte et Villate, 2006) pour les Acartidés, tandis qu'en mer Baltique, le succès d'éclosion moyen se situe entre 49 et 94 % pour le pool d'espèces (*Eurytemora*, *Acartia* et *Centropages*) (Madhupratap et al., 1996). Plusieurs explications peuvent être énoncées.

Dans les sédiments, les conditions deviennent vite néfastes pour les organismes qui les occupent. En effet, la matière organique qui arrive sur le fond va d'abord être oxydée en surface par l'oxygène puis par une cascade de réactions qui consistent en la réduction successive des nitrates, des oxydes de manganèse, des oxydes de fer, des sulfates puis du dioxyde de carbone (Froelich et al., 1979 ; Denis, 2009). Ces minéralisations aérobie et anaérobie provoquent la libération dans l'eau interstitielle de composés dissous inorganiques tels que l'ammonium (NH_4^+), l'hydrogène sulfuré (H_2S) et le méthane (CH_4) qui vont s'accumuler dans les sédiments. Dans notre étude, les profils d'oxygène réalisés sur les 5 stations A, B, C, D et E ont montré que la profondeur maximale de pénétration de l'oxygène était comprise entre 1,29 et 10,3 mm au maximum (**Figure 4.11, Annexe 4-Figures 1 à 4**) et qu'au delà, les conditions anoxiques prévalent. Ces résultats sont conformes avec les mesures rapportées pour d'autres sédiments vaseux estuariens (Revsbech et al., 1980 ; Janson, 2007). Tous ces facteurs peuvent réduire la viabilité des œufs dans les sédiments (Uye et al., 1984 ; Naess, 1991 ; Lindley et al., 1998.). Ainsi, la viabilité des œufs de diapause du copépode calanoïde *Eurytemora affinis* (Ban et Minoda, 1992) et des œufs soudains et de diapauses de *Centropages hamatus* (Marcus et al., 1997) a été réduite par l'anoxie. La viabilité de ces œufs peut également être réduite par la remise en suspension répétée des sédiments dans l'estuaire de la Seine (Denis et al., 2009), entraînant une destruction des œufs suite à l'abrasion par les sédiments (Marcus, 1991).

L'estuaire de la Seine est également connu pour être l'un des systèmes macrotidaux les plus contaminés par les métaux lourds et les contaminants organiques dans le monde (Ramond et al., 2008 ; Amiard-Triquet et Rainbow, 2009 ; Ouddane et al., 2009). L'effet de la pollution sur la diminution de la viabilité des œufs de résistance est connue (cf. chapitre 3). Cependant, il a également été montré que certaines formes de résistance zooplanctoniques pouvaient présenter une résistance élevée à certains événements de pollutions communs dans les ports et les estuaires (Alekseev et al., 2010). Ceci pourrait retarder leur éclosion et/ou expliquer le faible succès d'éclosion.

3. Contribution des œufs à la dynamique des principales espèces de copépodes

Dans cette étude, trois espèces de copépodes calanoïdes ont été identifiées à partir de l'éclosion des œufs extraits du sédiment de l'estuaire de la Seine : des Acartidés, *Eurytemora affinis* et *Temora longicornis*. D'autres nauplii de copépodes calanoïdes ont éclos, mais il a été difficile de les identifier précisément. Dans cette partie, nous nous intéresserons donc à chacune de ces trois espèces.

3.1. *Temora longicornis*

Ce copépode calanoïde, bien qu'inféodé au milieu marin, a régulièrement été retrouvé dans l'estuaire de la Seine (Mouny, 1998 ; Mouny et Dauvin, 2002, Devreker, 2007). La densité de population de cette espèce dans la colonne d'eau présente généralement un pic dans la zone polyhaline à la fin du printemps-début de l'été avec une valeur maximale de 192 ind.m⁻³ (comptage des derniers stades copépodites et adultes) avant de disparaître presque totalement de la colonne d'eau (Mouny, 1998 ; Mouny et Dauvin, 2002). Au cours de ce suivi saisonnier, les densités relevées pour la même zone sont largement supérieures aux valeurs mentionnées ci-dessus et peuvent être reliées à la stratégie d'échantillonnage employée en 1998, basée sur le filet à plancton WP2, ne permettant de collecter les stades naupliens qui composent essentiellement la population. Les densités présentent en outre une variabilité interannuelle (**Figure 4.16**). En effet, en juin 2008 les valeurs n'excèdent pas 1 700 ind.m⁻³, tandis qu'en juin 2009 elles sont près de cinq fois supérieures. Nous avons également trouvé tout au long du suivi ces copépodes dans la colonne d'eau avec un nouveau pic de densité en février 2009 (4 000 ind.m⁻³).

Après incubation immédiate à 16 °C des sédiments prélevés, nous avons observé des éclosions de l'espèce *Temora longicornis* tout au long de l'année, excepté en juillet 2008 (**Tableau 4.5**). Cela suggère que les œufs extraits du sédiment étaient des œufs quiescents ou des œufs de diapause ayant achevé leur phase réfractaire (Grice et Marcus, 1981).

Les œufs non éclos immédiatement après extraction ont ensuite été placés à basse température (4-5 °C) durant un mois avant d'être de nouveau incubé à 16°C. Des éclosions sont survenues pour chacune des dates exceptées pour avril 2009. Un passage plus long (4 et 11 mois) des sédiments à basse température a également permis après incubation des œufs à 16 °C, de faire émerger cette espèce (**Tableau 4.5**).

Un maximum d'éclosions a été observé à partir des sédiments prélevés en février et avril et incubés immédiatement ; mais également pour les sédiments prélevés en juillet, septembre, novembre 2008 et incubés après avoir passé respectivement 11, 4 et 1 mois à basse température (**Tableau 4.5**)

Ces résultats suggèrent que des œufs de diapauses ont été produits à partir de juillet 2008 dans la colonne d'eau et qu'ils se sont accumulés dans les sédiments durant l'été et l'automne. A partir de février 2009, suite à des événements de remise en suspension des sédiments liés à la crue, les œufs de diapause trouvent des conditions optimales et éclosent, ce qui permet d'expliquer le pic de nauplii observé à cette période dans la colonne d'eau. Plusieurs auteurs soulignent d'ailleurs que l'augmentation rapide de cette espèce, alors que la densité de la population et la production d'œufs sont basses, pourrait être due à l'éclosion des œufs enfouis dans le sédiment (Marshall, 1949 Bakker et Van Rijswijk, 1987; Peterson and Kimmerer, 1994; Castellani, 2003). Cette augmentation de la densité pourrait également être liée à un apport de nauplii issu de la reproduction des adultes à partir de la baie de Seine, où cette espèce est majoritaire.

Les fortes densités de *T. longicornis* observées dans la colonne d'eau en juin 2009 pourraient également être attribuées à une émergence à partir du sédiment, puisque dans nos expérimentations nous relevons toujours des éclosions. Elles pourraient également être dépendantes du faible débit de l'estuaire de la Seine à cette période ($218 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) qui entraîne une excursion plus en amont de la marée et par conséquent des populations marines (Wang et al., 1994 ; Schlacher et Wooldrige, 1995).

Afin d'établir un bilan des œufs de diapause, nous avons choisi de montrer le nombre de nauplii de cette espèce éclos après avoir incubé à basse température (un ou plusieurs mois) les œufs prélevés à différentes périodes de l'année (**Tableau 4.6**). Cela révèle que des œufs de diapause de cette espèce sont présents dans les sédiments de la zone d'étude, qu'ils peuvent émerger après différentes durées de phase réfractaire (un, quatre et onze mois) à basse température. Ils représentent enfin une source non négligeable pour un éventuel recrutement puisque jusqu'à 650 000 nauplii peuvent émerger à partir d'un mètre cube de sédiment.

Tableau 4.6 : Taux d'émergence calculé à partir des œufs de diapause pour l'espèce *Temora longicornis* (Nombre de nauplii.m⁻³.mois⁻¹). Le nombre de nauplii éclos est celui obtenu après le passage des œufs un mois ou plusieurs mois (* : onze et ** : 4 mois) à basse température (4-5 °C). La date d'échantillonnage, le volume total de sédiment incubé, ainsi que le nombre d'œufs extraits et le nombre de nauplii éclos sont aussi mentionnés.

Date d'échantillonnage	Volume de sédiment extrait (cm ³)	Nombre total d'œufs extraits	Nombre de nauplii éclos	Taux d'émergence (Nauplii.m ⁻³ .mois ⁻¹)
juillet 2008	214,7	4 526	27	125 757
juillet 2008 (*)	481,1	3 889	314	652 730
septembre 2008	214,7	2 241	7	32 602
septembre 2008 (**)	481,1	2 988	75	155 907
novembre 2008	214,7	3 169	122	568 213
février 2009	373,6	6 048	23	61 564
avril 2009	352,1	3 522	0	0
juin 2009	365,1	4 045	30	82 191

3.2. Genre *Acartia*

Les espèces du genre *Acartia* voient leurs densités augmenter dans la colonne d'eau durant le printemps et montrent deux pics de densité à la fin du printemps-début de l'été et en novembre, comme cela a été montré dans des études antérieures (Mouny, 1998 ; Mouny et Dauvin, 2002). Cependant, les densités relevées au cours de cette étude sont largement supérieures à celles observées par Mouny et Dauvin (2002). En effet, pour les mêmes zones et pour les mêmes périodes, les densités relevées peuvent être jusqu'à 100 fois plus élevées (valeur maximale de 98 000 ind.m⁻³). Les abondances relevées durant la période hivernale

sont très faibles (de l'ordre de $1\,000\text{ ind.m}^{-3}$) et sont essentiellement composés de stades naupliens et de quelques copépodites (**Figure 4.15**).

Les deux pics de densités observés seraient attribués à la succession d'espèces du genre *Acartia*, comme cela a été montré dans l'estuaire de la Gironde (France) (Irogoien et Castell, 1995 ; David et al., 2007). Le premier pic à la fin juin-début juillet pourrait être associé à *A. bifilosa*, tandis que le second pic automnal serait associé à *A. tonsa*, comme cela était le cas en 2005 (Beyrend-Dur, 2010). La même succession d'espèces est observée dans différents estuaires présentant un complexe d'espèces du genre *Acartia* (Baretta et Malschaert, 1988). Dans l'estuaire de la Seine, plusieurs espèces du genre *Acartia* ont été identifiées (*A. bifilosa*, *A. clausi*, *A. discaudata* et *A. tonsa*) (Mouny, 1998).

A partir des sédiments prélevés, nous n'avons observé aucune éclosion pour le mois de juillet 2008 que ce soit immédiatement après extraction, après 1 ou 11 mois à basse température. A cette période, la population dans la colonne d'eau est à son maximum, il est donc fort probable que le stock d'œufs de résistance soit épuisé et/ou ait déjà contribué à la population de la colonne d'eau. Les incubations du sédiment prélevé en septembre n'ont révélé des éclosions qu'après un passage durant 4 mois à basse température. Il est vraisemblable que durant l'été, les femelles aient produit des œufs qui sont tombés progressivement sur le fond afin d'assurer le recrutement à la saison suivante.

Le maximum d'éclosion observé a eu lieu pour les sédiments prélevés en février et en juin dans le milieu. Ces éclosions peuvent être attribuées au stock d'œufs de diapause ayant achevé leur phase réfractaire dans le milieu et qui, une fois placé en conditions optimales, ont éclos.

Il est à noter qu'à cette période (février 2009), la température de l'eau est d'environ $6\text{ }^{\circ}\text{C}$ ce qui n'est pas suffisant pour permettre à la majorité des œufs d'éclore afin de contribuer au recrutement. Ce dernier doit avoir lieu entre mars et avril lorsque la température de l'eau augmente ($\approx 14\text{ }^{\circ}\text{C}$), et que les conditions hydrologiques permettent une remise en suspension active des sédiments (crue). Une éclosion importante dans le milieu a du avoir lieu à partir des œufs benthiques durant cette période puisqu'en avril 2009, peu d'éclosions ont été observées pour les sédiments incubés directement après extraction.

Nous observons une forte éclosion pour les sédiments prélevés en juin 2009 et incubés directement après extraction. Cela pourrait signifier qu'il y a eu production d'œufs quiescents ne nécessitant pas de phase réfractaire pour éclore.

Les œufs de diapause "détectés" à partir des incubations à basse température (un ou plusieurs mois), ont été principalement identifiés (1) dans les sédiments à la fin de l'été-début de l'automne, ce qui coïncide avec la chute de la population, et (2) également en faible quantité au début de l'été (**Tableau 4.7**).

Bien que les taux d'émergence observés pour les Acartidés soient moins élevés que pour *Temora longicornis* (62 000 nauplii.m⁻³.mois⁻¹ au maximum pour les Acartidés, contre plus de 600 000 nauplii.m⁻³.mois⁻¹ pour *Temora longicornis*), cela pourrait représenter une source importante pour le recrutement printanier de cette espèce dans la zone du bouchon vaseux, compte tenu du grand volume de sédiment susceptible d'être remis en suspension lors des crues printanières.

Tableau 4.7 : Taux d'émergence calculé à partir des œufs de diapause pour les Acartiidae (Nombre de nauplii.m⁻³.mois⁻¹). Le nombre de nauplii éclos est celui obtenu après le passage des œufs un mois ou plusieurs mois (* : onze et ** : 4 mois) à basse température (4-5 °C). Est indiqué la date d'échantillonnage, le volume total de sédiment incubé, ainsi que le nombre d'œufs extraits et le nombre de nauplii éclos.

Date d'échantillonnage	Volume de sédiment extrait (cm ³)	Nombre total d'œufs extraits	Nombre de nauplii éclos	Taux d'émergence (Nauplii.m ⁻³ .mois ⁻¹)
juillet 2008	214,7	4 526	0	0
juillet 2008 (*)	481,1	3 889	0	0
septembre 2008	214,7	2 241	0	0
septembre 2008 (**)	481,1	2 988	30	62 363
novembre 2008	214,7	3 169	2	9 315
février 2009	373,6	6 048	0	0
avril 2009	352,1	3 522	0	0
juin 2009	365,1	4 045	1	2 740

3.3. *Eurytemora affinis*

Dans l'estuaire de la Seine, *E. affinis* domine essentiellement la communauté zooplanctonique entre avril et juin (Mouny, 1998 ; Devreker et al., 2008) quand la température de l'eau est d'environ 15 °C (Mouny et Dauvin, 2002). Un déclin de la population est ensuite observé durant l'été, quand les températures sont proches de 20 °C, et un autre pic, moins important que le pic printanier, est observé fin octobre (Mouny, 1998 ; Devreker et al., 2008).

Dans cette étude, les densités maximales d'*E. affinis* dans la colonne d'eau ont été observées en juin 2008 (**Figure 4.16**), puis un déclin a été observé vers les mois de septembre et novembre 2008. Ce déclin s'est également accompagné de la chute de la proportion de nauplii dans la colonne d'eau. En effet, en juin et juillet 2008, ils représentaient jusqu'à 80 % de la population ; tandis qu'en novembre, ils ne représentent plus qu'environ 20 %. A partir de février 2009, les densités ont connu un nouvel essor (tout comme la proportion de nauplii dans la colonne d'eau) sans toutefois atteindre en juin 2009, les valeurs de l'année précédente. Bien que la densité d'*E. affinis* chute dans l'estuaire moyen, il apparaît que la population croît dans la partie amont de l'estuaire selon l'échantillonnage réalisé au niveau de Quilleboeuf (Beyrend-Dur, 2010). Cette remontée de la population d'*E. affinis* peut être associée à la diminution du débit fluvial qui passe de 448 à 342 m³.s⁻¹. En effet, il a été montré que les conditions de faibles débits fluviaux influencent fortement la position longitudinale de la population d'*E. affinis* dans les estuaires (Peitsch et al., 2000 ; Kimmel et Roman, 2004 ; Beyrend-Dur, 2010 ; Devreker et al., 2010).

Dans les sédiments de la zone d'étude, *E. affinis* ne représente pas l'espèce qui a émergé en plus grand nombre lors de nos incubations. Cependant, nous avons observé des éclosions à partir des sédiments prélevés tout au long de l'année avec un maximum d'éclosion pour juillet 2008 et avril 2009. Cela laisse à penser qu'en juillet 2008, beaucoup d'œufs produits par les femelles en juin 2008, lors du pic de la population, ont atteint le fond. En raison des conditions néfastes qui y règnent, une grande partie de ces œufs sont devenu quiescents. Les incubations réalisées après un ou onze mois à basse température suggèrent également qu'une fraction de ces œufs doit être des œufs de diapause, puisque des éclosions ont été observées à différents mois de l'année. Le maximum d'éclosions observé en laboratoire après un mois à basse température correspond au sédiment prélevé en novembre 2008. Dans le milieu cela correspondrait probablement aux conditions de février 2009 lorsque les

copépodes sont déjà abondants. Pour cette espèce, la production d'œufs de diapause n'est pas essentielle puisque elle est présente dans la colonne d'eau tout au long de l'année, comme cela est le cas dans beaucoup d'autres estuaires nord européens.

Cependant, dans cette étude, il a été démontré que cette espèce produit des œufs typiques de diapause qui ont eu besoin d'une phase réfractaire (phase de refroidissement) avant d'éclore lors des périodes caractérisées par des températures plus élevées (**Tableau 4.8**).

Tableau 4.8 : Taux d'émergence calculé à partir des œufs de diapause pour le complexe d'espèce *Eurytemora affinis*. (Nombre de nauplii.m⁻³.mois⁻¹). Le nombre de nauplii éclos est celui obtenu après le passage des œufs un mois ou plusieurs mois (* : onze et ** : 4 mois) à basse température (4-5 °C). Est indiqué la date d'échantillonnage, le volume total de sédiment incubé, ainsi que le nombre d'œufs extraits et le nombre de nauplii éclos.

Date d'échantillonnage	Volume de sédiment extrait (cm ³)	Nombre total d'œufs extraits	Nombre de nauplii éclos	Taux d'émergence (Nauplii.m ⁻³ .mois ⁻¹)
juillet 2008	214,7	4 526	2	9 315
juillet 2008 (*)	481,1	3 889	2	4 158
septembre 2008	214,7	2 241	0	0
septembre 2008 (**)	481,1	2 988	3	6 236
novembre 2008	214,7	3 169	9	41 917
février 2009	373,6	6 048	0	0
avril 2009	352,1	3 522	0	0
juin 2009	365,1	4 045	1	2 740

Le fait de trouver des œufs de diapause dans les sédiments en juillet, septembre, novembre et juin indique que la production de ces œufs n'est pas entièrement liée à la saison. A cette époque, *Eurytemora affinis* connaît un déclin et laisse place aux Acartidés plus thermophiles. Bien que des abondances élevées de cette espèce aient été relevées en amont de la zone d'étude (Beyrend-Dur, 2010), nous ne pouvons pas écarter l'hypothèse selon laquelle cette espèce produit des œufs de diapause en réponse à une compétition pour l'espace ou pour l'accès à la nourriture, vis-à-vis des Acartidés. Au Japon, il a été montré que des femelles d'*E. affinis* élevées en condition de fortes densités (>80 femelles. l⁻¹) étaient capables de produire des œufs de diapause même sous des conditions printanières ou estivales, alors qu'habituellement les œufs sont produits sous des conditions automnales (Ban, 1992). La diapause pourrait aussi être induite suite à la libération dans la colonne d'eau de nombreux métabolites (Ban et Minoda, 1994). Ce mécanisme est d'ailleurs bien connu chez les insectes (Tauber et al., 1986) et chez les cladocères (Stross et Hill, 1965). Cependant, il semble que la

photopériode et la température soient les deux facteurs essentiels impliqués dans l'induction de la diapause, plus particulièrement parce qu'ils sont des prédicteurs précis de la saison (Gyllström et Hansson, 2004).

Afin de mieux comprendre comment ces paramètres induisent la diapause, le prochain chapitre sera dédié à l'examen du type d'œufs produits par les femelles d'*Eurytemora affinis*, en réponse à la température et à la photopériode.

Chapitre 5 : Approche expérimentale :
Induction de la diapause chez
Eurytemora affinis par la photopériode
et la température

I. Introduction

Des œufs de résistance de copépodes calanoïdes ont été trouvés dans les sédiments de l'estuaire de la Seine avec des valeurs d'abondance élevées (Glippa et al., 2011). Malgré un succès d'éclosion faible, le nombre moyen de nauplii émergeant des couches sédimentaires peut être relativement élevé et atteindre $600\,000\text{ naupli.m}^{-3}.\text{mois}^{-1}$ toutes espèces confondues. Ceci suggère que ces œufs de résistance pourraient jouer un rôle important dans la dynamique de population des principales espèces de copépodes.

Dans l'estuaire de la Seine, la communauté méso-zooplanctonique est structurée le long du gradient de salinité. Trois zones distinctes peuvent être caractérisées :

- une zone polyhaline (salinité > 18) où les copépodes calanoïdes marins *Temora longicornis*, *Centropages hamatus* et du genre *Acartia* sont typiquement trouvés (Mouny et al., 1998)
- une zone mésohaline ($5 < \text{salinité} < 18$), dominée par le copépode *Eurytemora affinis* et par les Acartidés durant l'été, mais également où les copépodes marins du genre *Temora* et *Centropages* sont trouvés
- une zone oligohaline (salinité < 5) où *E. affinis* domine la communauté zooplanctonique avec des densités de $700\,000\text{ ind.m}^{-3}$ durant le printemps (Devreker et al., 2008).

Le copépode calanoïde *Eurytemora affinis* est l'un des plus communs dans les estuaires européens et nord-américains (Laprise et Dodson, 1994 ; Escaravage et Soetaert, 1995 ; Mauchline, 1998 ; Gasparini et al., 1999 ; Lee, 1999 ; Peitsch et al., 2000 ; Roman et al., 2001 ; Mouny et Dauvin, 2002). Cette espèce est connue pour être bien adaptée à des environnements aquatiques caractérisés par une large gamme de salinité (Lee et al., 2003). Ainsi, elle peut être rencontrée dans des milieux lacustres (Ban, 1994) comme dans des milieux hyper-salés (Lee, 1999).

Dans l'estuaire de la Seine, *E. affinis* se reproduit tout au long de l'année, même en hiver comme cela a pu être montré dans de nombreux autres estuaires de l'Hémisphère Nord (Cronin et al., 1962 ; Jeffries, 1962 ; Haertl et al., 1969 ; DePauw, 1973 ; Soltanpour-Gargari et Weletershaus, 1985 ; Baretta et Malschaert, 1988). Elle domine essentiellement la communauté zooplanctonique au printemps entre avril et juin (Mouny, 1998 ; Devreker et al.,

2008) quand la température de l'eau est d'environ 15 °C (Mouny et Dauvin, 2002). Durant l'été, quand les températures sont proches de 20 °C, la population d'*E. affinis* est progressivement remplacée par les Acartidés comme cela a été observé pour d'autres estuaires (Escaravage et Soetaert, 1995 ; David, 2007). En raison de ces caractéristiques, *E. affinis* joue un rôle clé dans le réseau trophique de la zone de faible salinité de l'estuaire de la Seine, en étant l'un des consommateurs principaux du phytoplancton et des détritiques, et l'une des plus abondantes proies pour les prédateurs tels que les mysidacés, les crevettes et les poissons (Tackx et al., 2003 ; Dauvin et Desroy, 2005).

L'étude de la phase planctonique du cycle de vie de cette espèce a fait l'objet de nombreux travaux réalisés dans le cadre du Programme Seine Aval (Mouny, 1998 ; Mouny et Dauvin, 2002 ; Devreker, 2007 ; Devreker et al., 2009 ; Beyrend-Dur, 2010). Cependant aucun ne s'est intéressé aux œufs de résistance qui peuvent persister dans les sédiments durant de longues périodes avant de réintégrer la colonne d'eau après éclosion.

Il est connu qu'une grande variété de paramètres peut induire la diapause (température, photopériode, surpeuplement, prédation, etc.) chez les copépodes calanoïdes (Marcus, 1980 ; Uye, 1985 ; Walton, 1985 ; Marcus, 1982 ; Hairston et al., 1990 ; Ban, 1992). Cependant, il semble que la température et la photopériode soient les deux facteurs essentiels impliqués dans l'induction de la diapause, plus particulièrement parce qu'ils sont des prédictifs précis de la saison (Gyllström et Hansson, 2004). De nombreuses références nous indiquent qu'*Eurytemora affinis* est capable de produire les deux types d'œufs, à savoir les œufs soudains et les œufs de diapause (Ban, 1992 ; Ban et Minoda, 1991, 1992, 1994 ; Katajisto, 1996 ; Madhupratap et al., 1996 ; Albertsson et Leonardsson, 2000, 2001).

Ban (1992) a montré que le type d'œuf (soudain ou de diapause) produit par les femelles d'*E. affinis* est déterminé en réponse aux conditions environnementales dans lesquelles elles ont vécu durant leur stade nauplien. Cet auteur montre également qu'une courte photopériode 10 : 14 (Jour : Nuit) induit la production d'œufs de diapause, et qu'une basse température (10 °C) améliore cet effet. Le mécanisme est bien documenté pour les copépodes marins et d'eau douce ainsi que pour de nombreuses espèces d'insectes (Watson et Smallman, 1971 ; Marcus, 1982 ; Tauber et al., 1986 ; Hairston et al., 1990).

Dans cette étude, nous allons examiner le type d'œuf produit par les femelles d'*Eurytemora affinis* élevées sous différentes conditions de température et de photopériode, afin d'évaluer l'effet de ces deux paramètres sur l'induction de la diapause.

II. Matériels et méthodes

1. Induction de la diapause par la photopériode

Cette expérimentation vise à tester l'effet de la photopériode sur la production chez *Eurytemora affinis*, espèce clé de l'estuaire de la Seine, et qui est connue pour produire de la diapause au Japon (milieu lacustre) et en mer Baltique (Ban et Minoda 1991; Madhupratap et al., 1996). Dans cette optique, un dispositif expérimental a été mis au point en collaboration avec Victor Alekseev (Institut Zoologique de l'Académie des Sciences Russes, St Petersburg) et Dominique Menu (UMR LOG 8187, Wimereux). Ce dispositif expérimental est un système muni de différentes "chambres" dans lesquelles la photopériode peut être modifiée (**Figure 5.1**).

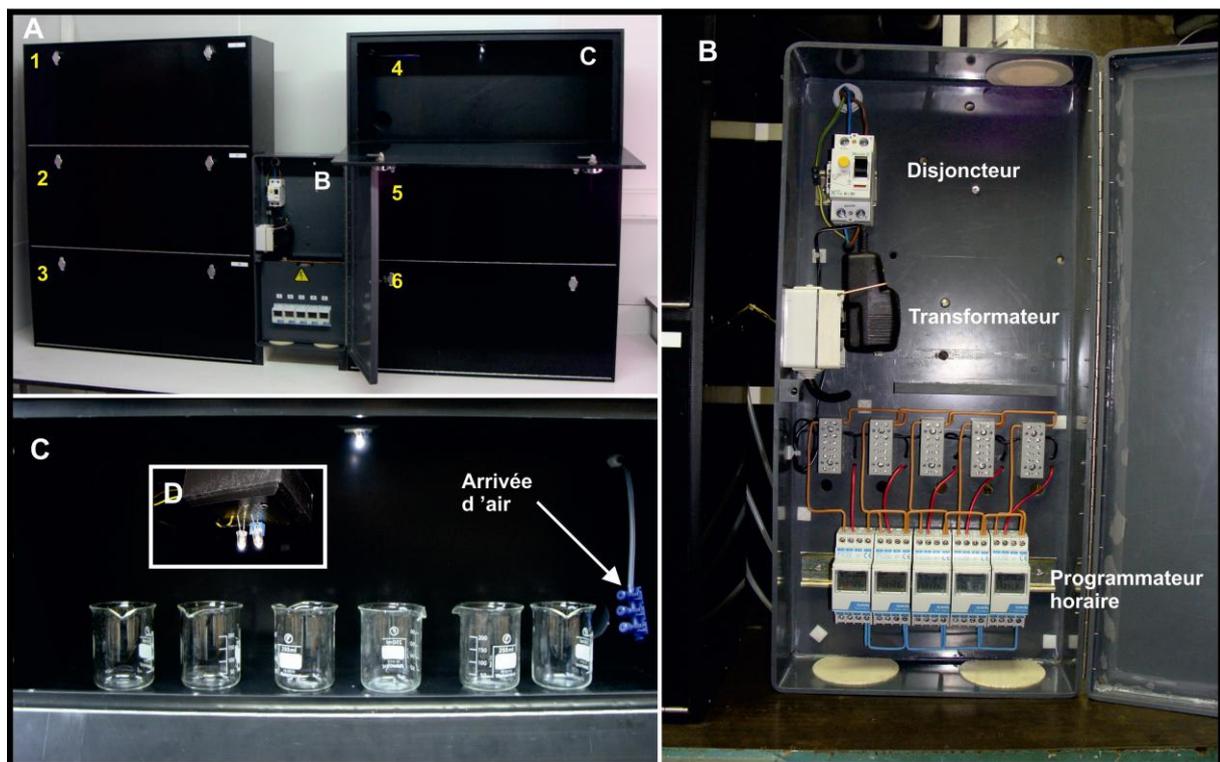


Figure 5.1 : Descriptif du système d'induction de la diapause par la photopériode (A) constitué de 6 "chambres" dont la photopériode est contrôlée au niveau de l'armoire électrique (B). Cette partie contient un disjoncteur, le transformateur 230V/6V et 5 programmeurs horaires pour déterminer la durée d'éclairage ; C : Zoom sur l'intérieur d'une des "chambres" où l'on peut voir le système d'éclairage muni de 2 diodes électroluminescentes (D), et d'une arrivée d'air.

1.1. Prélèvement et acclimatation de l'espèce cible

Pour ces expérimentations, deux prélèvements de copépodes ont eu lieu : le 10 novembre 2009 (**Expérimentation 1**) et le 10 février 2010 (**Expérimentation 2**). L'échantillonnage s'est déroulé à l'aide d'un filet à plancton WP2 200 µm sur les bords de l'estuaire de Seine (Tancarville) à faible salinité (1-5). Cette salinité a été choisie car elle correspond au maximum d'abondance de l'espèce cible (Mouny et Dauvin, 2002). Les spécimens ont été stockés dans des glacières de 30 l et transportés au laboratoire, où ils ont été placés dans des aquariums de 45 l aux conditions de température et photopériode suivantes :

- Expérimentation 1 (10/11/2009) : 16°C, 09 : 15 (Jour : Nuit)
- Expérimentation 2 (10/02/2010) : 12°C, 10 : 14 (Jour : Nuit)

1.2. Production des nauplii

Après 48 h d'acclimatation, période durant laquelle la salinité de l'eau a progressivement été ramenée à 15, environ 200 femelles ovigères d'*Eurytemora affinis* ont été individuellement prélevées et placées dans 6 béciers de 2 l d'eau de mer diluée (salinité de 15) munis de pondoirs. Les conditions de température et de photopériode utilisées sont les mêmes que celles décrites ci-dessus. Après 2 jours, les femelles sont retirées et l'intégralité des nauplii issus des 6 béciers sont rassemblés. Trente nauplii environ (stades compris entre N1 et N3) sont délicatement répartis dans chacun des 21 béciers contenant 200 ml d'eau de mer diluée (salinité de 15).

1.3. Procédure expérimentale

L'effet de la photopériode sur la production d'œufs de diapause a été étudié en utilisant plusieurs régimes photopériodiques (0 : 24, 8 : 16, 12 : 12, 16 : 8, 24 : 0 Jour : Nuit) à 16 ± 1 °C (**Expérimentation 1**) et 12 ± 1 °C (**Expérimentation 2**). Trois réplicats ont été effectués pour chaque régime d'incubation. Trois réplicats supplémentaires ont été ajoutés pour les conditions 8 : 16 et 16 : 8 afin de transférer, quand le stade N6-C1 est atteint, trois béciers issus de la condition 8 : 16 vers la condition 16 : 8 et vice-versa. Cela permettra de vérifier que la phase sensible (celle durant laquelle le copépode perçoit le signal inductif) est située avant le stade N6-C1.

Les copépodes ont été nourris immédiatement, puis tous les deux jours avec une solution concentrée de *Rhodomonas marina* présentant une concentration similaire à celle utilisée dans d'autres études (Devreker, 2007). Afin de minimiser le stress lié à la lumière, l'eau des béchers n'a été changée que toutes les deux semaines

Après environ 30 jours (jusqu'à l'âge adulte), les femelles ovigères ont été séparées quotidiennement et transférées individuellement du bécher dans un cristalliseur de 40 ml jusqu'à ce que plus aucune femelle ovigère ne soit observée dans le bécher. A ce moment là, les individus restants ont été fixés avec une solution à 5% de formaldéhyde.

Quotidiennement, les femelles ovigères ont été observées sous une loupe binoculaire pour déterminer s'il y avait ou non des éclosions. Une fois le sac d'œufs décroché, la femelle est placée dans un nouveau cristalliseur rempli d'eau de mer diluée à 15 de salinité afin de suivre la deuxième ponte. Les nauplii et les œufs non éclos sont comptés. Les œufs sont ensuite placés dans des cristalliseurs de 20 ml et incubés dans les mêmes conditions que celles sous lesquelles ils ont été produits. Le succès d'éclosion des œufs est suivi durant plusieurs semaines, jusqu'à ce qu'ils soient placés à basse température pour une période de 3 mois. Ensuite, les œufs sont rincés et placés dans de nouveaux cristalliseurs remplis d'eau de mer diluée à 15 de salinité, dans des conditions optimales (16 °C ; cycle 16 : 08 (Jour : Nuit)). Le succès d'éclosion est alors de nouveau suivi pendant plusieurs semaines jusqu'à ce que les œufs soient déterminés comme non viables (dégradation au niveau de la paroi de l'œuf, etc.).

En raison d'un problème de contamination pour la condition photopériodique 12 : 12 (Jour : Nuit) lors de l'expérimentation 2, un nouvel isolement de nauplii a été effectué à partir de femelles ovigères, pour cette condition et une condition photopériodique 11 : 13 (Jour : Nuit) a alors été ajoutée.

III. Résultats

Les types d'œufs produits par les femelles d'*Eurytemora affinis* élevées à partir du stade nauplii sous différentes combinaisons de température et de photopériode sont résumés dans le **Tableau 5.1**.

A 12 °C, les femelles issues de l'incubation de nauplii sous un régime de nuit complet produisent essentiellement des œufs soudains, quelques œufs de diapause et des œufs non viables. Ces derniers représentent la plus grande proportion lors de la deuxième ponte.

A 16 °C, lors de la première ponte, nous observons que le nombre d'œufs soudains baisse légèrement par rapport à la condition précédente tandis que nous observons un peu plus d'œufs de diapause (environ 1 œuf produit par femelle), quelques œufs viables qui n'ont pas éclos à l'issue des différentes expérimentations d'incubations et quelques œufs non viables. Lors de la seconde ponte, le nombre d'œufs soudains baisse de façon importante, tandis que le nombre d'œufs non viables augmente. Le nombre d'œufs de diapause produit est comparable à celui obtenu lors de la première ponte (environ 1 œuf de diapause produit par femelle).

Les œufs produits par les femelles élevées sous la condition photopériodique 08 : 16 (Jour : Nuit) sont essentiellement des œufs soudains lors de la première ponte que ce soit à 12 ou à 16 °C. Lors de la deuxième ponte, le nombre d'œufs non viables est supérieur à celui des œufs soudains. Un seul œuf de diapause a été produit lors de la deuxième ponte à 12 °C.

Pour les femelles élevées à 12 °C sous un cycle Jour : Nuit de 11 : 13, le nombre d'œufs soudains produits lors de la première ponte est supérieur à celui observé lors de la deuxième ponte (554 contre 359 œufs), pour laquelle une fraction plus importante d'œufs non viables est observée (64 œufs non viables lors de la première ponte contre 251 lors de la deuxième ponte).

A la condition photopériodique 12 : 12 (Jour : Nuit), quelques œufs de diapause (3 et 1, respectivement à 12 °C et 16 °C) ont été produits.

Sous un cycle Jour : Nuit de 16 : 08, aucune femelle n'a atteint le stade adulte à 12 °C. A 16 °C, seules 7 Femelles ont été suivies lors des 2 pontes. Lors de la première ponte, tous les œufs produits ont éclos immédiatement ; tandis qu'à la seconde ponte, l'intégralité des œufs étaient non viables.

Tableau 5.1 : Nombre d'œufs soudains (S), de diapause (D), non viables (Non) et pleins mais non éclos (Pne) obtenus par les femelles élevées à partir du stade nauplii (N1-N3) sous 2 températures (12 et 16 °C) et 6 photopériodes. Le nombre d'œufs a été compté après la première et la seconde ponte. Pour chaque ponte, le nombre de femelles (N) obtenu à partir du stade nauplii et ayant produit ces différents types d'œufs a été indiqué. (-) aucune donnée n'est disponible pour cette condition.

Condition photopériodique (Jour : Nuit)	Température (°C)	Ponte	N	S	D	Non	Pne
00 : 24	12	1	23	373	3	42	0
00 : 24	12	2	23	244	2	309	0
08 : 16	12	1	16	224	0	14	0
08 : 16	12	2	16	60	1	184	0
11 : 13	12	1	22	554	0	64	0
11 : 13	12	2	19	359	0	251	0
12 : 12	12	1	36	523	3	61	0
12 : 12	12	2	27	173	1	338	0
16 : 08	12	1	-	-	-	-	-
16 : 08	12	2	-	-	-	-	-
24 : 00	12	1	24	387	0	25	0
24 : 00	12	2	21	241	0	142	0
00 : 24	16	1	14	178	13	28	6
00 : 24	16	2	10	39	9	124	0
08 : 16	16	1	7	90	0	17	0
08 : 16	16	2	7	44	0	56	0
12 : 12	16	1	19	278	0	2	0
12 : 12	16	2	15	83	3	68	0
16 : 08	16	1	5	77	0	0	0
16 : 08	16	2	5	0	0	66	0
24 : 00	16	1	19	316	0	17	0
24 : 00	16	2	15	89	0	136	10

Enfin, sous un éclairage permanent, nous observons à 12 °C, une grande proportion d'œufs soudains (respectivement 94 et 93 % respectivement lors de la première et de la deuxième ponte) et une proportion d'œufs non viables qui a tendance à augmenter lors de la deuxième ponte (passant de 6 à 37 % du total des œufs produits). A 16 °C, lors de la première ponte, les œufs soudains représentent 93 % des œufs produits, les œufs restants étant non viables. A la deuxième ponte, le nombre d'œufs soudains diminue, tandis que le nombre d'œufs non viables augmente.

Pour cette photopériode, nous notons également la présence d'œufs qui semblent viables mais qui n'ont pas éclos lors des différentes incubations.

Le **tableau 5.2** résume les différents types d'œufs produits par les individus qui ont été élevés sous certaines conditions photopériodiques jusqu'au stade N6-C1 puis transférés dans les conditions opposées.

Tableau 5.2 : Nombre d'œufs soudains (S), de diapause (D), non viables (Non) et pleins mais non éclos (Pne) obtenus par les femelles élevées à partir du stade nauplii (N1-N3) sous 2 températures (12 et 16 °C) et 2 photopériodes, puis transférées dans la condition photopériodique opposée à partir du stade N6-C1. Le nombre d'œufs a été compté après la première et la seconde ponte. Pour chaque ponte, le nombre de femelles (N) obtenu à partir du stade nauplii et ayant produit ces différents types d'œufs a été indiqué. (-) aucune donnée n'est disponible pour cette condition

Condition photopériodique (Jour : Nuit) initiale	Condition photopériodique (Jour : Nuit) finale	Température (°C)	Ponte	N	S	D	Non	Pne
16 : 08	08 : 16	12	1	-	-	-	-	-
16 : 08	08 : 16	12	2	-	-	-	-	-
08 : 16	16 : 08	12	1	17	223	18	65	0
08 : 16	16 : 08	12	2	15	85	0	200	0
16 : 08	08 : 16	16	1	6	74	0	3	0
16 : 08	08 : 16	16	2	5	22	0	63	0
08 : 16	16 : 08	16	1	13	185	0	3	0
08 : 16	16 : 08	16	2	11	40	3	116	14

Aucun des individus élevés à 12 °C sous un cycle 16 : 08 (Jour : Nuit) jusqu'au stade N6-C1 puis transférés sous la condition 08 : 16 n'a atteint le stade adulte.

Pour la même expérience réalisée à 16°C, 6 femelles atteignent le stade adulte. Lors de la première ponte, 74 œufs soudains sont produits pour 3 non viables. Lors de la deuxième ponte, seuls 22 œufs soudains pour 63 œufs non viables sont relevés.

Les individus issus de la condition 08 : 16, puis transférés sous un cycle Jour : Nuit de 16 : 08 au stade N6-C1 comprennent majoritairement des œufs soudains lors de la première ponte que ce soit à 12 ou à 16 °C. A 12 °C, la production de 18 œufs de diapause a été observée.

Lors de la deuxième ponte, ce sont essentiellement des œufs non viables qui sont observés, bien qu'à 16 °C, nous relevons la présence d'œufs de diapause (3) et d'œufs qui semblent viables mais qui n'ont pas éclos lors des différentes incubations.

La figure ci-dessous (**Figure 5.2**) représente le pourcentage des différents types d'œufs produits au cours de ces expérimentations. Nous remarquons clairement que le nombre d'œufs soudains est très élevé quelles que soient la condition photopériodique et la température. Nous notons également que le pourcentage d'œufs soudains diminue systématiquement entre la première et la deuxième ponte tandis que le nombre d'œufs vides augmente. Ainsi, lors de la première ponte, les pourcentages d'œufs vides ne dépassent pas 15 % du total des œufs produits alors qu'au cours de la deuxième ponte, les valeurs sont beaucoup plus élevées et ne sont jamais en dessous de 40 % du total des œufs.

Des œufs de diapauses ont été trouvés pour les conditions photopériodiques allant de 0 à 12 heures d'éclairément. A 12 °C, les pourcentages d'œufs de diapause n'excèdent pas 0,72 % du total des œufs produits. En revanche, à 16°C, ils peuvent représenter près de 6 % du total des œufs produits notamment pour la condition d'obscurité permanente.

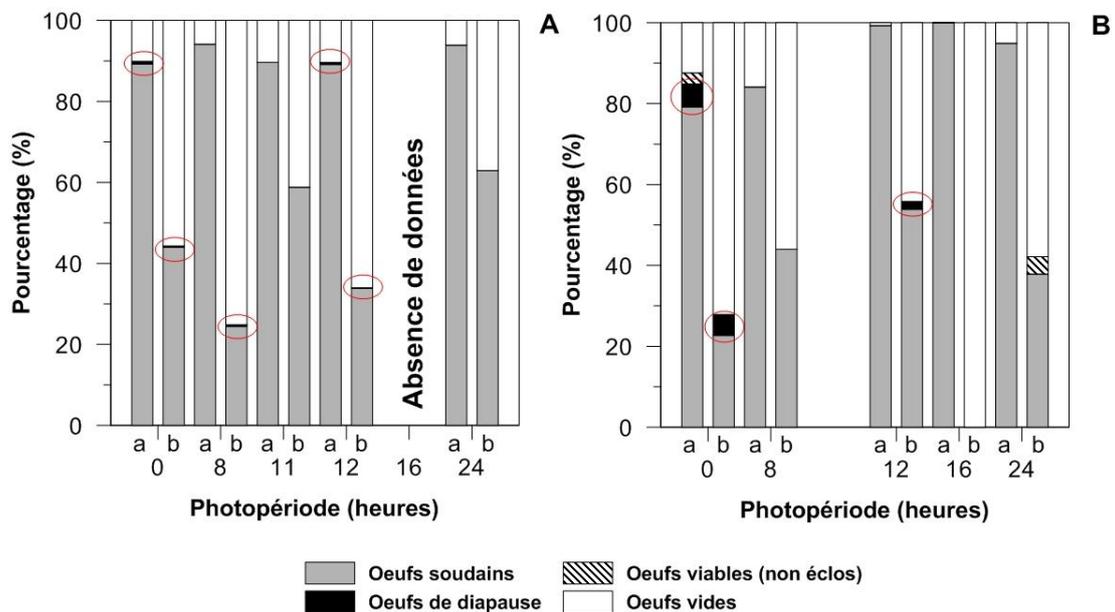


Figure 5.2: Pourcentage des différents types d'œufs (soudains, diapause, viables (non éclos) et vides) pour les différentes photopériodes testées à 12 °C (A) et 16 °C (B). Pour chacune des conditions photopériodiques, le premier histogramme (a) correspond à la première ponte, et le second (b) à la seconde ponte chez *Eurytemora affinis*. Les zones cerclées de rouge correspondent au pourcentage d'œufs de diapause.

IV. Discussion

Contrairement à ce qui est observé au Japon, où cette espèce est connue pour disparaître entièrement de la colonne d'eau en hiver (Ban et Minoda, 1989), les populations européennes d'*Eurytemora affinis* ne connaissent qu'un léger déclin hivernal. Pour ces populations européennes, la production d'œufs de diapause a été révélée lors de l'incubation des œufs extraits du sédiment (Madhupratap et al., 1996 ; Katajisto, 1998 ; Albertsson et Leonardsson, 2000, 2001). Pour l'estuaire de la Seine, des œufs de diapause ont également été trouvés (**cf. chapitre 4**). Les différentes incubations réalisées après 1 mois ou plusieurs mois à basse température ont permis de voir émerger des nauplii. Bien que des nauplii aient éclos des sédiments prélevés en juillet et en juin, le maximum d'éclosion a été observé pour les sédiments prélevés en automne (septembre et novembre). Cela suggère que les femelles produisent des œufs de diapause en réponse à une diminution de la photopériode, afin que la population se perpétue via le sédiment lors des mauvaises conditions hivernales.

Au cours de cette étude expérimentale, il est apparu que la phase de développement sensible à la photopériode est située avant le stade N6-C1. En effet, la même tendance au niveau de la ponte des œufs (soudains, diapause) a été observée pour les femelles élevées à partir du stade nauplii sous la condition 08 : 16 (Jour : Nuit), que pour celles transférées à partir du stade N6-C1 sous une photopériode de 16 : 08 (Jour : Nuit). La même tendance a été observée pour les femelles élevées à partir du stade nauplii sous la condition 16 : 08 (Jour : Nuit), que pour celles transférées à partir du stade N6-C1 sous une photopériode de 08 : 16 (Jour : Nuit) (**Tableau 5.2**). Ce résultat est similaire à celui observé par Ban (1992), où le type d'œufs produits (soudains ou diapause) par les femelles d'*E. affinis* est déterminé en réponse aux conditions environnementales rencontrées durant leur stade nauplien. Un patron similaire a également été observé chez les insectes (Beck, 1980).

Une baisse importante du nombre d'œufs viables a été observée entre la première et la deuxième ponte (**Figure 5.2**) pour chacune des conditions testées. Il faut rappeler que lors de ces expérimentations, les femelles ont été isolées à partir du moment où elles étaient ovigères et que nous avons suivi le devenir des deux premières pontes. Il est possible que la majorité des œufs de la deuxième ponte ne soient pas viables en raison de la non-fertilisation de ces œufs. En effet, les femelles d'*Eurytemora affinis* semblent avoir des capacités limitées de stockage du sperme (Barthélémy et al., 1998 ; Souissi A., 2010) et semblent avoir besoin

d'accouplements répétés pour rester fertiles (Heinle, 1970 ; Katona, 1975). Chez plusieurs autres espèces, cependant, il semble qu'un seul spermatophore est probablement suffisant pour fertiliser les œufs pendant environ deux mois (*A. clausi*, Uye, 1981 ; *Calanus* spp., Marshall et Orr, 1955) ou pour fertiliser plus de 10 pontes d'œufs successives (*Pseudocalanus* spp., Corkett et Zillioux, 1975).

La production d'œufs de diapause a été mise en évidence à partir de l'incubation des œufs non éclos après un passage de trois mois à basse température (4-5 °C). Ainsi des œufs de diapause ont été produits sous les conditions photopériodiques inférieures ou égales à 12 heures d'éclaircements (**Tableau 5.1**) que ce soit à 12 °C ou à 16 °C. Ces résultats suggèrent que chez *Eurytemora affinis*, la production d'œufs de diapause est déclenchée suite à des conditions photopériodiques de jours courts (<12 heures), comme cela a été montré pour cette même espèce au Japon (Ban, 1992) ou pour le copépode calanoïde marin *Labidocera aestiva* (Marcus, 1980).

Il a également été montré qu'un maximum d'œufs de diapause a été produit sous des conditions d'obscurité permanente (**Tableau 5.1**). Cela pourrait démontrer que cette espèce n'a pas besoin d'un signal lumineux pour induire la diapause. Dans l'estuaire de la Seine, et plus particulièrement dans la zone du bouchon vaseux où la population d'*E. affinis* est abondante, la turbidité est telle que le signal lumineux s'atténue très vite avec la profondeur. Il est donc possible que le signal soit trop faible pour qu'il puisse être un élément déclencheur de la diapause pour cette espèce.

Cette étude expérimentale n'a pas permis de mettre en évidence un signal fort de la photopériode et de la température sur l'induction de la diapause, comme cela a pu être observé au Japon. Cela pourrait être lié au fait qu'*E. affinis* en Europe et au Japon sont très différents génétiquement (Lee, 2000) et que cela implique des réponses différentes aux paramètres testés.

De plus les conditions de températures dans l'estuaire de la Seine (min. 6 °C en hiver, maximum de 22 °C en été) sont bien plus élevées que celles rencontrées dans le lac Japonais (température de surface inférieure à 4°C de décembre à avril, maximum à 28 °C en août ; Ban et Minoda, 1989) ou en mer Baltique (température inférieure à 2 °C en hiver, maximum de 22 °C en été ; Viitasalo et al., 1994). Bien qu'une baisse des températures (de 15 à 10 °C) affectent tous les paramètres reproducteurs chez *Eurytemora affinis* (Devreker et al., 2007,

2009), faisant passer le taux de production d'œufs de 13 à 4 œufs.femelles⁻¹.jour⁻¹, des femelles ovigères et des nauplii ont été trouvés dans le milieu à des températures exceptionnelles de 5 °C en 2005 (Devreker et al., 2010), indiquant que même sous des températures basses, cette espèce est capable de se reproduire.

Toutefois, dans le chapitre précédent, nous avons montré que des œufs de diapause pour cette espèce étaient présents dans les sédiments. Ils représentent en novembre 2008, près de 7 % du total des œufs éclos. Dans cette étude, un faible pourcentage d'œufs de diapause a été produit avec un maximum de 3,2 % pour la condition d'obscurité permanente lors de la première ponte. Ces résultats laissent à penser que pour *Eurytemora affinis* la production d'œufs de diapause n'est pas essentielle à la survie hivernale puisqu'elle est présente dans la colonne d'eau tout au long de l'année. La population planctonique pourrait alors être remplacée après l'hiver à partir de deux sources comme cela semble être le cas en mer Baltique (Katajisto, 1998) :

- l'éclosion des œufs benthiques,
- l'éclosion des œufs issus de la reproduction des individus ayant survécu durant l'hiver.

Cependant, malgré la faible production d'œufs de diapause, leur accumulation dans les sédiments pourrait constituer de véritables banques d'œufs agissant en tant que stratégie de survie à long terme (au-delà d'une saison), ou dans le cas où des conditions néfastes surviendraient.

Conclusion générale et Perspectives

Conclusion

L'objectif général de cette thèse était la mise en évidence de la présence ainsi que du rôle des œufs de résistance dans la dynamique des principales espèces de copépodes calanoïdes dans un milieu estuarien, et plus particulièrement dans l'estuaire de la Seine.

Pour ce faire, il a d'abord fallu localiser les zones les plus susceptibles de contenir des œufs de résistance, mais également développer une méthodologie pour l'étude de ces œufs, ceci dans un système hautement dynamique. Cela est passé par une approche multidisciplinaire couplant à la fois l'étude du compartiment benthique et pélagique. L'étude des faciès sédimentaires tout au long de ce travail, mais également la réalisation de profils d'oxygène sur les carottes échantillonnées, nous ont permis de caractériser l'environnement sédimentaire dans lequel se trouvaient les œufs de résistance.

Au cours de cette étude, nous avons pu mettre en évidence pour la première fois, la présence d'œufs de résistance de copépodes calanoïdes dans les sédiments de l'estuaire de la Seine, avec des abondances comparables à celles observées dans d'autres systèmes côtiers (de l'ordre de 10^5 à 10^7 œufs.m⁻³). Nous avons pu montrer que les œufs de résistance étaient présents aussi bien dans les premiers centimètres des couches sédimentaires qu'à des profondeurs allant jusqu'à 60 centimètres. Il est apparu au cours de cette étude exploratoire (**Chapitre 3**) que les abondances étaient maximales dans la zone du bouchon vaseux, en comparaison avec celles relevées aux limites de cette zone que ce soit en domaine intertidal ou en domaine subtidal.

Ces fortes abondances laissent penser que les œufs de résistance pourraient jouer un rôle dans la dynamique de population. La variation saisonnière dans l'abondance et le succès d'éclosion a alors été établi à partir de l'extraction des œufs des premières couches sédimentaires (jusqu'à 22 centimètres) et de leur incubation sous différents régimes de température (**Chapitre 4**). Plusieurs espèces de copépodes calanoïdes ont été identifiées à partir de l'éclosion des œufs : *Temora longicornis*, *Eurytemora affinis* et des Acartidés.

Eurytemora affinis et les Acartidés sont les espèces dominantes de copépodes dans la zone du gradient de salinité de l'estuaire de la Seine, alors que *Temora longicornis* est l'espèce dominante en baie de Seine.

Les résultats obtenus indiquent :

- 1) la production d'œufs quiescents et de diapause de l'espèce marine *Temora longicornis* au cours de l'été et de l'automne,
- 2) la production d'œufs de diapause et/ou quiescents durant l'automne et au début du printemps pour les Acartidés,
- 3) la production d'œufs de diapause et/ou quiescents pour *Eurytemora affinis* au début de l'été et à la fin de l'été - début de l'automne.

Dans ce travail de thèse, nous avons également expérimenté l'effet de la photopériode et de la température sur le type d'œufs produits par les femelles d'*Eurytemora affinis* (**Chapitre 5**). Les résultats indiquent que les stades naupliens sont sensibles à certaines photopériodes et notamment à celles inférieures ou égales à 12 heures d'éclairement, puisque nous avons observé la production d'œufs de diapause. Cependant, les œufs de diapause ont été majoritairement produits par des femelles élevées à partir du stade nauplien sous des conditions d'obscurité permanente ; ce qui implique que la photopériode n'est sans doute pas le seul signal impliqué dans l'induction de la diapause.

Bien que le succès d'éclosion moyen (toutes dates, toutes stations, toutes couches confondues) soit faible (environ 4 %), les taux d'émergences calculés sont respectivement de 600 000, 62 000 et 41 000 nauplii.m⁻³.mois⁻¹ pour *T. longicornis*, les Acartidés et *E. affinis*.

Les œufs de diapause dans l'estuaire de la Seine pourraient avoir plusieurs rôles :

- venir en "renfort" de la production post-hivernale et contribuer au recrutement printanier,
- contribuer à la formation d'une banque d'œufs dans le cas où des conditions néfastes imprévisibles surviendraient (hiver très froid entraînant une perte importante des espèces de la colonne d'eau).

A cela vient s'ajouter les œufs dits soudains qui deviennent quiescents sous des conditions défavorables et qui ont émergé des sédiments tout au long des incubations. L'avantage possible d'une émergence en continue à partir du fond permettrait à l'espèce d'essayer plusieurs conditions environnementales tout au long de l'année et ainsi de permettre à une partie de ces nauplii nouvellement éclos de trouver les conditions idéales (De Stasio, 1989). Cela est particulièrement utile dans les environnements où les conditions hydro-sédimentaires sont imprévisibles. Ces œufs agiraient plus en tant que survie à court terme (à l'échelle saisonnière). De par leur abondance, les œufs de résistance constituent donc une composante importante du couplage benthopélagique, pouvant assurer le recrutement des espèces dans la colonne d'eau si l'émergence à partir du sédiment peut se faire. L'étude des faciès sédimentaires est donc d'un intérêt crucial afin de relier les événements hydrologiques qui surviennent (érosion, dépôt, etc.) sur le lit sédimentaire et donc qui peuvent permettre directement la remise en suspension des œufs et leur permettre d'éclore.

Perspectives

En dépit du fait que la présente étude apporte quelques éléments de réponses sur la contribution que pourrait apporter les œufs de résistance à la dynamique de population, il conviendrait d'étudier à l'avenir et d'approfondir les points suivants.

L'analyse des échantillons de copépodes prélevés en avril et en septembre 2009 permettra d'avoir une vision globale de l'évolution des populations au cours d'une année et de proposer un bilan global du couplage benthopélagique.

Des échantillons supplémentaires de sédiments prélevés au cours de cette thèse et conservés à basse température pourront également être incubés afin de tester la viabilité des œufs de chacune des espèces identifiées, à long terme (> 1 an).

L'interaction entre la pollution du milieu et les œufs de résistance n'a pas été mesurée dans ce travail ; il serait donc intéressant de savoir si le niveau de pollution des sédiments peut expliquer le faible succès d'éclosion observé. Nous avons émis cette hypothèse car le succès d'éclosion moyen relevé dans cette étude est faible en regard d'autres systèmes et qu'il est connu qu'une augmentation de la pollution entraîne une réduction de la viabilité des œufs (Lindley et al., 1998).

Il serait également important de quantifier la mortalité des nauplii issus de ces œufs de résistance, afin d'établir leur contribution exacte à la dynamique de population. Ceci pourrait se faire en appliquant le protocole de suivi individuel développé par Devreker et al. (2004).

Cette étude a révélé la forte abondance en œufs de résistance de l'espèce marine *Temora longicornis* dans les sédiments de l'estuaire de la Seine. Il serait intéressant d'identifier les paramètres responsables de cette dormance par l'utilisation du système d'induction (photopériode + température), mais également savoir si un stress lié à la salinité ne pourrait pas "enclencher" la production d'œufs de résistance.

Il est apparu au cours de cette étude que la production d'œufs de diapause chez *Eurytemora affinis* en réponse à différents régimes de photopériodes et de températures était minime ; il serait donc intéressant à l'avenir de reproduire ces expérimentations en prenant en compte l'effet de la surpopulation, ou du stress induit par la présence durant l'été des Acartidés. Il serait également important d'élargir la zone d'étude pour tester cette hypothèse dans un autre estuaire ou pour d'autres latitudes.

Enfin, nous n'avons pu au cours de cette étude distinguer morphologiquement les œufs quiescents, des œufs de diapause, sans passer par les incubations à différentes températures. Il est connu que la respiration d'un organisme est un attribut important de son activité physiologique et qu'elle reflète le métabolisme *in vivo*. L'utilisation de nano-électrodes pourrait permettre de quantifier la proportion de tel ou tel œuf en fonction du taux de consommation d'oxygène.

Références bibliographiques

- Agrawal, A.A., Laforsch, C., Tollrian, R., 1999. Transgenerational induction of defences in animals and plants. *Nature* 401, 60-63.
- Aidley, D.J., 1981. *Animal migration*. CUP Archive, Cambridge University Press, New York, 264 p.
- Albertsson, J., Leonardsson, K., 2000. Impact of a burrowing deposit-feeder, *Monoporeia affinis*, on viable zooplankton resting eggs in the northern Baltic Sea. *Marine Biology* 136, 611-619.
- Albertsson, J., Leonardsson, K., 2001. Deposit-feeding amphipods (*Monoporeia affinis*) reduce the recruitment of copepod nauplii from benthic resting eggs in the northern Baltic Sea. *Marine Biology* 138, 793-801.
- Alekseev, V., Makrushin, A., Hwang, J.-S., 2010. Does the survivorship of activated resting stages in toxic environments provide cues for ballast water treatment? *Marine Pollution Bulletin* 61, 254-258.
- Alekseev, V.R., De Stasio, B.T., Gilbert, J.J., 2007. *Diapause in Aquatic Invertebrates : Theory and human Use*, Springer ed., 257 p.
- Amiard-Triquet, C., Rainbow, P.S., 2009. *Environmental Assessment of estuarine Ecosystems A case study*. CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 368p.
- Aron, S., Passera, L., 2000. *Les sociétés animales: évolution de la coopération et organisation sociale*. De Boeck Université, Bruxelles, 336 p.
- Avoine, J., 1981. *L'estuaire de la Seine: sédiments et dynamique sédimentaire*. Université de Caen, France, 236 p.
- Avoine, J., 1982. Mécanismes contrôlant la dynamique des suspensions dans l'estuaire de la Seine. *Mémoires de la société géologique de France* 144, 17-25.
- Avoine, J., 1994. Synthèse des connaissances sur l'estuaire de la Seine. Partie 2- Sédimentologie, Rapport Ifremer/Port Autonome du Havre, Brest, 156 p.
- Bakker, C., Van Rijswijk, P., 1987. Development time and growth rate of the marine calanoid copepod *Temora longicornis* as related to food conditions in the oosterschelde estuary (Southern North Sea). *Netherlands Journal of Sea Research* 21, 125-141.
- Ban, S., 1992. Effects of photoperiod, temperature, and population density on induction of diapause egg production in *Eurytemora affinis* (Copepoda:Calanoida) in lake Ohnuma; Hokkaido, Japon. *Journal of Crustacean Biology* 12, 361-367.

- Ban, S., 1994. Effect of temperature and food concentration on post-embryonic development, egg production and adult body size of calanoid copepod *Eurytemora affinis*. *Journal of Plankton Research* 16, 721-735.
- Ban, S., Minoda, T., 1989. Seasonal distribution of *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880)(Copepoda; Calanoida) in freshwater Lake Ohnuma, Hokkaido. *Bulletin of the Faculty of fisheries Hokkaido University* 40, 147-153.
- Ban, S., Minoda, T., 1991. The effect of temperature on the development and hatching of diapause and subitaneous eggs in *Eurytemora affinis* (Copepoda:Calanoida) in lake Ohnuma, Hokkaido, Japon. *Bulletin of the Plankton Society of Japon Special Volume*, 299-308.
- Ban, S., Minoda, T., 1992. Hatching of diapause eggs of *Eurytemora affinis* (Copepoda:Calanoida) collected from lake-bottom sediments. *Journal of Crustacean Biology* 12, 51-56.
- Ban, S., Minoda, T., 1994. Induction of diapause egg production in *Eurytemora affinis* by their own metabolites. *Hydrobiologia* 292/293, 185-1994.
- Baretta, J.W., Malschaert, J.F.P., 1988. Distribution and abundance of the zooplankton of the Ems estuary (North Sea). *Neth. J. Sea. Res.* 22, 69-81.
- Barthélémy, R.M., 1998. Female genital structures in several families of Centropagoidea (Copepoda: Calanoida). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 353, 721-736.
- Beaugrand, G., Reid, P.C., Ibanez, F., Lindley, J.A., Edwards, M., 2002. Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science* 296, 1692-1694.
- Belmonte, G., 1992. Diapause egg production in *Acartia* (*Paracartia*) *latisetosa* (Crustacea, Copepoda, Calanoida). *Italian Journal of Zoology* 59, 363-366.
- Belmonte, G., 1997. Resting eggs in the life cycle of *Acartia italica* and *A. adriatica* (Copepoda, Calanoida, Acartiidae). *Crustaceana* 70, 114-117.
- Belmonte, G., Castello, P., Piccinni, M.R., Quarta, S., Rubino, F., Geraci, S., Boero, F., 1995. Resting stages in marine sediments off the Italian coast, in: Ansell, A.D., Smith, C.J. (Eds.), *Biology and Ecology of Shallow Coastal Waters*. Olsen & Olsen, Denmark, 53-58 pp.
- Belmonte, G., Puce, M., 1994. Morphological aspects of subitaneous and resting eggs from *Acartia josephinae* (Calanoida). *Hydrobiologia* 292, 131-135.

- Berg, P., Risgaard-Petersen, N., Rysgaard, S., 1998. Interpretation of measured concentration profiles in sediment pore water. *Limnology and Oceanography* 43, 1500-1510.
- Beyrend-Dur, D., 2010. Les traits d'histoire de vie de copépodes saumâtres: du milieu tempéré au milieu tropical. Université de Lille1 - National Taiwan Ocean University, 215 p.
- Birky Jr, C.W., Gilbert, J.J., 1971. Parthenogenesis in rotifers: the control of sexual and asexual reproduction. *Integrative and Comparative Biology* 11, 245-266.
- Brendonck, L., 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements : what we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda : Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia* 320, 85-97.
- Cáceres, C.E., 1997. Dormancy in invertebrates. *Invertebrate Biology* 116, 371-383.
- Cailleaud, K., Budzinski, H., Menach, K.L., Souissi, S., Forget Leray, J., 2009. Uptake and elimination of hydrophobic organic contaminants in estuarine copepods: An experimental study. *Environmental Toxicology and Chemistry* 28, 239-246.
- Cailleaud, K., Forget-Leray, J., Souissi, S., Hilde, D., LeMenach, K., Budzinski, H., 2007. Seasonal variations of hydrophobic organic contaminant concentrations in the water-column of the Seine Estuary and their transfer to a planktonic species *Eurytemora affinis* (Calanoida, copepoda). Part 1: PCBs and PAHs. *Chemosphere* 70, 270-280.
- Castellani, C., Lucas, I.A.N., 2003. Seasonal variation in egg morphology and hatching success in the calanoid copepods *Temora longicornis*, *Acartia clausi* and *Centropages hamatus*. *Journal of Plankton Research* 25, 527-537.
- Castro-Longoria, E., 2001. Comparative observations on the external morphology of subitaneous and diapause eggs of *Acartia* species from Southampton water. *Crustaceana* 74, 225-236.
- Castro-Longoria, E., 2003. Egg production and hatching success of four *Acartia* species under different temperature and salinity regimes. *Journal of Crustacean Biology* 23, 289-299.
- Champeau, A., 1970. Recherches sur l'écologie et l'adaptation à la vie latente des Copépodes des eaux temporaires provençales et corses, Faculté des Sciences. Université d'Aix-Marseille, 360 p.
- Chen, F., Marcus, N.H., 1997. Subitaneous, diapause, and delayed-hatching eggs of planktonic copepods from the northern Gulf of Mexico: morphology and hatching success. *Marine Biology* 127, 587-597.

- Chiffolleau, J.F., Auger, D., Chartier, E., Michel, P., Truquet, I., Ficht, A., Gonzalez, J.L., Romana, L.A., 2001. Spatiotemporal changes in cadmium contamination in the Seine estuary (France). *Estuaries and Coasts* 24, 1029-1040.
- Cisewski, B., Strass, V.H., Rhein, M., Krägefsky, S., 2009. Seasonal variation of diel vertical migration of zooplankton from ADCP backscatter time series data in the Lazarev Sea, Antarctica. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 57, 78-94.
- Clegg, J., 1997. Embryos of *Artemia franciscana* survive four years of continuous anoxia: the case for complete metabolic rate depression. *Journal of experimental Biology* 200, 467-475.
- Cloern, J.E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* 210, 223-253.
- Conway, D.V.P., McFadzen, I.R.B., Tranter, P.R.G., 1994. Digestion of copepod eggs by larval turbot *Scophthalmus maximus* and egg viability following gut passage. *Marine Ecology Progress Series* 106, 303-309.
- Corkett, C.J., Zillioux, F.J., 1975. Studies on the Effect of Temperature on the Egg Laying of Three Species of Calanoid Copepods in the Laboratory (*Acartia tonsa*, *Temora longicornis*, and *Pseudocalanus elongatus*). *Bulletin of Plankton Society of Japan* 21, 77-85.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253-260.
- Cronin, L.E., Daiber, J.C., Hulbert, E.M., 1962. Quantitative seasonal aspects of zooplankton in the Delaware River Estuary. *Chesapeake Science* 3, 63-93.
- Cuvilliez, A., Deloffre, J., Lafite, R., Bessineton, C., 2009. Morphological responses of an estuarine intertidal mudflat to constructions since 1978 to 2005: The Seine estuary (France). *Geomorphology* 104, 165-174.
- Dahms, H.U., 1995. Dormancy in the Copepoda - an Overview. *Hydrobiologia* 306, 199-211.
- Dahms, H.U., Qian, P.Y., 2004. Drift-pump and drift-net : two devices for the collection of bottom-near drifting biota. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 301, 29-37.
- Danks, H.V., 1987. Insect dormancy : an ecological perspective. *Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods)*, Ottawa. ix + 439 pp.

- Dauvin, J.C., Desroy, N., 2005. The food web in the lower part of the Seine estuary: a synthesis of existing knowledge. *Hydrobiologia* 540, 13-27.
- David, V., Sautour, B., Chardy, P., 2007. Successful colonization of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the oligo-mesohaline area of the Gironde estuary (SW France)-Natural or anthropogenic forcing? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71, 429-442.
- De Pauw, N., 1973. On the distribution of *Eurytemora affinis* (POPPE)(Copepoda) in the Western Scheldt Estuary. *Verh. int. Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 18, 1462-1472.
- De Stasio, B.T., 1989. The seed bank of a freshwater crustacean: copepodology for the plant ecologist. *Ecology* 70, 1377-1389.
- Denis, L., Boust, D., Thouvenin, B., Le Hir, P., Deloffre, J., Gonzalez, J.L., Gillet, P., 2009. Dynamic diagenetic modelling and the impacts of biota, in : Amiard-Triquet, C., Rainbow, P.S. (Eds.), *Environmental assessment of estuarine ecosystems : a case study*, 299-319 pp.
- Devreker, D., 2007. Dynamique de population du copépode *Eurytemora affinis* dans l'estuaire de la Seine: approche combinée *in situ* multi-échelle et expérimentale. Université du Havre, Le Havre, 285 p.
- Devreker, D., Souissi, S., Molinero, J.C., Beyrend-Dur, D., Gomez, F., Forget-Leray, J., 2010. Tidal and annual variability of the population structure of *Eurytemora affinis* in the middle part of the Seine Estuary during 2005. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 89, 245-255.
- Devreker, D., Souissi, S., Molinero, J.C., Nkubito, F., 2008. Trade-offs of the copepod *Eurytemora affinis* in mega-tidal estuaries: insights from high frequency sampling in the Seine estuary. *Journal of Plankton Research* 30, 1329-1342.
- Devreker, D., Souissi, S., Seuront, L., 2004. Development and mortality of the first naupliar stages of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) under different conditions of salinity and temperature. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 303, 31-46.
- Devreker, D., Souissi, S., Winkler, G., Forget-Leray, J., Leboulenger, F., 2009. Effects of salinity, temperature and individual variability on the reproduction of *Eurytemora affinis* (Copepoda; Calanoida) from the Seine estuary: A laboratory study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 368, 113-123.
- Dyer, K., 1986. Coastal and estuarine sediment dynamics. In : John Wiley & Sons, I. (Ed.), UK, 342 p.

- Egloff, D.A., Fofonoff, P.W., Onbé, T., 1997. Reproductive biology of marine cladocerans. *Advances in marine biology* 31, 79-167.
- Elgmork, K., Nilssen, J.P., 1978. Equivalence of copepod and insect diapause. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 20, 2511-2517.
- Elliott, M., Hemingway, K., 2002. *Fishes in estuaries*. Blackwell Science Oxford, London, UK, 636 p.
- Ellner, S., Hairston Jr, N.G., 1994. Role of overlapping generations in maintaining genetic variation in a fluctuating environment. *American Naturalist* 143, 403-417.
- Engel, M., 2005. Calanoid copepod resting eggs-a safeguard against adverse environmental conditions in the German Bight and the Kara Sea? *Ber. Polarforsch. Meeresforsch.* 508, 108 p.
- Escaravage, V., Soetaert, K., 1995. Secondary production of the brackish copepod communities and their contribution to the carbon fluxes in the Westerschelde estuary (The Netherlands). *Hydrobiologia* 311, 103-114.
- Etcheber, H., Taillez, A., Abril, G., Garnier, J., Servais, P., Moatar, F., Commarieu, M.V., 2007. Particulate organic carbon in the estuarine turbidity maxima of the Gironde, Loire and Seine estuaries: origin and lability. *Hydrobiologia* 588, 245-259.
- Fairbridge, R.W., 1980. The estuary: its definition and geodynamic cycle. *Chemistry and biogeochemistry of estuaries*. In : John Wiley & Sons, I. (Ed.), 1-35 pp.
- Flinkman, J., Vuorinen, I., Aro, E., 1992. Planktivorous Baltic herring (*Clupea harengus*) prey selectively on reproducing copepods and cladocerans. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, 73-77.
- Flipo, N., Rabouille, C., Poulin, M., Even, S., Tusseau-Vuillemin, M.H., Lalande, M., 2007. Primary production in headwater streams of the Seine basin: The Grand Morin river case study. *Science of the total environment* 375, 98-109.
- Froelich, P.N., Klinkhammer, G.P., Bender, M.L., Luedtke, N.A., Heath, G.R., Cullen, D., Dauphin, P., Hammond, D., Hartman, B., Maynard, V., 1979. Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. *Geochimica and Cosmochimica Acta* 43, 1075-1090.
- García, H.E., Gordon, L.I., 1992. Oxygen solubility in seawater: Better fitting equations. *Limnology and Oceanography* 37(6), 1307-1312.

- Gasparini, S., Castel, J., Irigoien, X., 1999. Impact of suspended particulate matter on egg production of the estuarine copepod, *Eurytemora affinis*. *Journal of Marine Systems* 22, 195-205.
- Gilbert, J.J., 1974. Dormancy in rotifers. *Transactions of the American Microscopical Society* 93, 490-513.
- Gilbert, J.J., Schröder, T., 2004. Rotifers from diapausing, fertilized eggs: unique features and emergence. *Limnology and Oceanography* 49, 1341-1354.
- Glippa, O., Souissi, S., Denis, L., Lesourd, S., 2011. Calanoid copepod resting egg abundance and hatching success in the sediment of the Seine estuary (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 92, 255-262.
- Grenz, C., Denis, L., Boucher, G., Chauvaud, L., Clavier, J., Fichez, R., Pringault, O., 2003. Spatial variability in Sediment Oxygen Consumption under winter conditions in a lagoonal system in New Caledonia (South Pacific). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 285-286, 33-47.
- Grice, G.D., Gibson, V.R., 1981. Hatching of Eggs of *Pontella mediterranea* Claus (Copepoda: Calanoida). *Vie et milieu. Paris* 31, 49-51.
- Grice, G.D., Marcus, N.H., 1981. Dormant eggs of marine copepods. *Oceanography and Marine Biology : Annual Review* 19, 125-140.
- Guerrero, F., Rodríguez, V., 1998. Existence and significance of *Acartia grani* resting eggs (Copepoda: Calanoida) in sediments of a coastal station in the Alboran Sea (SE Spain). *Journal of Plankton Research* 20, 305-314.
- Guezennec, L., 1999. Hydrodynamique et transport en suspension du matériel particulaire fin dans la zone fluviale d'un estuaire macrotidal: l'exemple de l'estuaire de la Seine (France). University of Rouen, France, 238 p.
- Gyllström, M., Hansson, L.A., 2004. Dormancy in freshwater zooplankton: induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquatic Sciences* 66, 274-295.
- Haertel, L., Osterberg, C., Curl Jr, H., Park, P.K., 1969. Nutrient and plankton ecology of the Columbia River estuary. *Ecology* 50, 962-978.
- Hairston Jr, N.G., De Stasio, B.T.J., 1988. Rate of evolution slowed by a dormant propagule pool. *Nature* 336, 239-242.

- Hairston Jr, N.G., Dillon, T.A., De Stasio Jr, B.T., 1990. A Field Test for the Cues of Disapause in a Freshwater Copepod. *Ecology* 71, 2218-2223.
- Hairston Jr, N.G., Kearns, C.M., 1995. The Interaction of Photoperiod and Temperature in Diapause Timing: A Copepod Example. *Biological Bulletin* 189, 42-48.
- Hairston Jr, N.G., Munns Jr, W.R., 1984. The timing of copepod diapause as an evolutionarily stable strategy. *American Naturalist* 123, 733-751.
- Hansson, S., Larsson, U., Johansson, S., 1990. Selective predation by herring and mysids, and zooplankton community structure in a Baltic Sea coastal area. *Journal of Plankton Research* 12, 1099-1116.
- Hardy, A.C., 1956. *The Open Sea. Its Natural History: The World of Plankton.* Collins, London, 335 p.
- Harris, R., Wiebe, P., Lenz, J., Skjoldal, H.R., Huntley, M.E., 2000. *ICES zooplankton methodology manual*, San Diego, CA.
- Heinle, D.R., 1970. Population dynamics of exploited cultures of calanoid copepods. *Helgoland Marine Research* 20, 360-372.
- Holm-Hansen, O., Riemann, B., 1978. Chlorophyll a determination: improvements in methodology. *Oikos* 30, 438-447.
- Holste, L., Peck, M.A., 2005. The effects of temperature and salinity on egg production and hatching success of Baltic *Acartia tonsa* (Copepoda :Calanoida): a laboratory investigation. *Marine Biology* 148, 1061-1070.
- Ianora, A., Santella, L., 1991. Diapause embryos in the neustonic copepod *Anomalocera patersoni*. *Marine Biology* 108, 387-394.
- Ishikawa, A., Ban, S., Shiga, N., 1999. Effects of salinity on survival, and embryonic and postembryonic development of *Eurytemora affinis* from a freshwater lake. *Plankton Biology and Ecology* 46, 113-119.
- Janson, A.L., 2007. Structure spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques de la baie de Seine à plusieurs échelles d'observation, UFR Sciences et Techniques. University of Rouen, 318p.
- Jeffries, H.P., 1962. Salinity Space Distribution of the Estuarine Copepod Genus *Eurytemora*. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 47, 291-300.

- Jiang, X., Wang, G., Li, S., 2006. Reduction of recruitment of *Acartia pacifica* nauplii from benthic resting eggs due to organochlorine pesticides. *Journal of Environmental Sciences* 18, 552-556.
- Jiang, X., Wang, G., Li, S., He, J., 2007. Heavy metal exposure reduces hatching success of *Acartia pacifica* resting eggs in the sediment. *Journal of Environmental Sciences* 19, 733-737.
- Johnson, J.K., 1980. Effects of temperature and salinity on production and hatching of dormant eggs of *Acartia californiensis* (Copepoda) in an Oregon estuary. *Fishery Bulletin* 77, 567-584.
- Kasahara, S., Onbe, T., Kamigaki, M., 1975. Calanoid copepod eggs in sea-bottom muds. III. Effects of Temperature, salinity and other factors on the hatching of resting eggs of *Tortanus forcipatus*. *Marine Biology* 31, 31-35.
- Kasahara, S., Uye, S., Onbe, T., 1974. Calanoid copepod eggs in sea-bottom muds. *Marine Biology* 26, 167-171.
- Katajisto, T., 1996. Copepod eggs survive a decade in the sediments of the Baltic Sea. *Hydrobiologia* 320, 153-159.
- Katajisto, T., 2003. Development of *Acartia bifilosa* (Copepoda: Calanoida) eggs in the northern Baltic Sea with special reference to dormancy. *J. Plankton Res.* 25, 357-364.
- Katajisto, T., 2004. Effects of anoxia and hypoxia on the dormancy and survival of subitaneous eggs of *Acartia bifilosa* (Copepoda: Calanoida). *Marine Biology* 145, 751-757.
- Katajisto, T., 2006. Benthic resting eggs in the life cycles of calanoid copepods in the northern Baltic Sea, Helsinki University, Suede, 46 p.
- Katajisto, T., Viitasalo, M., Koski, M., 1998. Seasonal occurrence and hatching of calanoid eggs in sediments of the northern Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 163, 133-143.
- Katona, S.K., 1971. The developmental stages of *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) (Copepoda, Calanoida) raised in laboratory cultures, including a comparison with the larvae of *Eurytemora americana* Williams, 1906, and *Eurytemora herdmani* Thompson & Scott, 1897. *Crustaceana* 21, 5-20.
- Katona, S.K., 1975. Copulation in the copepod *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880). *Crustaceana* 28, 89-95.

- Keilin, D., 1959. The Leeuwenhoek Lecture: The problem of anabiosis or latent life: History and current concept. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 150, 149-191.
- Kimmel, D.G., Roman, M.R., 2004. Long-term trends in mesozooplankton abundance in Chesapeake Bay, USA: influence of freshwater input. *Marine Ecology Progress Series* 267, 71-83.
- Kleppel, G.S., 1993. On the diets of calanoid copepods. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 99, 183-183.
- Laforsch, C., Tollrian, R., 2004. Extreme helmet formation in *Daphnia cucullata* induced by small-scale turbulence. *Journal of Plankton Research* 26, 81-87.
- Landry, M.R., 1975. Dark inhibition of egg hatching of the marine copepod *Acartia clausi* Giesbr. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 20, 43-47.
- Laprise, R., Dodson, J.J., 1994. Environmental variability as a factor controlling spatial patterns in distribution and species diversity of zooplankton in the St. Lawrence Estuary. *Marine Ecology Progress Series* 107, 67-81.
- Le Hir, P., Jacinto, R.S., Thouvenin, B., Guézennec, L., Bassoullet, P., Cugier, P., Leboulenger, F., Hocdé, R., Lesueur, P., Romaña, L.A., 2001. Courants, vagues et marées:(Les mouvements de l'eau). Ifremer ed. Editions Quae, 32 p.
- Le Hir, P.L., Ficht, A., Jacinto, R.S., Lesueur, P., Dupont, J.P., Lafite, R., Brenon, I., Thouvenin, B., Cugier, P., 2002. Fine sediment transport and accumulations at the mouth of the Seine estuary (France). *Estuaries and Coasts* 24, 950-963.
- Lee, C.E., 1999. Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis*. *Evolution* 53, 1423-1434.
- Lee, C.E., 2000. Global phylogeography of a cryptic copepod species complex and reproductive isolation between genetically proximate" populations". *Evolution* 54, 2014-2027.
- Lee, C.E., Remfert, J.L., Gelembuik, G.W., 2003. Evolution of physiological tolerance and performance during freshwater invasions. *Integrative & Comparative Biology.* 43, 439-449.
- Lesourd, S., 2000. Processus d'envasement d'un estuaire macrotidal: zoom temporel du siècle à l'heure; application à l'estuaire de la Seine. University of Caen, 280 p.

- 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 and Coasts* 24, 940-949.
- 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.
- Lesueur, P., 1992. Les vasières de la plate-forme Ouest-Gironde (France): modèle faciologique et archive sédimentaire des flux côtiers. Université de Bordeaux, France, p. 197p.
- Lesueur, P., Lesourd, S., 1999. Sables, chenaux, vasières: Dynamique des sédiments et évolution morphologique, Ifremer ed. Editions Quae, 32 p.
- 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.
- Lindley, J.A., 1986. Dormant eggs of calanoid copepods in sea-bed sediments of the English Channel and southern North Sea. *Journal of Plankton Research* 8, 399-400.
- Lindley, J.A., 1990. Distribution of overwintering calanoid copepod eggs in sea-bed sediments around southern Britain. *Marine Biology* 104, 209-217.
- Lindley, J.A., Donkin, P., Evans, S.V., George, C.L., Uil, K.F., 1999. Effects of two organochlorine compounds on hatching and viability of calanoid copepod eggs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 242, 59-74.
- Lindley, J.A., George, C.L., Evans, S.V., Donkin, P., 1998. Viability of calanoid copepod eggs from intertidal sediments: a comparison of three estuaries. *Marine Ecology Progress Series* 162, 183-190.
- Mackin, J.E., Aller, R.C., 1984. Ammonium adsorption in marine sediments. *Limnology and Oceanography* 29, 250-257.
- Madhupratap, M., Nehring, S., Lenz, J., 1996. Resting eggs of zooplankton (Copepoda and Cladocera) from the Kiel Bay and adjacent waters (southwestern Baltic). *Marine Biology* 125, 77-87.
- Manheim, F.T., Dwight, L., Belostock, R.A., 1974. Porosity, density, grain density, and related physical properties of sediments from the Red Sea drill cores. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project XXIII* 42, 887-907.

- Mansingh, A., 1971. Physiological classification of dormancies in insects. *The Canadian Entomologist* 103, 983-1009.
- Mantoura, R.F.C., Martin, J.-M., Wollast, R., 1991. Ocean margin processes in global change. Wiley-Interscience, New York. 469 p.
- Marcus, N.H., 1980. Photoperiodic control of diapause in the marine calanoid copepod *Labidocera aestiva*. *Biol Bull* 159, 311-318.
- Marcus, N.H., 1982. The reversibility of subitaneous and diapause egg production by individual females of *Labidocera aestiva* (Copepoda: Calanoida). *Biological Bulletin* 162, 39-44.
- Marcus, N.H., 1986. Population dynamics of marine copepods: the importance of photoperiodism. *Integrative and Comparative Biology* 26, 469-477.
- Marcus, N.H., 1989. Abundance in Bottom Sediments and Hatching Requirements of Eggs of *Centropages hamatus* (Copepoda, Calanoida) from the Alligator-Harbor Region, Florida. *Biological Bulletin* 176, 142-146.
- Marcus, N.H., 1991. Planktonic copepods in a sub-tropical estuary: seasonal patterns in the abundance of adults, copepodites, nauplii, and eggs in the sea bed. *Biological Bulletin* 181, 269-274.
- Marcus, N.H., 1995. Seasonal study of planktonic copepods and their benthic resting eggs in northern California coastal waters. *Marine Biology* 123, 459-465.
- Marcus, N.H., 1996. Ecological and evolutionary significance of resting eggs in marine copepods: past, present, and future studies. *Hydrobiologia* 320, 141-152.
- Marcus, N.H., Fuller, C.M., 1986. Subitaneous and diapause eggs of *Labidocera aestiva* Wheeler (Copepoda : Calanoida): differences in fall velocity and density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 99, 247-256.
- Marcus, N.H., Fuller, C.M., 1989. Distribution and abundance of eggs of *Labidocera aestiva* (Copepoda : Calanoida) in the bottom sediments of Buzzards Bay, Massachusetts, USA. *Marine Biology* 100, 319-326.
- Marcus, N.H., Lutz, R., Burnett, W., Cable, P., 1994. Age, viability, and vertical distribution of zooplankton resting eggs from an anoxic basin: evidence of an egg bank. *Limnology and Oceanography* 39, 154-158.
- Marcus, N.H., Lutz, R.V., Chanton, J.P., 1997. Impact of anoxia and sulfide on the viability of eggs of three planktonic copepods. *Marine Ecology Progress Series* 146, 291-295.

- Marcus, N.H., Schmidt-Gengenbach, J., 1986. Recruitment of individuals into the plankton: the importance of bioturbation. *Limnology and Oceanography* 31, 206-210.
- Marcus, N.H., Taulbee, K., 1992. Potential effects of a resuspension event on the vertical distribution of copepod eggs in the sea bed: a laboratory simulation. *Marine Biology* 114, 249-251.
- Marinone, M.C., Zagarese, H.E., 1991. A field and laboratory study on factors affecting polymorphism in the rotifer *Keratella tropica*. *Oecologia* 86, 372-377.
- Marshall, S.M., 1949. On the biology of the small copepods in Loch Striven. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 28, 45-113.
- Marshall, S.M., Orr, A.P., 1955. The biology of a marine copepod, *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Oliver & Boyd Edinburgh & London, 188 p.
- Marshall, S.M., Orr, A.P., 1972. *The Biology of a Marine Copepod*, Springer-Verlag, Berlin, 195 p.
- Masero, R., Villate, F., 2004. Composition, vertical distribution and age of zooplankton benthic eggs in the sediments of two contrasting estuaries of the Bay of Biscay. *Hydrobiologia* 518, 201-212.
- Mauchline, J., 1998. The biology of calanoid Copepods. In : Blaxter, J.H.S., Southward, A.J., Tyler, P.A. (Eds), Academic Press, London, 710 p.
- Maycas, E.R., Bourdillon, A., Macquart-Moulin, C., Passelaigue, F., Patrity, G., 1999. Diel variations of the bathymetric distribution of zooplankton groups and biomass in Cap-Ferret Canyon, France. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 46, 2081-2099.
- McSorley, R., 2003. Adaptations of nematodes to environmental extremes. *Florida Entomologist* 86, 138-142.
- Miramand, P., Guyot, T., Rybarczyk, H., Elkaim, B., Mouny, P., Dauvin, J.C., Bessineton, C., 2001. Contamination of the biological compartment in the Seine estuary by Cd, Cu, Pb, and Zn. *Estuaries and Coasts* 24, 1056-1065.
- Morgan, C.A., Cordell, J.R., Simenstad, C.A., 1997. Sink or swim? Copepod population maintenance in the Columbia River estuarine turbidity-maxima region. *Marine Biology* 129, 309-317.

- Mouny, P., 1998. Structure spatio-temporelle du zooplancton et du suprabenthos de l'estuaire de la Seine. Dynamique et rôle des principales espèces dans la chaîne trophique pélagique, Museum National d'histoire naturelle- Laboratoire de biologie des invertébrés marins et malacologie, 229 p.
- Mouny, P., Dauvin, J.-C., 2002. Environmental control of mesozooplankton community structure in the Seine estuary (English Channel). *Oceanologica Acta* 25, 13-22.
- Mouny, P., Dauvin, J.C., 1995. Les communautés mésozooplantonique et hyperbenthique de l'estuaire de la Seine. Rapport du programme scientifique Seine Aval, FIN-IV, thème édifices biologiques, 47-75 pp.
- Mouny, P., Dauvin, J.C., Bessineton, C., Elkaim, B., Simon, S., 1998. Biological components from the Seine estuary : first results. *Hydrobiologia* 373, 333-347.
- Naess, T., 1991. Marine calanoid resting eggs in Norway : abundance and distribution of two copepod species in the sediment of an enclosed marine basin. *Marine Biology* 110, 261-266.
- Onbe, T., 1978. Sugar flotation method for sorting the resting eggs of marine cladocerans and copepods from sea-bottom sediment. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 44, 1411-1411.
- Onbe, T., 1991. Some aspects of the biology of resting eggs of marine cladocerans, in: Wenner, A., Kuris, A. (Eds.), *Crustacean egg production*. A. A. Balkema, 41-55 pp.
- Onoue, Y., Toda, T., Ban, S., 2004. Morphological features and hatching patterns of eggs in *Acartia steueri* (Crustacea, Copepoda) from Sagami Bay, Japan. *Hydrobiologia* 511, 17-25.
- Ouddane, B., Quillet, L., Clarisse, O., Billon, G., Fischer, J.C., Petit, F., 2009. Biogeochemistry of metals in sediments: development of microscale analytical tools and use of indicators of biological activities, in: Amiard-Triquet, C., Rainbow, P.S. (Eds.), *Environmental assessment of estuarine ecosystems: a case study*, 83-105 pp.
- Pati, A.C., Belmonte, G., Ceccherelli, V.U., Boero, F., 1999. The inactive temporary component: an unexplored fraction of meiobenthos. *Marine Biology* 134, 419-427.
- Peitsch, A., Köpcke, B., Bernat, N., 2000. Long-term investigation of the distribution of *Eurytemora affinis* (Calanoida; Copepoda) in the Elbe estuary. *Limnologica* 30, 175-182.

- Perillo, G.M.E., 1995. Definitions and geomorphologic classifications of estuaries. In: G.M.E. Perillo (Ed.). *Geomorphology and sedimentology of estuaries* (17-47 pp.). *Developments in Sedimentology*, 53. Amsterdam: Elsevier.
- Peterson, W.T., Kimmerer, W.J., 1994. Processes controlling recruitment of the marine calanoid copepod *Temora longicornis* in Long Island Sound: egg production, egg mortality, and cohort survival rates. *Limnology and Oceanography* 39, 1594-1605.
- PNUE, 1991. *Sauver la planète, stratégie pour l'Avenir de la Vie*. UICN,PNUE, WWF, 250 p.
- Ramond, J.-B., Berthe, T., Lafite, R., Deloffre, J., Ouddane, B., Petit, F., 2008. Relationships between hydrosedimentary processes and occurrence of mercury-resistant bacteria (merA) in estuary mudflats (Seine, France). *Marine Pollution Bulletin* 56, 1168-1176.
- Revsbech, N.P., 1989. An oxygen microsensor with a guard cathode. *Limnology and Oceanography* 34, 474-478.
- Revsbech, N.P., Sorensen, J., Blackburn, T.H., Lomholt, J.P., 1980. Distribution of oxygen in marine sediments measured with microelectrodes. *Limnology and Oceanography* 25, 403-411.
- Roman, M.R., Holliday, D.V., Sanford, L.P., 2001. Temporal and spatial patterns of zooplankton in the Chesapeake Bay turbidity maximum. *Marine Ecology Progress Series* 213, 215-227.
- Rubino, F., Belmonte, G., Miglietta, A.M., Geraci, S., Boero, F., 2000. Resting Stages of Plankton in Recent North Adriatic Sediments. *Marine Ecology* 21, 263-284.
- Santella, L., Ianora, A., 1990. Subitaneous and diapause eggs in Mediterranean populations of *Pontella mediterranea* (Copepoda: Calanoida): A morphological study. *Marine Biology* 105, 83-90.
- Santer, B., 1998. Life cycle strategies of free-living copepods in fresh waters. *Journal of Marine Systems* 15, 327-336.
- Sazhina, L.I., 1968. O zimuyushchikh yaitsakh morskikh Calanoida (On hibernation of eggs of marine Calanoida.). *Zoologicheskii Zhurnal* 47, 1554-1556.
- Schlacher, T.A., Wooldridge, T.H., 1995. Small-scale distribution and variability of demersal zooplankton in a shallow, temperate estuary: tidal and depth effects on species-specific heterogeneity. *Cahiers de biologie marine* 36, 211-227.

- Siokou-Frangou, I., Zervoudaki, S., Kambouroglou, V., Belmonte, G., 2005. Distribution of mesozooplankton resting eggs in seabottom sediments of Thermaikos gulf (NW Aegean Sea, Greece) and possible effects of sediment resuspension. *Continental Shelf Research Impact of Natural and Trawling Events on Resuspension, dispersion and fate of Pollutants (INTERPOL)* 25, 2597-2608.
- Ślusarczyk, M., 1995. Predator-induced diapause in *Daphnia*. *Ecology* 76, 1008-1013.
- Ślusarczyk, M., 1999. Predator-induced diapause in *Daphnia magna* may require two chemical cues. *Oecologia* 119, 159-165.
- Snell, T.W., Burke, B.E., Messur, S.D., 1983. Size and distribution of resting eggs in a natural population of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Gulf research reports* 7, 285-287.
- Soltanpour-Gargari, A., Wellershaus, S., 1984. *Eurytemora affinis*—the estuarine plankton copepod in the Weser. *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven* 20, 103–117.
- Souissi, A., 2010. Etude de la plasticité et de la morphologie d'un copépode estuarien : comparaison intercontinentale. Université de Lille 1, France, 233 p.
- Storey, K.B., Storey, J.M., 1990. Metabolic rate depression and biochemical adaptation in anaerobiosis, hibernation and estivation. *Quarterly Review of Biology* 65, 145-174.
- Stross, R.G., Hill, J.C., 1965. Diapause induction in *Daphnia* requires two stimuli. *Science (New York, NY)* 150, 1462-1464.
- Suderman, B.L., Marcus, N.H., 2002. The effects of Orimulsion and Fuel Oil #6 on the hatching success of copepod resting eggs in the seabed of Tampa Bay, Florida. *Environmental Pollution* 120, 787-795.
- Tackx, M.L.M., Herman, P.J.M., Gasparini, S., Irigoien, X., Billiones, R., Daro, M.H., 2003. Selective feeding of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in temperate estuaries: model and field observations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56 (2), 305-311.
- Tauber, M.J., Tauber, C.A., Masaki, S., 1986. *Seasonal adaptations of insects*. Oxford University Press, USA.
- Tester, P.A., Turner, J.T., 1991. Why is *Acartia tonsa* restricted to estuarine habitats? In : Uye, S., Nishida, S., Ho, J.S. (Eds.), 4th International Conference on Copepoda. *Bulletin of Plankton Society of Japan*, Hiroshima, pp. 603-611.
- Tipper, D.J., Gauthier, J.J., 1972. Structure of the bacterial endospore. *Spores* 5, 3-13.

- Tronczynski, J., Munsch, C., Moisan, K., Vincent, F., Thouvenin, B., Ficht, A., 1999. Les contaminants organiques qui laissent des traces : sources, transport et devenir, in: IFREMER (Ed.). Programme Scientifique Seine Aval, Plouzané, France, 39p.
- Uriarte, I., Villate, F., 2006. First evidences of *Acartia bifilosa* resting eggs in sediments of the Urdaibai estuary (Bay of Biscay): abundance and hatching success. *Scientia Marina* 70, 565-572.
- Uye, S., 1982. Population dynamics and production of *Acartia clausi* Giesbrecht (Copepoda: Calanoida) in inlet waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 57, 55-83.
- Uye, S., 1985. Resting egg production as a life history strategy of marine planktonic copepods. *Bulletin of Marine Science* 37, 440-449.
- Uye, S., Fleminger, A., 1976. Effects of various environmental factors on egg development of several species of *Acartia* in southern California. *Marine Biology* 38, 253-262.
- Uye, S., Yoshiya, M., Ueda, K., Kasahara, S., 1984. The effect of organic sea-bottom pollution on survivability of resting eggs of neritic calanoids. *Crustaceana. Supplement* 7, 390-403.
- Uye, S.I., 1981. Fecundity studies of neritic calanoid copepods *Acartia clausi* Giesbrecht and *A. steueri* Smirnov: a simple empirical model of daily egg production. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 50, 255-271.
- Viitasalo, M., 1992. Calanoid resting eggs in the Baltic Sea: implications for the population dynamics of *Acartia bifilosa* (Copepoda). *Marine Biology* 114, 397-405.
- Viitasalo, M., Katajisto, T., 1994. Mesozooplankton resting eggs in the Baltic Sea: identification and vertical distribution in laminated and mixed sediments. *Marine Biology* 120, 455-466.
- Vuorinen, I., 1987. Vertical migration of *Eurytemora* (Crustacea, Copepoda): a compromise between the risks of predation and decreased fecundity. *Journal of Plankton Research* 9, 1037-1046.
- Walton, W.E., 1985. Factors regulating the reproductive phenology of *Onychodiptomus birgei* (Copepoda:Calanoida). *Limnology and Oceanography* 30, 167-169.
- Wang, Z., Dauvin, J.C., Thiébaud, E., 1994. Preliminary data on the near-bottom meso-and macrozooplanktonic fauna from the eastern Bay of Seine: faunistic composition, vertical distribution and density variation. *Cahiers de biologie marine* 35, 157-176.

- Watson, N.H.F., Smallman, B.N., 1971. The role of photoperiod and temperature in the induction and termination of an arrested development in two species of freshwater cyclopia copepods. *Canadian Journal of Zoology* 49, 855-862.
- Williams-Howze, J., 1997. Dormancy in the free-living copepod orders Cyclopoida, Calanoida, and Harpacticoida. *Oceanography and Marine Biology* 35, 257-32.

Annexes

Tableau 1 : Coordonnées géographiques des stations échantillonnées en zone intertidale.

Station	Date d'échantillonnage	Localisation		
		Lieu	Latitude	Longitude
Crème de Vase	19/03/08	Quais de Seine	49°25,695 N	0°15,170 E
R1	19/03/08	Epi de la Roque	49°27,129 N	0°25,286 E
R2	19/03/08	Epi de la Roque	49°27,103 N	0°25,282 E
R3	20/03/08	Pont de Normandie	49°26,584 N	0°16,288 E
R4	20/03/08	Vieux-Port	49°25,857 N	0°36,303 E
VAJ1 et 2	29/07/09	Vasière Nord	49°26,812 N	0°14,631 E

Tableau 2 : Coordonnées géographiques des stations échantillonnées au cours de la mise en place de la stratégie d'échantillonnage pour le suivi annuel en zone subtidale. Les coordonnées en gras correspondent aux 5 stations choisies pour le suivi annuel (cf. Tableau 3).

Station	Date d'échantillonnage	Localisation	
		Latitude	Longitude
C1	18/06/2008	49°26,031 N	0°14,822 E
C2	18/06/2008	49°25,955 N	0°11,774 E
S1	18/06/2008	49°25,823 N	0°16,450 E
S2	18/06/2008	49°26,738 N	0°23,627 E
S3	19/06/2008	49°28,342 N	0°27,796 E
1	08/07/2008	49°28,445 N	0°31,681 E
2	08/07/2008	49°28,915 N	0°31,198 E
3	08/07/2008	49°29,063 N	0°29,454 E
4	08/07/2008	49°28,557 N	0°28,354 E
5	08/07/2008	49°28,266 N	0°27,852 E
6	08/07/2008	49°27,825 N	0°26,576 E
7	08/07/2008	49°27,183 N	0°25,205 E
8	08/07/2008	49°26,680 N	0°23,500 E
9	08/07/2008	49°26,403 N	0°21,398 E
10	08/07/2008	49°26,213 N	0°19,875 E
11	08/07/2008	49°26,093 N	0°18,152 E
12	08/07/2008	49°26,026 N	0°16,790 E
13	08/07/2008	49°25,902 N	0°15,318 E
14	08/07/2008	49°25,876 N	0°13,586 E
15	08/07/2008	49°25,953 N	0°11,936 E
16	08/07/2008	49°25,980 N	0°10,523 E
17	08/07/2008	49°26,030 N	0°09,130 E
18	08/07/2008	49°26,120 N	0°07,770 E
19	08/07/2008	49°26,164 N	0°06,695 E
20	08/07/2008	49°26,047 N	0°17,093 E
21	08/07/2008	49°28,247 N	0°27,870 E
22	08/07/2008	49°28,283 N	0°27,932 E
23	08/07/2008	49°28,257 N	0°27,865 E
24	08/07/2008	49°28,255 N	0°27,861 E

Tableau 3 : Coordonnées géographiques des stations échantillonnées au cours du suivi annuel 2008-2009 en zone subtidale.

Station	Date d'échantillonnage	Localisation	
		Latitude	Longitude
A	08/07/2008; 22/09/2008; 05/11/2008; 25/02/2009; 29/04/2009; 27/06/2009	49°26,213 N	0°19,875 E
B	08/07/2008; 22/09/2008; 05/11/2008; 25/02/2009; 29/04/2009; 27/06/2009	49°26,093 N	0°18,152 E
C	08/07/2008; 22/09/2008; 05/11/2008; 25/02/2009; 29/04/2009; 27/06/2009	49°26,026 N	0°16,790 E
D	08/07/2008; 22/09/2008; 05/11/2008; 25/02/2009; 29/04/2009; 27/06/2009	49°26,047 N	0°17,093 E
E	09/07/2008; 22/09/2008; 05/11/2008; 26/02/2009; 29/04/2009; 27/06/2009	49°28,247 N	0°27,870 E

Tableau 4 : Coordonnées géographiques des stations échantillonnées à l'embouchure de l'estuaire de la Seine.

Station	Date d'échantillonnage	Localisation	
		Latitude	Longitude
106	23/04/2009	49°26,491 N	0°01,521 E
116	23/04/2009	49°27,018 N	0°00,991 E
131	23/04/2009	49°28,010 N	0°00,013 E
165	24/04/2009	49°27,001 N	0°03,001 E
221	25/04/2009	49°28,511 N	0°00,230 W
231	25/04/2009	49°29,005 N	0°04,463 E
238	25/04/2009	49°29,517 N	0°02,016 E



Calanoid copepod resting egg abundance and hatching success in the sediment of the Seine estuary (France)

Olivier Glippa^{a,b,d}, Sami Souissi^{a,b,d,*}, Lionel Denis^{a,b,d}, Sandric Lesourd^{a,c,d}

^a Univ Lille Nord de France, 59000 Lille, France

^b USTL, LOG, 62930 Wimereux, France

^c ULCO, LOG, 62930 Wimereux, France

^d CNRS, UMR 8187, 62930 Wimereux, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 14 July 2010

Accepted 29 December 2010

Available online 6 January 2011

Keywords:

resting eggs
copepod
Seine estuary
abundance
hatching success
sediments

ABSTRACT

Benthic, viable resting eggs of calanoid copepods were found for the first time in the Seine estuary (France) during July 2008. Vertical distribution of the resting eggs in the sediment was determined up to 10 cm depth. Hatching success of the eggs extracted from different 1-cm thick sediment layers was experimentally tested immediately after extraction and after a long refractory phase (i.e. 11 months) of storage at low temperature (4–5 °C). The hatching success of resting eggs obtained immediately after sediment incubation was lower (0.72%) than the value observed after 11 months (4.50%) with an overall hatching success of 2.37%. The marine, calanoid copepod *Temora longicornis* was the primary species to hatch from the eggs; however, the estuarine calanoid copepod *Eurytemora affinis* also hatched from resting eggs. The mean abundance of eggs found in sediment (1.42×10^6 eggs m^{-2}) was comparable to that reported for other marine and estuarine calanoid copepods. The Seine estuary sediment had a high variability of egg abundance (between 0.14 and 8.10×10^7 eggs m^{-3}) suggesting that the hydrodynamics of this macrotidal estuary are likely responsible for this variability. Significant sediment resuspension occurs in the Seine estuary during flood periods and spring tides leading to resting eggs to contribute along the year to the nauplii recruitment of calanoid copepods. On average, around 400,000 nauplii m^{-3} month⁻¹ of the main calanoid copepods can emerge from the surface layer sediment in the Seine estuary, suggesting that resting eggs could play an important role in the population dynamics of key calanoid copepods in the Seine estuary.

© 2011 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Estuaries are transition zones between two body water masses with different physicochemical characteristics. Particularly, the freshwater and seawater mixing zone generates horizontal and vertical gradient of salinity and turbidity. One of the main phenomena generated by the interaction of the dynamics of the river flow and of the tide, especially in macrotidal estuaries, is the formation of a turbidity maximum (TM) zone (zones with high concentration of silts and clay) (Dyer, 1986). This process plays a major role in the ecology of estuaries as has been shown in north European estuaries such as Gironde, Seine, Loire and Scheldt (Mouny and Dauvin, 1995). Concerning their ecological role, estuaries are temporarily or permanently the habitat for many species that use these environments either for feeding and/or reproduction. Species of pelagic estuarine ecosystem have developed different strategies to migrate or

remain in this environment by tidal and nycthemeral migration (Vuorinen, 1987; Morgan et al., 1997) or/and by producing resting eggs (Cáceres, 1997).

Copepods have developed physiological and behavioral strategies to maintain their populations in estuaries (Ishikawa et al., 1999; Devreker et al., 2004, 2008). Adaptation to a fluctuating environment represents an evolutionary strategy that has been adopted by a low number of species. It is difficult for these species to maintain genetic variation in a fluctuating environment, thus the rate of evolutionary change tends to be slower (Hairston and De Stasio, 1988). One of the key adaptations to a highly variable environment is to enter a period of dormancy (Hairston and Munns, 1984). A subadult stage may be concerned with dormancy, such as the overwinter, C5 stage of *Calanus finmarchicus* (Marshall and Orr, 1972) or the production of resting eggs. This term “resting eggs” refers to different types of dormancy: quiescence and diapause (Grice and Marcus, 1981). Quiescent eggs are subitaneous eggs (ready-to-hatch) that have become dormant under adverse conditions. Hatching will take place as soon as conditions are again optimal. On the other hand, diapause eggs are produced by females

* Corresponding author. Université Lille 1 – Sciences et Technologies, UMR 8187 LOG, Station Marine de Wimereux, 28 av. Foch, F-62930 Wimereux, France.

E-mail address: Sami.Souissi@univ-lille1.fr (S. Souissi).

in prevision of adverse conditions, and include a refractory phase (period of chilling or warming (Chen and Marcus, 1997)), without which hatching cannot occur, even if environmental conditions are again optimal. Benthic resting eggs or cysts have been recorded for a wide number of taxa (i.e., copepods (Marcus, 1996), cladocerans (Onbe, 1991) and rotifers (Snell et al., 1983)). High calanoid copepod resting egg densities have been reported in marine sediments, with values ranging from 10^4 and 10^7 eggs m^{-2} (Lindley, 1990; Belmonte et al., 1995; Marcus, 1995; Madhupratap et al., 1996; Katajisto et al., 1998; Uriarte and Villate, 2006). Sediments of coastal, confined area contain generally richer resting eggs densities than in open areas (Lindley, 1990; Belmonte et al., 1995). Such densities thus form an ‘egg bank’ (analogous to the seed banks of plants) and therefore as a potentially important source of recruitment in planktonic organisms (De Stasio, 1989; Marcus et al., 1994).

In the Seine estuary, the mesozooplankton community is structured along the salinity gradient. We can characterize three distinct zones: (1) A polyhaline zone (salinity >18) where the marine calanoid copepods *Temora longicornis*, *Acartia* spp. and *Centropages hamatus* are typically found (Mouny et al., 1998); (2) A mesohaline zone ($5 < \text{salinity} < 18$), dominated by the copepod *Eurytemora affinis* and *Acartia* spp. during summer, and with the presence of the marine copepods of genus *Temora* and *Centropages*; (3) an oligohaline zone (salinity < 5) also dominated by *E. affinis*, reaching densities of 700,000 ind. m^{-3} during spring (Devreker et al., 2008). The limits between these zones (polyhaline/mesohaline/oligohaline) are highly mobile in space during a tidal cycle and also depend on the Seine river discharge value. The Seine estuary is known to be one of the world’s macrotidal systems that is most contaminated with heavy metals (e.g., Cd, Hg), polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs), and polychlorinated biphenyls (PCBs) (Fernandes et al., 1997; Motelay-Massei et al., 2002; Minier et al., 2006; Cailleaud et al., 2007a; Ramond et al., 2008). In addition, this macrotidal estuary features strong hydrodynamic forcing resulting in variable gradients of physicochemical properties and complex sediment dynamics (Lesourd et al., 2001; Le Hir et al., 2002). Despite the high pollution and the strong hydrodynamics, few copepod populations dominated by the calanoids *Eurytemora affinis* and the *Acartia* spp., can reach high densities in this estuary (Devreker et al., 2008, 2010). The copepod *E. affinis* is present the whole year whereas *Acartia* spp. emerged during the warm season. Because these species are known to produce resting eggs in other coastal ecosystems (Lindley, 1990; Madhupratap et al., 1996; Katajisto et al., 1998; Albertsson and Leonardsson, 2000; Uriarte and Villate, 2006) we aimed in this study to understand the possible contribution of resting eggs in the Seine estuary sediment in the population dynamics of these copepods. In order to attain this ultimate objective a multidisciplinary approach is needed and an adequate protocol for sampling superficial layer of sediment, extraction of resting eggs is needed. This paper is a part of multidisciplinary research program targeting the key estuarine copepods in the Seine estuary. After studying the population dynamics of *E. affinis* at different scales (Devreker et al., 2008, 2010) as well as the effect of organic pollution (Cailleaud et al., 2007a,b; 2009) we focused on the possible role of resting eggs in the sediment. We especially tried to answer in this paper the following specific questions:

Are there any viable resting eggs of calanoid copepods in the highly dynamic superficial sediment layer in the macrotidal estuarine system?

What is the abundance and hatching success of benthic resting eggs in the sediments of the turbidity maximum zone of the Seine Estuary?

Finally, do they can play a role in the population dynamics of the key calanoid copepods in the Seine estuary?

2. Material and methods

2.1. Site description

This study was conducted in the Seine estuary (Fig. 1), which is the largest macrotidal estuary in the English Channel, covering about 150 km^2 at high tide. The average tidal range at the mouth is about 8.5 m during spring tides and 4.0 m during neap tides. The mean annual flow rate measured at the Poses dam varies seasonally, from $100 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ during low-water summer periods to over $2220 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ during winter floods (Amiard-Triquet and Rainbow, 2009). The Seine estuary has a pronounced turbidity maximum (TM) zone, generally located between Tancarville and Honfleur (Fig. 1), with suspended matter concentrations ranging from 1 to 10 g l^{-1} . The TM experiences high particle settlement rates at the water–sediment interface, especially at high tide (Aminot et al., 1997). The average flow rate was $532 \pm 259 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ from July 2007–July 2008. We sampled five stations (named A to E, see Fig. 1) in the TM zone on 8 July 2008 during a multidisciplinary cruise ZOOTRANZ on the coastal oceanographic research vessel *Côte d’Aquitaine*. Sediments of stations A, B, C and D are successively covered by waters of salinity >18 (at high tide), $5 < \text{salinity} < 18$ (flood and ebb) and salinity < 5 (at low tide), whereas at station E, the salinity of water mass varies between 0 and 18.

2.2. Sampling

All samples were collected on 08 July 2008 at low tide to avoid sediment resuspension. The water temperature was about $18.9 \pm 0.8 \text{ }^\circ\text{C}$. At each station, we collected several Reineck box cores ($1/58 \text{ m}^2$ area). Box cores showing any sign of disturbance of the water–sediment interface after retrieval were discarded and non-disturbed cores were sub-sampled to produce 4 sub-cores of different diameters for further studies. The first sub-core was used for description of the sediment. It typically had an inner diameter of 8 cm and a length between 10.5 and 23.5 cm, depending on the thickness of the sediments. The second core was collected to make vertical profiles of oxygen and had an inner diameter of 6 cm. The vertical distribution and abundance of resting eggs, as well as hatching success determinations were performed on the two remaining cores (inner diameter: 3.5 cm). The third core was tested for hatching success of resting eggs immediately after the cruise and the fourth core after a sufficient refractory phase of 11 months storage at low temperature ($4\text{--}5 \text{ }^\circ\text{C}$). This time period was chosen to verify if differences of abundances and hatching existed, compared with a shorter incubation period. The low temperature

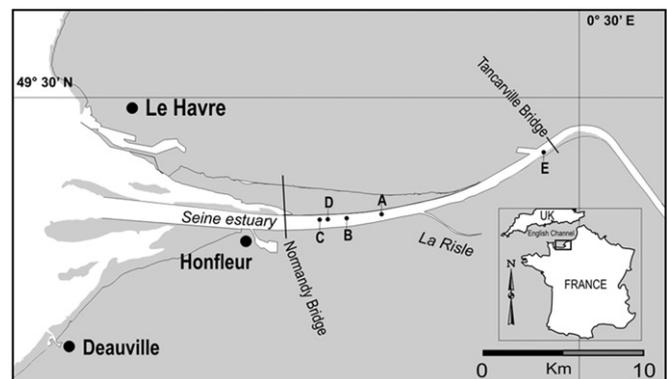


Fig. 1. Location of the Seine Estuary with a map indicating the position of five stations named A to E.

(4–5 °C) was chosen to allow diapause eggs to complete their refractory period, and then, to hatch (Katajisto, 2006).

2.2.1. Sediment description

The first sub-core from each station was photographed and sediment characteristics were described. The relative age of these sediments was determined based on the nature of the sediment (e.g. texture, structure, degree of compaction) according earlier studies conducted in the same zone (Lesourd et al., 2003; Lesueur et al., 2003). A typical sediment sub-core is shown at the top of Fig. 2. The first layer consists of recent deposits (Fig. 2, layer I) that are a few hours to a week old. The second layer (Fig. 2, layer II) consists of sub-recent deposits, a layer of strengthened mud interlaced with coarser sediment (silt or sand/mud) and is approximately 1–3 months old. Finally the third layer (Fig. 2, layer III, station E only) is compact, dark colored mud and is several months to several years old. Sediment grain size between 0.375 and 2000 μm was measured using a laser sizer Coulter LS 230. The sediment particles were separated into different size classes: >200 μm ; fine sand (50–200 μm); silt (20–50 μm); and silt + clay (<20 μm).

2.2.2. Oxygen microprofiles

Oxygen microprofiles were measured on board, immediately after sediment retrieval, using a miniaturized Clark-type oxygen microsensor OX100, with a built-in reference and an internal guard cathode (Revsbech, 1989; Unisense A/S, Aarhus, Denmark). The oxygen microsensor had an exterior tip diameter of 100 μm and a 95% response time of <2 s. Before and after each series of measurements, a two-point calibration was performed using the procedure described by Revsbech and Jørgensen (1986). Oxygen concentration was measured on sub-core 2 with a vertical resolution of 100 μm from about 1 to 2 mm above the water–sediment interface and down to a depth of 3–6 mm in the sediment. Oxygen partial pressures were converted to concentrations as a function of salinity and temperature measured in the surrounding water (García and Gordon, 1992). Four to eight profiles were performed for each station.

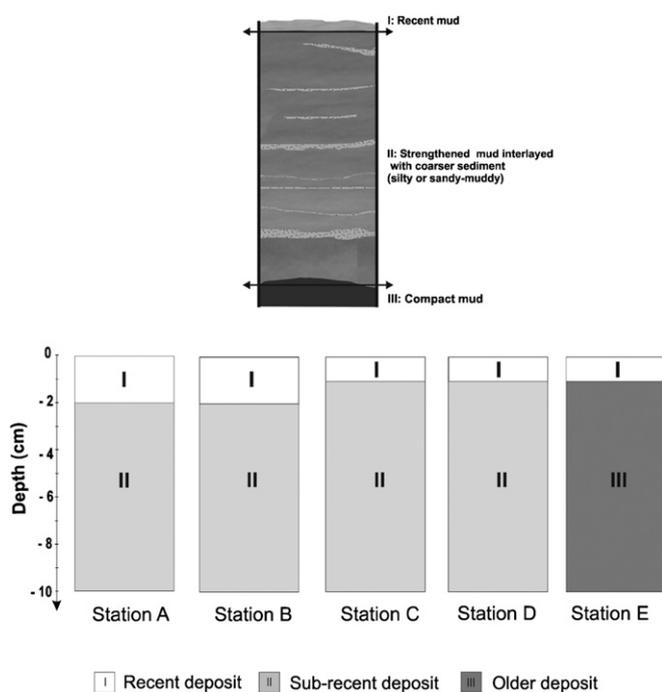


Fig. 2. Representation of the different types of sediments (I: recent deposit, II: sub-recent deposit, III: older deposit) for the 5 stations (A, B, C, D & E) of the Seine Estuary. Interpretation after description and photography.

2.2.3. Extraction of eggs from the sediment

The upper 10 cm was sliced every cm from sub-core 3 and 3 replicate sub-samples were made (1.43 cm^3 for each sub-sample). Sub-core 4 was stored at low temperature (4–5 °C) for a refractory phase of 11 months. Then, the upper 10 cm was sliced every cm, and each layer was analyzed (9.62 cm^3). Abundance of resting eggs was calculated as the ratio between the raw abundance of eggs and the volume of the sub-sample. In this paper, results of abundance were expressed per cubic meter either per square meter. Abundance per cubic meter was mainly used, because we relate the number of eggs to a volume of sediment, in order to explain the importance of this stock of eggs in the mechanisms of resuspension and therefore in the population dynamics of copepods. The abundance per square meter was also used to allow calculation of the mean abundance of a station, in order to compare this value with the literature. The total resting egg abundance was calculated as the ratio between the sum of resting eggs throughout the 10 first cm and the surface of the layer. Resting eggs were sorted from sediment samples, using the method of Onbé (1978). Samples were washed with diluted seawater (adjusted to the salinity 15) through a 200 μm mesh (to exclude cladoceran eggs), then through a 50 μm mesh (to exclude fine particles). The residue remaining on the sieve was transferred into centrifuges tubes with a saturated solution (1/1) of sucrose and distilled water and centrifuged at 5000 rpm for 6 min. The supernatant was rinsed on 50 μm sieve with diluted seawater (adjusted to the salinity 15). The crustacean eggs on the sieve were identified according to their shape and their size (as identified in our preliminary experimentations), quantified with a counting cell under stereoscopic microscopy and then transferred into a crystallizing dish (volume of 20 ml). However, the species determination was only possible after the incubation experiments and an examination in details of naupliar stages.

2.2.4. Hatching success

To determine hatching success, resting eggs were incubated at 16 °C, temperature corresponding to spring conditions when the maximum of hatching is suspected and at a salinity of 15. A photoperiod of 16:8 (Light:Dark) has been used. The diluted seawater (adjusted to the salinity 15) in the crystallizing dishes was changed every 2–3 days in order to maintain constant salinity. Nauplii emergence was determined every day for 2–3 weeks and observations ceased when no hatching was observed for several days. Then, the crystallizing dishes were transferred to 4–5 °C and incubated for 1 month. After this period, eggs were placed in the initial conditions (16 °C, 15 of salinity, photoperiod of 16 L:8 D), and hatching was checked again every day. After this second incubation, eggs which did not hatch were considered either non-viable or diapause eggs that have not found ideal conditions. Sub-core 4 was analyzed using the same protocol, however hatching success was only measured once at 16 °C, salinity of 15, and photoperiod of 16 L:8 D.

3. Results

3.1. Grain size distribution and oxygen profiles

The sediment composition of each layer was dominated by the silt and clay fraction (Fig. 3). The sediment composition of stations A, B, C and D was quite similar, regardless of layer, with an average of 45% silt and clay <20 μm , 35% of silt (20–50 μm) and 20% of fine sand (50–200 μm). All layers of station E were dominated by the silt and clay fraction (62%), then by the silt >20 μm (28%) and by fine sand (10%) (Fig. 3). In each profile, average oxygen concentration values were $8.35 \pm 0.69 \text{ mg l}^{-1}$ (depending on the stations) at the water–sediment interface, and decreased sharply until reaching

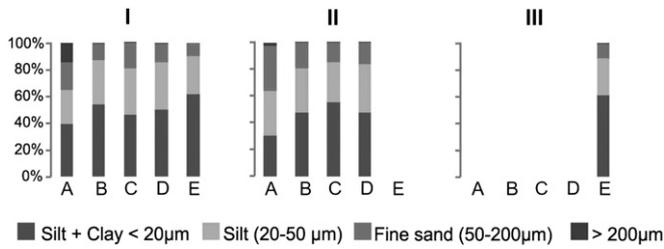


Fig. 3. Grain size distribution for each station and each layer (I: recent deposit, II: sub-recent deposit, III: older deposit).

0 mg l⁻¹ (Fig. 4). The maximum penetration depth of oxygen remained low at all stations, and varied between 2.1 and 3.8 mm during the cruise.

3.2. Egg abundances, distribution and hatching success

Calanoid egg abundance ranged between 0.14 and 8.10×10^7 eggs m⁻³ in the sediment of the station A, B, C, D and E (Fig. 5). The vertical variation in copepod resting egg abundance in the 10 first cm differed between sub-cores (Fig. 5). Peaks of abundance occur below 2 cm depth at stations B and C (Fig. 5). The abundance of resting eggs obtained from sediment stored 11 months at low temperature showed a decrease from the surface to the bottom, except at station D and E, where abundances remain almost constant (Fig. 5). The total resting egg abundance at stations A, B, C, D and E are presented in Table 1.

Hatching success observed immediately after extraction ranged between 0.18 and 3.95% for recent and sub-recent deposits and no hatching was observed for station E (Table 2). After exposure to 1 month at low temperature (4–5 °C), eggs extracted from sediment show an increase in hatching success, with values between 0.29 and 6.58% and again no hatching was observed for station E (Table 2). Hatching success increased further with longer storage at low temperatures, with values ranged between 2.49 and 20.20% and some hatching was observed for station E in the recently deposited

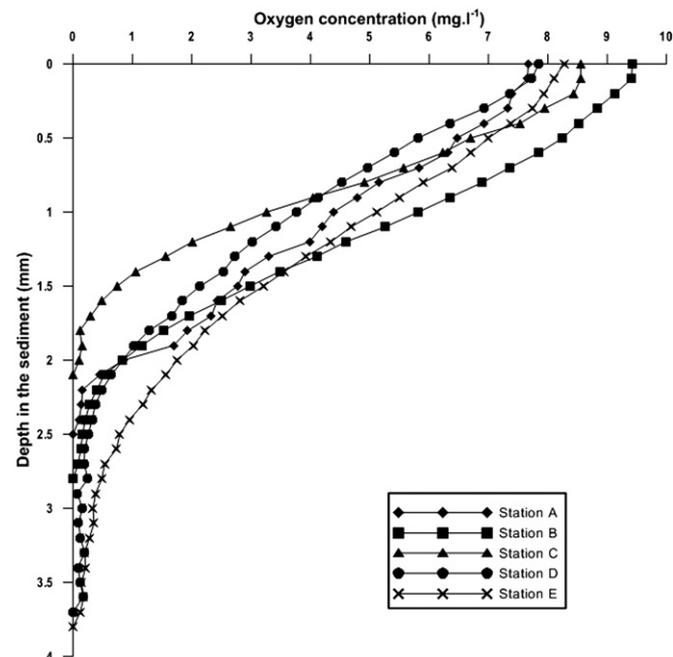


Fig. 4. Vertical profiles of mean oxygen concentration in the superficial sediments of stations A to E.

sediments (Table 2). The emergence of nauplii was higher in recent deposits than in older deposits.

4. Discussion

For the first time, a high abundance of calanoid copepod eggs in the top 10 cm of Seine estuary sediment was found, despite an oxygen penetration depth <4 mm in the sediments. The egg incubation experiments showed a low hatching success that increased with a longer incubation period at low temperature. Despite low average hatching success (2.3%), we estimated that at least, around 400,000 nauplii m⁻³ month⁻¹ of the main calanoid copepods can emerge from the sediment and more than 17 million eggs can stay in an 'egg bank' sediment in the same volume.

The average abundance ($1.42 \pm 0.87 \times 10^6$ eggs m⁻²) is comparable to that reported for marine and estuarine calanoid copepods (Table 3). Variability in resting egg abundance was observed between the cores. This variability may be explained by sediment heterogeneity that characterizes the Seine estuary (Lesourd, 2000). Greater variation between resting egg abundance calculated immediately after the July sampling cruise, and 11 months after sampling, was observed. While no clear trend can be identified from vertical profiles obtained immediately after collection (Fig. 5), there appears to be an important decrease between the upper sedimentary layers and deeper layers after eleven months of storage. Indeed, the abundance overall average is 2–8 times smaller depending on stations. However, this can be explained by the size of the sample chosen. During the extraction of eggs following the campaign from July, 3 samples of about 1.43 cm³ were performed for each layer, while for extraction that took place 11 months after the sampling cruise, eggs of the entire sedimentary layer (~9.62 cm³) have been extracted. The abundance would be better represented, although all the data have been standardized to abundances expressed as number of eggs per m³. This difference between the two calculated abundances can be also related to the improvement of the detection of true resting eggs compared with egg-like structure, after 11 months; by decomposition by microorganisms (Marcus and Fuller, 1986) or by prolonged exposure to low oxygen and ambient H₂S (Uye et al., 1984).

The various incubations carried out either immediately or after 1 month at low temperature, or after 11 months, were used to verify the nature of the eggs in sediments of the Seine estuary. Indeed benthic eggs may include either diapause or quiescent eggs. In this study, two calanoid copepods hatched: *Temora longicornis* and *Eurytemora affinis*. *T. longicornis* is considered as a free-spawner and eggs sink directly, whereas *E. affinis* is an egg-bearing copepod. Subitaneous eggs remain attached until hatching; diapause eggs are released within few days and then sink to the bottom. However, we have never found a complete egg sac in the sediment; this could be due to the degradation of the egg-sac membrane. Eggs may reach the sediment also following the predation on the ovigerous females, or after the death of females.

The lower total hatching success for these 2 species found at stations A, B, C, and D and the lack of hatching at the station E, immediately after extraction (Table 2) might be related to the nature of diapausing eggs that require completion of a refractory period lasting from weeks to several months (Mansingh, 1971; Grice and Marcus, 1981). The few observed hatching rates, immediately, could be due to the hatching of quiescent eggs or diapause eggs at the end of their refractory phase, who found optimal conditions for hatching. Incubation of eggs at low temperature for one month (Table 2) led to a slight increase in the hatching success for some stations (B, C and D). This short time cold period has probably allowed some eggs to complete their refractory phase, and then to hatch. However, one month period at low temperature may be too

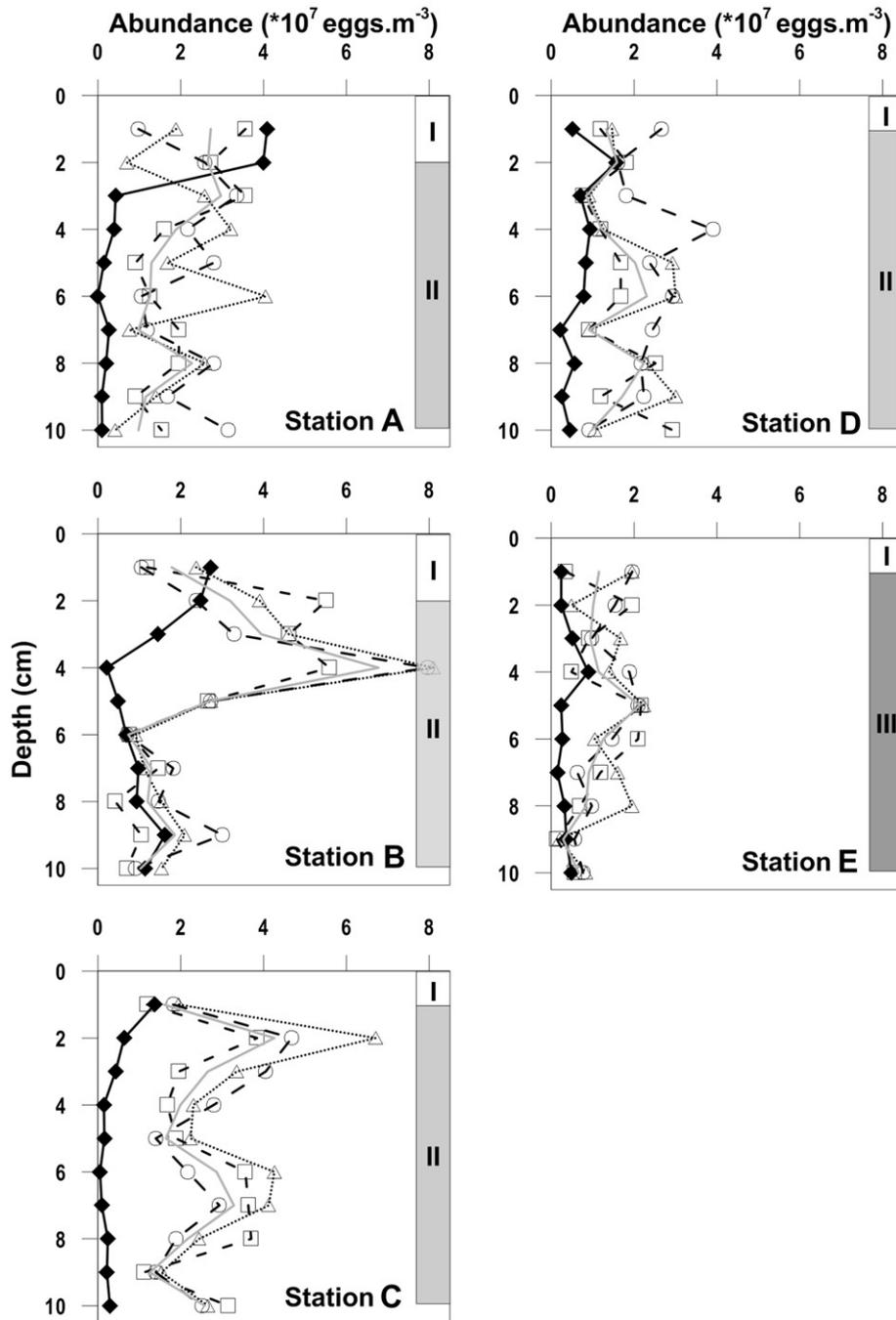


Fig. 5. Vertical profiles of copepod resting egg abundance in the first 10 cm of the sediment. Circles, triangles and squares denote three different replicates. Diamonds indicate abundance value for the cores stored at low temperature during 11 months. Gray lines indicate the median value for each layer. A representation of the different types of sediments was added for each station.

Table 1
Total resting egg abundance immediately after extraction and after 11 months of storage at cold temperatures. *n* = number of analyzed samples.

Station	<i>n</i>	Abundance (eggs m ⁻²) immediately	<i>n</i>	Abundance (eggs m ⁻²) after 11 months
A	30	2.03 × 10 ⁶	09	0.97 × 10 ⁶
B	30	2.61 × 10 ⁶	10	1.27 × 10 ⁶
C	29	2.76 × 10 ⁶	10	0.36 × 10 ⁶
D	30	1.91 × 10 ⁶	10	0.68 × 10 ⁶
E	30	1.23 × 10 ⁶	10	0.37 × 10 ⁶

short to determine the viability of many remaining eggs. The presence of non altered material inside the eggs suggests that these eggs may still be viable (personal observations). Incubation of cores after storage at low temperature for eleven months was included to test if a longer incubation would result in a better hatching success. We can see that the hatching success increased for all stations with values ranged between 2.5 and 20.2%. This increase in hatching success is most likely due to the hatching of diapausing eggs. Nevertheless, the hatching success remains low in the Seine estuary, compared to the values found in other aquatic systems. In the Urdabai estuary, values of hatching success were between 36.5 and 87.2% (Uriarte and Villate, 2006) for *Acartia* species and the average

Table 2

Hatching success for each layer (I: recent deposit, II: sub-recent deposit, III: older deposit), immediately after extraction; after 1 month and 11 months of storage at 4–5 °C. (–) no data.

Station	Sediment layer	Immediately after extraction	After 1 month at 4–5 °C	After 11 months at 4–5 °C
A	I	0	0	18.02
	II	0.43	0.29	7.01
	III	–	–	–
B	I	0.43	3.40	20.20
	II	0.57	2.15	2.49
	III	–	–	–
C	I	1.41	2.82	6.82
	II	0.18	0.36	3.69
	III	–	–	–
D	I	3.95	6.58	8.16
	II	1.75	1.08	4.29
	III	–	–	–
E	I	0	0	4.35
	II	–	–	–
	III	0	0	0

hatching success was 49–94% for the pool of species (*Eurytemora*, *Acartia* and *Centropages*) in the Baltic Sea (Madhupratap et al., 1996). Many reasons may explain the high fraction of eggs that did not hatch during this study. In marine ecosystems, sinking organic matter is degraded by a succession of steps. As a result of chemical reactions, catalyzed by a variety of organisms (Froelich et al., 1979), CO₂ and inorganic compounds such as ammonium (NH₄⁺), hydrogen sulfide (H₂S), and methane (CH₄) are formed and available oxygen is reduced. In our study, oxygen profiles (Fig. 4) showed that anoxia occurs 2.1–3.8 mm below the water–sediment interface (depending on the stations). These results are in accordance with measurements reported for other subtidal estuarine muddy sediment (Revsbech et al., 1980; Janson, 2007). All these factors can reduce the viability of eggs in sediments (Uye et al., 1984; Naess, 1991; Lindley et al., 1998). Viability of diapause eggs of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* (Ban and Minoda, 1992) and diapauses and subitaneous eggs of *Centropages hamatus* (Marcus et al., 1997) have been reduced by anoxia. The viability of these eggs may also be reduced by repeated resuspension of sediment in the Seine. Marcus (1991) showed that eggs may be too fragile to withstand abrasion by sediments. Another explanation may be related to the pollution of the field. The Seine estuary is also known to be one of the most contaminated with heavy metals and organic contaminants in world's macrotidal systems (Ramond et al., 2008; Amiard-Triquet and Rainbow, 2009). Effects on resting eggs in the sediment are particularly important due to accumulation of

Table 3

Summary of abundance of calanoid copepod eggs in various locations.

Station	Abundance (eggs m ⁻²)	Abundance (eggs m ⁻²) immediately
Inland Sea Of Japan	3–10 × 10 ⁶	Kasahara et al., 1975
Northern California coastal waters	0.12–0.19 × 10 ⁶	Marcus, 1995
Tyrrhenian Sea	0.0016–0.012 × 10 ⁶	Belmonte et al., 1995
Ionian Sea	0.031–1.07 × 10 ⁶	Belmonte et al., 1995
Adriatic Sea	0.15–1.19 × 10 ⁶	Belmonte et al., 1995
Málaga harbor, Spain	0.19–6.6 × 10 ⁶	Guerrero and Rodríguez, 1998
Estuary of Mundaka, Bay of Biscay	0.019–0.16 × 10 ⁶	Masero and Villate, 2004
Estuary of Bilbao, Bay of Biscay	0.008–0.009 × 10 ⁶	Masero and Villate, 2004
Sällvik, Baltic Sea	1.03 × 10 ⁶	Viitasalo and Katajisto, 1994
Seine estuary, France	1.42 × 10 ⁶	This study

contaminants including metal, oil (Suderman and Marcus, 2002; Jiang et al., 2007), organochlorine compounds (Lindley et al., 1999; Jiang et al., 2006). Lindley et al. (1998) found in three British estuaries, a consistent reduction in egg viability with increasing pollution (concentration of polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs)); the hatching success decreasing from 92 to 14%. In the Seine estuary, it has been shown that PAH and PCB concentrations exhibit seasonal variations, especially in suspended particulate matter and in *Eurytemora affinis* during the winter season (Cailleaud et al., 2007a). Furthermore, *E. affinis* may bioaccumulate high quantities of PAHs and PCBs (respectively 613 ± 40 and 8470 ± 265 ng g⁻¹ dry weight) according the experimental approach (Cailleaud et al., 2009). The interaction between pollution and resting eggs was not measured in the present study but this relation requires greater research. We think that the pollution could affect hatching success of resting eggs and decrease the role that can play the egg bank in the population dynamics of estuarine copepods. Nevertheless, this result is new and the presence of resting eggs produced by marine species in the estuarine habitat (even in the upstream zone, data not shown here) will provide a baseline for future hypotheses and studies.

The predation of bottom-living species on the mesozooplankton community is well-known in the Seine estuary (Mouny et al., 1998). Although several studies showed that eggs (subitaneous and diapause) can remain viable after passage through fish and polychete guts (Marcus, 1984; Conway et al., 1994; Flinkman et al., 1994; Redden and Daborn, 1991), we do not know the importance of this phenomenon in the Seine estuary, which also should be quantified. We did not observe resting eggs or hatching of *Acartia* spp., although this species is sub-dominant population after *Eurytemora affinis* during the warm season in the regions we sampled (Mouny and Dauvin, 2002). This can be explained by the fact that the majority of resting eggs of this species had already hatched and *Acartia* spp. nauplii were present in the water column at high density during June 2008 (Beyrend-Dur, 2010). Despite the relatively low hatching success (maximum 20%), it is of note that the hydrodynamism in the macrotidal Seine estuary is very high (especially during flood periods). The mean annual particulate discharge has been evaluated at around 650,000 tons (Guezennec, 1999). Therefore, resuspension of sediments (not only from surface) and eggs are more important than in the fjords, lakes or other ecosystems, and that this should be a significant contribution to the population dynamics of the main calanoid copepods. We estimated on average that around 400,000 nauplii m⁻³ month⁻¹ of the pool *Eurytemora affinis*-*Temora longicornis* (more generally the main calanoid copepods) can emerge from the sediment in the Seine estuary. However, to have an effect on population dynamics, these nauplii must find their zone of optimal development. For example, hatching of *Temora* spp. could lead to viable nauplii if they are flushed out to the Bay of Seine. The nauplii of *Temora longicornis* can survive under limiting conditions (without food) during several days (Souissi, unpublished data). The same pattern was observed for nauplii of *Eurytemora affinis* that can survive and develop under a wide range of salinity (Devreker et al., 2004). This means that the newly hatched nauplii can contribute to the recruitment of the key calanoid copepods of the Seine estuary. In our study, hatching occurred near the Tancarville bridge, whereas Mouny and Dauvin (2002) observed *Temora longicornis* in the polyhaline zone near the mouth of the Seine estuary. In the field, Devreker et al. (2008) showed that nauplii of *Eurytemora affinis* were concentrated in bottom waters at salinities below 5 in the maximum turbidity zone and contributed significantly to the population dynamics.

In conclusion, we found resting eggs of calanoid copepods in the Seine estuary with abundance similar to those found in other coastal systems. In parallel, hatching success observed in this study is low and may be due to anoxia, pollution, strong hydrodynamics and other mechanisms; but the estimated value of nauplii emerging

is relatively high (400,000 nauplii m^{-3} month $^{-1}$) and can increase the recruitment dynamic of key estuarine copepods. The next step would be the combination of the benthic–pelagic coupling through a seasonal sampling of copepods in both water column and the superficial layer of the sediment, in order to estimate the significant contribution of this egg bank.

Acknowledgments

This study was carried out within the framework of the Seine-Aval scientific programme and it is a contribution to ZOOSEINE and BIODISEINE projects. The authors are grateful to the crew of Oceanographic vessel Côte d'Aquitaine for their help during sampling, to Professor V. Alekseev (Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St Petersburg) for his precious advices during the study. Thanks to Dr. D. Kimmel for his comments and improvements of the English of the manuscript.

References

- Albertsson, J., Leonardsson, K., 2000. Impact of a burrowing deposit-feeder, *Monoporeia affinis*, on viable zooplankton resting eggs in the northern Baltic Sea. *Marine Biology* 136, 611–619.
- Amiard-Triquet, C., Rainbow, P.S., 2009. Environmental Assessment of Estuarine Ecosystems a Case Study. CRC Press, Boca Raton, FL, USA, 355 pp.
- Aminot, A., Guillaud, J.F., Kérouel, R., 1997. La baie de Seine: hydrologie, nutriments et chlorophylle (1978–1994), vol. 14. Editions Ifremer, Repères Océan. 148pp.
- Ban, S., Minoda, T., 1992. Hatching of diapause eggs of *Eurytemora affinis* (Copepoda: Calanoida) collected from lake-bottom sediments. *Journal of Crustacean Biology* 12, 51–56.
- Belmonte, G., Castello, P., Piccinni, M.R., Quarta, S., Rubino, F., Geraci, S., Boero, F., 1995. Resting stages in marine sediments off the Italian coast. In: Ansell, A.D., Smith, C.J. (Eds.), *Biology and Ecology of Shallow Coastal Waters*. Olsen & Olsen, Denmark, pp. 53–58.
- Beyrend-Dur, D., 2010. Life history traits of key brackish copepods from temperate to tropical environments. PhD thesis, University of Lille 1 (France) and National Taiwan Ocean University (Taiwan), 215 pp.
- Cáceres, C.E., 1997. Dormancy in invertebrates. *Invertebrate Biology* 116, 371–383.
- Cailleaud, K., Forget-Leray, J., Souissi, S., Hilde, D., LeMenach, K., Budzinski, H., 2007a. Seasonal variations of hydrophobic organic contaminant concentrations in the water-column of the Seine Estuary and their transfer to a planktonic species *Eurytemora affinis* (Calanoida, copepoda). Part 1: PCBs and PAHs. *Chemosphere* 70, 270–280.
- Cailleaud, K., Forget-Leray, J., Souissi, S., Lardy, S., Augagneur, S., Budzinski, H., 2007b. Seasonal variations of hydrophobic organic contaminant concentrations in the water-column of the Seine Estuary and their transfer to a planktonic species *Eurytemora affinis* (Calanoida, copepoda). Part 2: alkylphenol-polyethoxylates. *Chemosphere* 70, 281–287.
- Cailleaud, K., Budzinski, H., Menach, K.L., Souissi, S., Forget-Leray, J., 2009. Uptake and elimination of hydrophobic organic contaminants in estuarine copepods: an experimental study. *Environmental Toxicology and Chemistry* 28, 239–246.
- Chen, F., Marcus, N.H., 1997. Subitaneous, diapause, and delayed-hatching eggs of planktonic copepods from the northern Gulf of Mexico: morphology and hatching success. *Marine Biology* 127, 587–597.
- Conway, D.V.P., McFadzen, I.R.B., Tranter, P.R.G., 1994. Digestion of copepod eggs by larval turbot *Scophthalmus maximus* and egg viability following gut passage. *Marine Ecology Progress Series* 106, 303–309.
- De Stasio, B.T., 1989. The seed bank of a freshwater crustacean: copepodology for the plant ecologist. *Ecology* 70, 1377–1389.
- Devreker, D., Souissi, S., Seuront, L., 2004. Development and mortality of the first naupliar stages of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) under different conditions of salinity and temperature. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 303, 31–46.
- Devreker, D., Souissi, S., Molinero, J.C., Nkubito, F., 2008. Trade-offs of the copepod *Eurytemora affinis* in mega-tidal estuaries: insights from high frequency sampling in the Seine estuary. *Journal of Plankton Research* 30, 1329–1342.
- Devreker, D., Souissi, S., Molinero, J.C., Beyrend-Dur, D., Gomez, F., Forget-Leray, J., 2010. Tidal and annual variability of the population structure of *Eurytemora affinis* in the middle part of the Seine Estuary during 2005. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 89, 245–255.
- Dyer, K., 1986. *Coastal and Estuarine Sediment Dynamics*. John Wiley and Sons, Chichester, 342 pp.
- Fernandes, M.B., Sicre, M.A., Boireau, A., Tronczynski, J., 1997. Polyaromatic hydrocarbon (PAH) distributions in the Seine River and its estuary. *Marine Pollution Bulletin* 34, 857–867.
- Flinkman, J., Vuorinen, I., Christiansen, M., 1994. Calanoid copepod eggs survive passage through fish digestive tracts. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* 51, 127–129.
- Froelich, P.N., Klinkhammer, G.P., Bender, M.L., Luedtke, N.A., Heath, G.R., Cullen, D., Dauphin, P., Hammond, D., Hartman, B., Maynard, V., 1979. Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 43, 1075–1090.
- García, H.E., Gordon, L.I., 1992. Oxygen solubility in seawater: better fitting equations. *Limnology and Oceanography* 37, 1307–1312.
- Grice, G.D., Marcus, N.H., 1981. Dormant eggs of marine copepods. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 19, 125–140.
- Guerrero, F., Rodríguez, V., 1998. Existence and significance of *Acartia grani* resting eggs (Copepoda: Calanoida) in sediments of a coastal station in the Alboran Sea (SE Spain). *Journal of Plankton Research* 20, 305–314.
- Guezennec, L., 1999. Hydrodynamique et transport en suspension du matériel particulaire fin dans la zone fluviale d'un estuaire macrotidal: l'exemple de l'estuaire de la Seine (France). PhD thesis, University of Rouen, France, 238 pp.
- Hairston Jr., N.G., Munns Jr., W.R., 1984. The timing of copepod diapause as an evolutionarily stable strategy. *American Naturalist* 123, 733–751.
- Hairston Jr., N.G., De Stasio, B.T.J., 1988. Rate of evolution slowed by a dormant propagule pool. *Nature* 336, 239–242.
- Ishikawa, A., Ban, S., Shiga, N., 1999. Effects of salinity on survival, and embryonic and postembryonic development of *Eurytemora affinis* from a freshwater lake. *Plankton Biology and Ecology* 46, 113–119.
- Janson, A.L., 2007. Structure spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques de la baie de Seine à plusieurs échelles d'observation. PhD thesis, University of Rouen, France, 282 pp.
- Jiang, X., Wang, G., Li, S., 2006. Reduction of recruitment of *Acartia pacifica* nauplii from benthic resting eggs due to organochlorine pesticides. *Journal of Environmental Sciences* 18, 552–556.
- Jiang, X., Wang, G., Li, S., He, J., 2007. Heavy metal exposure reduces hatching success of *Acartia pacifica* resting eggs in the sediment. *Journal of Environmental Sciences* 19, 733–737.
- Kasahara, S., Uye, S., Onbe, T., 1975. Calanoid copepod eggs in sea-bottom muds. II. Seasonal cycles of abundance in the populations of several species of copepods and their eggs in the Inland Sea of Japan. *Marine Biology* 31, 25–29.
- Katajisto, T., Viitasalo, M., Koski, M., 1998. Seasonal occurrence and hatching of calanoid eggs in sediments of the northern Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 163, 133–143.
- Katajisto, T., 2006. Benthic resting eggs in the life cycles of calanoid copepods in the northern Baltic Sea, *biologia*. PhD thesis, University of Helsinki, Finland, 46 pp.
- Le Hir, P.L., Ficht, A., Jacinto, R.S., Lesueur, P., Dupont, J.P., Lafite, R., Brenon, I., Thouvenin, B., Cugier, P., 2002. Fine sediment transport and accumulations at the mouth of the Seine estuary (France). *Estuaries and Coasts* 24, 950–963.
- Lesourd, S., 2000. Processus d'envasement d'un estuaire macrotidal: zoom temporel du siècle à l'heure; application à l'estuaire de la Seine. PhD thesis, University of Caen, France, 280 pp.
- 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 and Coasts* 24, 940–949.
- 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.
- 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.
- Lindley, J.A., 1990. Distribution of overwintering calanoid copepod eggs in sea-bed sediments around southern Britain. *Marine Biology* 104, 209–217.
- Lindley, J.A., George, C.L., Evans, S.V., Donkin, P., 1998. Viability of calanoid copepod eggs from intertidal sediments: a comparison of three estuaries. *Marine Ecology Progress Series* 162, 183–190.
- Lindley, J.A., Donkin, P., Evans, S.V., George, C.L., Uil, K.F., 1999. Effects of two organochlorine compounds on hatching and viability of calanoid copepod eggs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 242, 59–74.
- Madhupratap, M., Nehring, S., Lenz, J., 1996. Resting eggs of zooplankton (Copepoda and Cladocera) from the Kiel Bay and adjacent waters (southwestern Baltic). *Marine Biology* 125, 77–87.
- Mansingh, A., 1971. Physiological classification of dormancies in insects. *The Canadian Entomologist* 103, 983–1009.
- Marcus, N.H., 1984. Recruitment of copepod nauplii into the plankton: importance of diapause eggs and benthic processes. *Marine Ecology Progress Series* 15, 47–54.
- Marcus, N.H., 1991. Planktonic copepods in a sub-tropical estuary: seasonal patterns in the abundance of adults, copepodites, nauplii, and eggs in the sea bed. *Biological Bulletin* 181, 269.
- Marcus, N.H., 1995. Seasonal study of planktonic copepods and their benthic resting eggs in northern California coastal waters. *Marine Biology* 123, 459–465.
- Marcus, N.H., 1996. Ecological and evolutionary significance of resting eggs in marine copepods: past, present, and future studies. *Hydrobiologia* 320, 141–152.
- Marcus, N.H., Fuller, C.M., 1986. Subitaneous and diapause eggs of *Labidocera aestiva* Wheeler (Copepoda: Calanoida): differences in fall velocity and density. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 99, 247–256.
- Marcus, N.H., Lutz, R., Burnett, W., Cable, P., 1994. Age, viability, and vertical distribution of zooplankton resting eggs from an anoxic basin: evidence of an egg bank. *Limnology and Oceanography* 39, 154–158.
- Marcus, N.H., Lutz, R.V., Chanton, J.P., 1997. Impact of anoxia and sulfide on the viability of eggs of three planktonic copepods. *Marine Ecology Progress Series* 146, 291–295.
- Marshall, S.M., Orr, A.P., 1972. *The Biology of a Marine Copepod*. Springer-Verlag, Berlin, 195 pp.

- Masero, R., Villate, F., 2004. Composition, vertical distribution and age of zooplankton benthic eggs in the sediments of two contrasting estuaries of the Bay of Biscay. *Hydrobiologia* 518, 201–212.
- Minier, C., Abarnou, A., Jaouen Madoulet, A., Le Guellec, A.M., Tutundjian, R., Bocquené, G., Leboulenger, F., 2006. A pollution monitoring pilot study involving contaminant and biomarker measurements in the Seine Estuary, France, using zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Environmental Toxicology and Chemistry* 25, 112–119.
- Morgan, C.A., Cordell, J.R., Simenstad, C.A., 1997. Sink or swim? Copepod population maintenance in the Columbia River estuarine turbidity-maxima region. *Marine Biology* 129, 309–317.
- Motelay-Massei, A., Ollivon, D., Garban, B., Chevreuil, M., 2002. Atmospheric deposition of toxics onto the Seine estuary, France: example of polycyclic aromatic hydrocarbons. *Atmospheric Chemistry and Physics Discussions* 2, 1351–1369.
- Mouny, P., Dauvin, J.C., Bessineton, C., Elkaim, B., Simon, S., 1998. Biological components from the Seine estuary: first results. *Hydrobiologia* 373, 333–347.
- Mouny, P., Dauvin, J.C., 1995. Les communautés mésozooplanctonique et hyperbenthique de l'estuaire de la Seine. Programme scientifique, thème édifices biologiques, Rapport 1995/Fin-4, pp. 47–75.
- Mouny, P., Dauvin, J.C., 2002. Environmental control of mesozooplankton community structure in the Seine estuary (English Channel). *Oceanologica Acta* 25, 13–22.
- Naess, T., 1991. Marine calanoid resting eggs in Norway: abundance and distribution of two copepod species in the sediment of an enclosed marine basin. *Marine Biology* 110, 261–266.
- Onbe, T., 1978. Sugar flotation method for sorting the resting eggs of marine cladocerans and copepods from sea-bottom sediment. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 44, 1411.
- Onbe, T., 1991. Some aspects of the biology of resting eggs of marine cladocerans. In: Wenner, A., Kuris, A. (Eds.), *Crustacean Egg Production*. Crustacean Issues, vol. 7. A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 41–55.
- Ramond, J.-B., Berthe, T., Lafite, R., Deloffre, J., Ouddane, B., Petit, F., 2008. Relationships between hydrosedimentary processes and occurrence of mercury-resistant bacteria (merA) in estuary mudflats (Seine, France). *Marine Pollution Bulletin* 56, 1168–1176.
- Redden, A.M., Daborn, G.R., 1991. Viability of subitaneous copepod eggs following fish predation on egg-carrying calanoids. *Marine Ecology Progress Series* 77, 307–310.
- Revsbech, N.P., Sorensen, J., Blackburn, T.H., Lomholt, J.P., 1980. Distribution of oxygen in marine sediments measured with microelectrodes. *Limnology and Oceanography* 25, 403–411.
- Revsbech, N.P., Jørgensen, B.B., 1986. Microelectrodes: their use in microbial ecology. *Advances in Microbial Ecology* 9, 293–352.
- Revsbech, N.P., 1989. An oxygen microsensor with a guard cathode. *Limnology and Oceanography* 34, 474–478.
- Snell, T.W., Burke, B.E., Messur, S.D., 1983. Size and distribution of resting eggs in a natural population of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Gulf Research Reports* 7, 285–287.
- Suderman, B.L., Marcus, N.H., 2002. The effects of Orimulsion and Fuel Oil #6 on the hatching success of copepod resting eggs in the seabed of Tampa Bay, Florida. *Environmental Pollution* 120, 787–795.
- Uriarte, I., Villate, F., 2006. First evidences of *Acartia biflosa* resting eggs in sediments of the Urdaibai estuary (Bay of Biscay): abundance and hatching success. *Scientia Marina* 70, 565–572.
- Uye, S., Yoshiya, M., Ueda, K., Kasahara, S., 1984. The effect of organic sea-bottom pollution on survivability of resting eggs of neritic calanoids. *Crustaceana* 7 (Suppl.), 390–403.
- Viitasalo, M., Katajisto, T., 1994. Mesozooplankton resting eggs in the Baltic Sea: identification and vertical distribution in laminated and mixed sediments. *Marine Biology* 120, 455–466.
- Vuorinen, I., 1987. Vertical migration of *Eurytemora* (Crustacea, Copepoda): a compromise between the risks of predation and decreased fecundity. *Journal of Plankton Research* 9, 1037–1046.

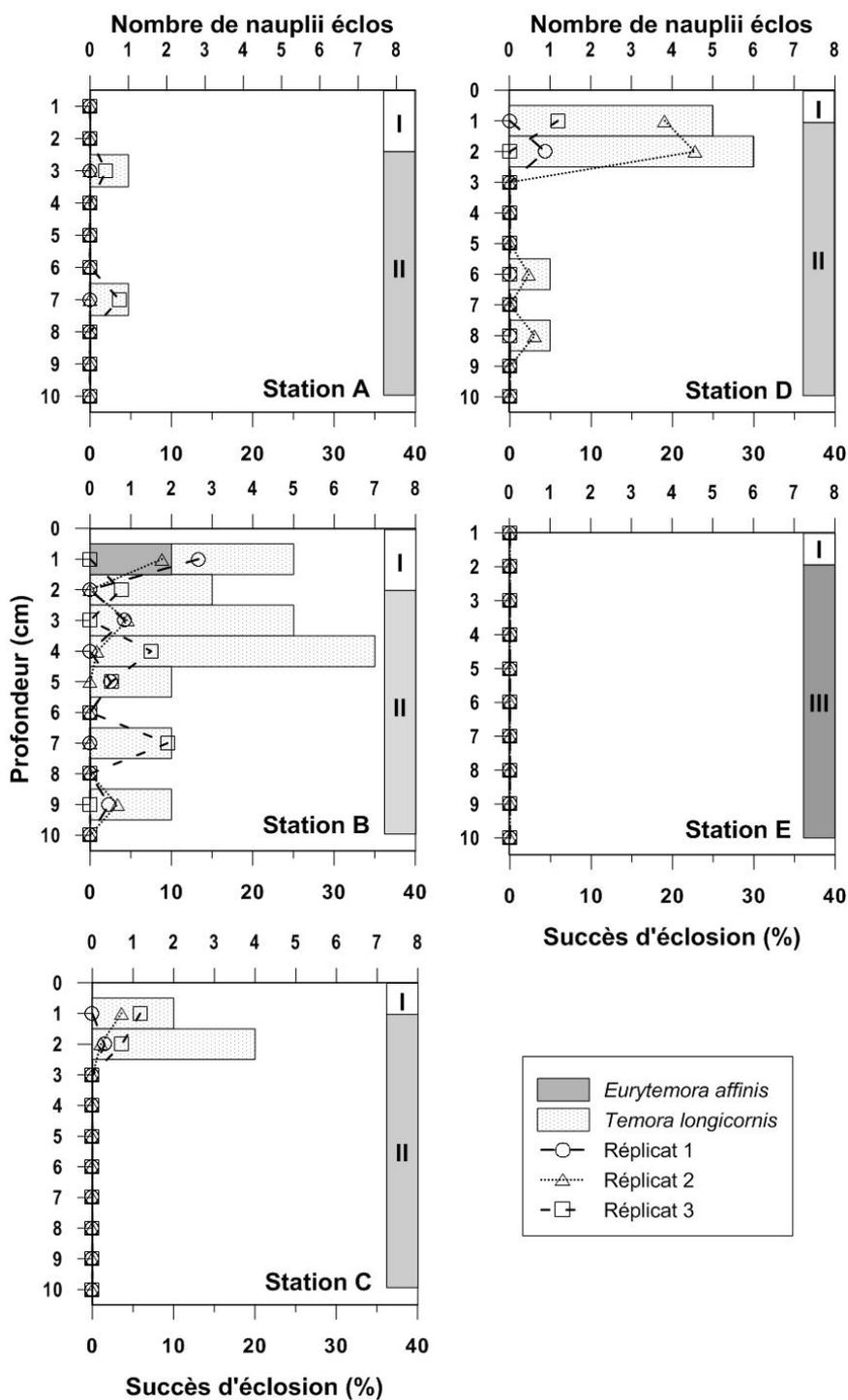


Figure 1 : Succès d'éclosion observée après passage des œufs de résistance 1 mois à basse température (4-5°C). Les histogrammes représentent le nombre d'éclosion pour chacune des couches sédimentaires pendant toute la durée de l'incubation (14 jours après le passage des œufs 1 mois à basse température).

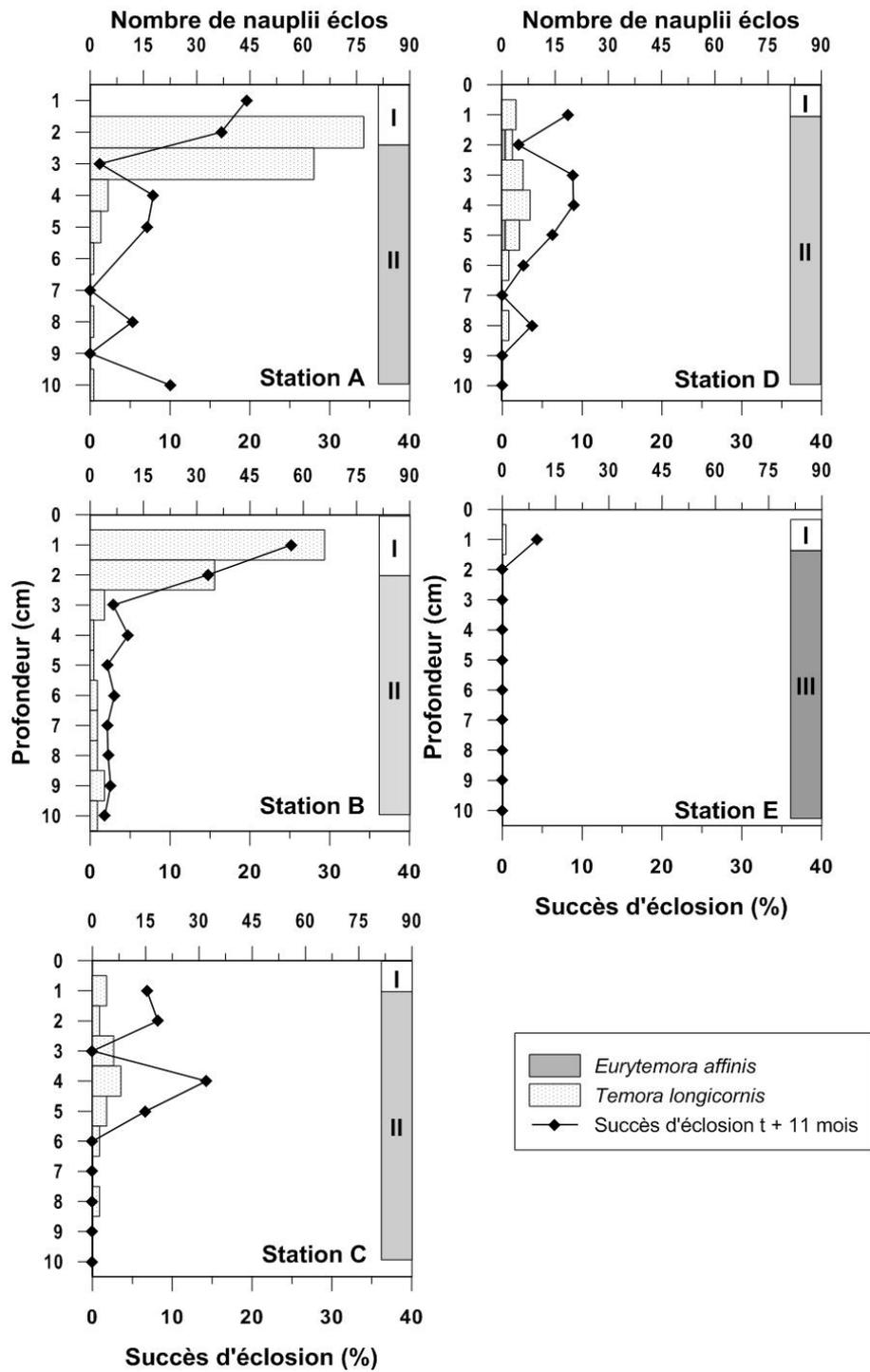


Figure 2 : Succès d'éclosion observée après l'incubation des œufs extraits des sédiments conservés durant onze mois à basse température (4-5°C). Les histogrammes représentent le nombre d'éclosion pour chacune des couches sédimentaires pendant toute la durée de l'incubation.

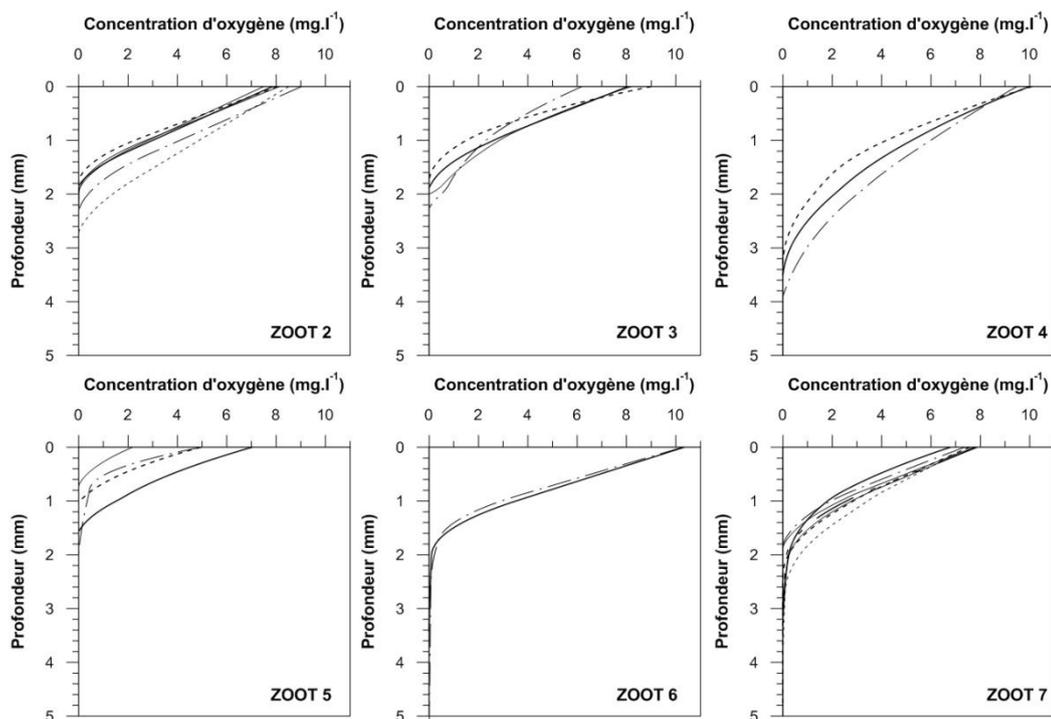


Figure 1 : Microprofil des concentrations en oxygène dans les sédiments superficiels de la station B au cours du suivi saisonnier 2008-2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009). Les différentes courbes représentent les différents réplicats réalisés durant chaque campagne.

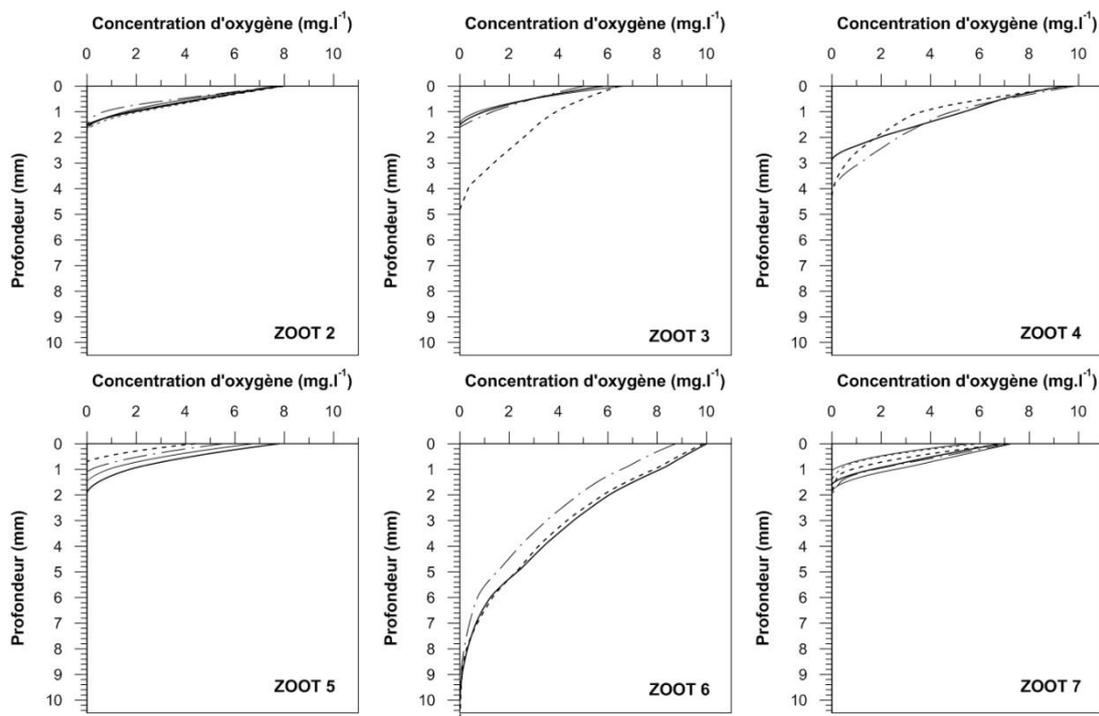


Figure 2 : Microprofil des concentrations en oxygène dans les sédiments superficiels de la station C au cours du suivi saisonnier 2008-2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009). Les différentes courbes représentent les différents réplicats réalisés durant chaque campagne.

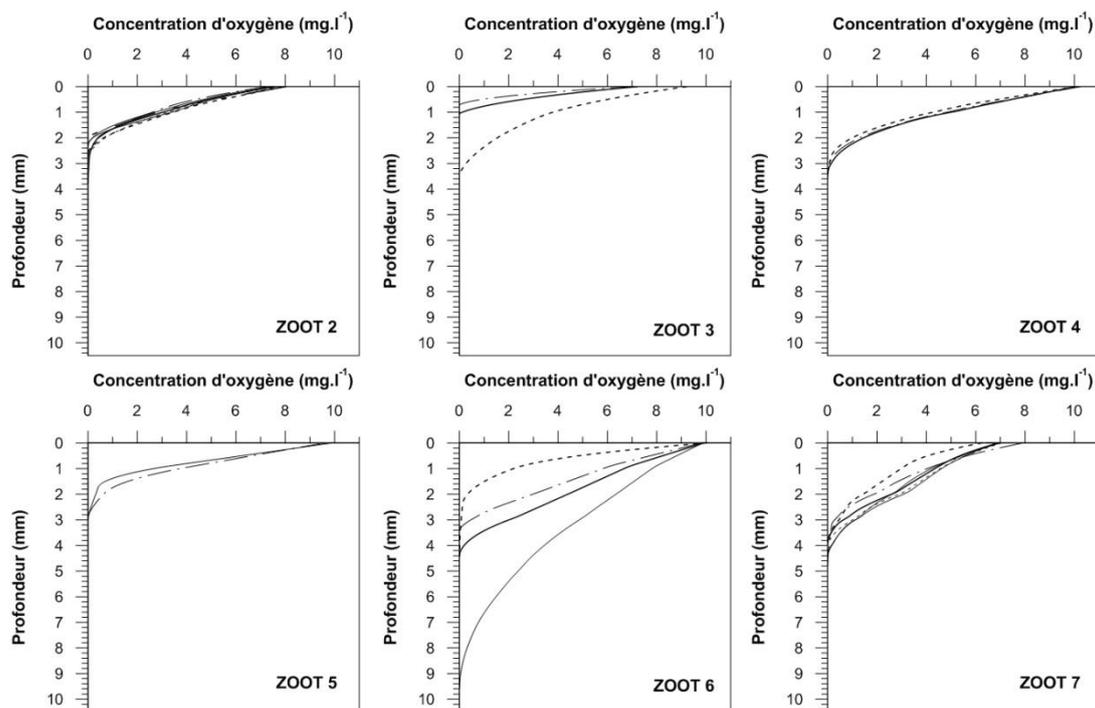


Figure 3 : Microprofil des concentrations en oxygène dans les sédiments superficiels de la station D au cours du suivi saisonnier 2008-2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009). Les différentes courbes représentent les différents réplicats réalisés durant chaque campagne.

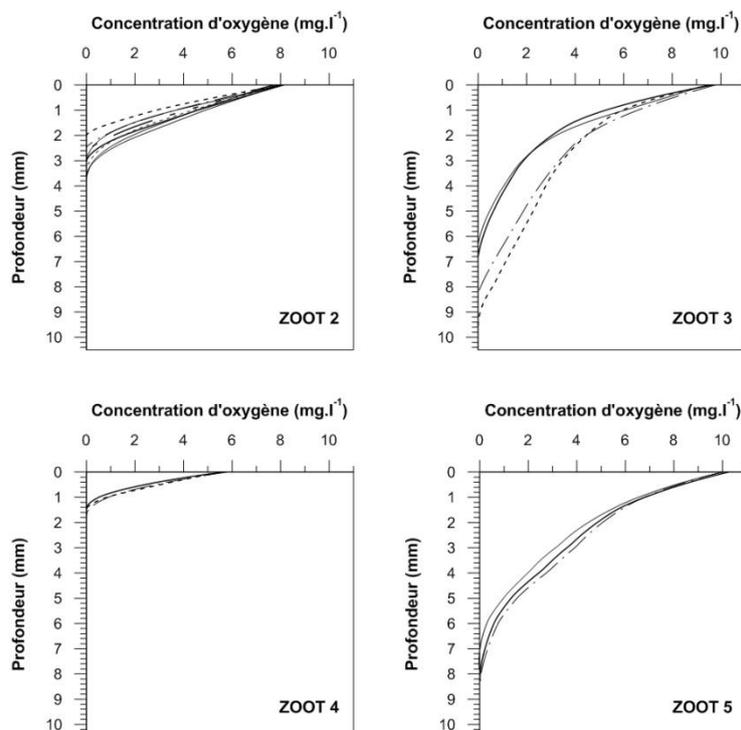


Figure 4 : Microprofil des concentrations en oxygène dans les sédiments superficiels de la station E au cours du suivi saisonnier 2008-2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009). Les différentes courbes représentent les différents réplicats réalisés durant chaque campagne. Aucune valeur n'est disponible pour les campagnes ZOOT6 et ZOOT7

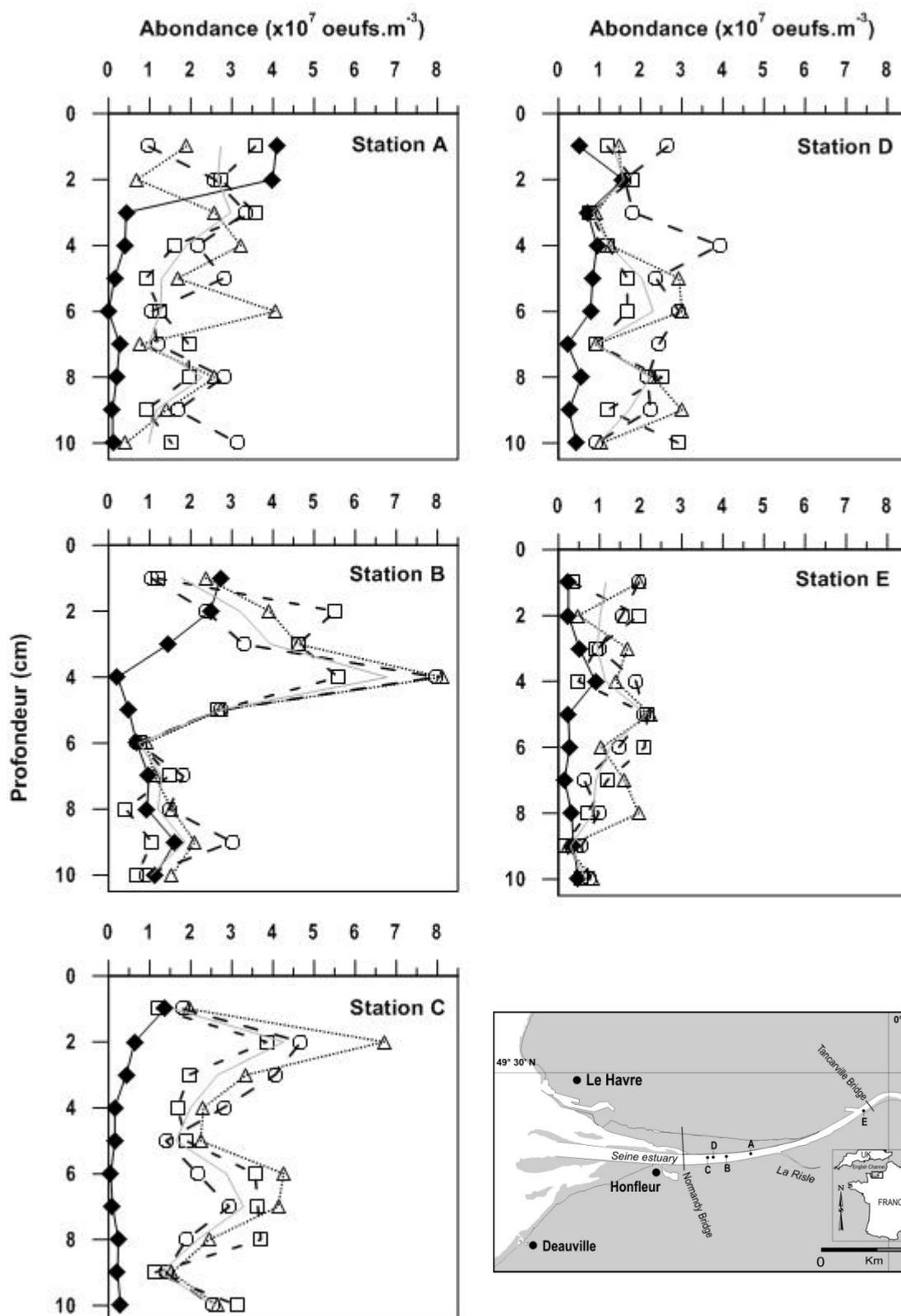


Figure 5 : Profils verticaux de l'abondance en œufs de résistance de copépodes dans les 10 premiers centimètres de sédiment lors de la campagne ZOOT2 (juillet 2008). Les cercles, triangles et les carrés dénotent trois répliqués différents. Les losanges indiquent les valeurs d'abondance pour les carottes conservées onze mois à basse température. Les lignes grises indiquent la valeur médiane pour chaque couche sédimentaire.

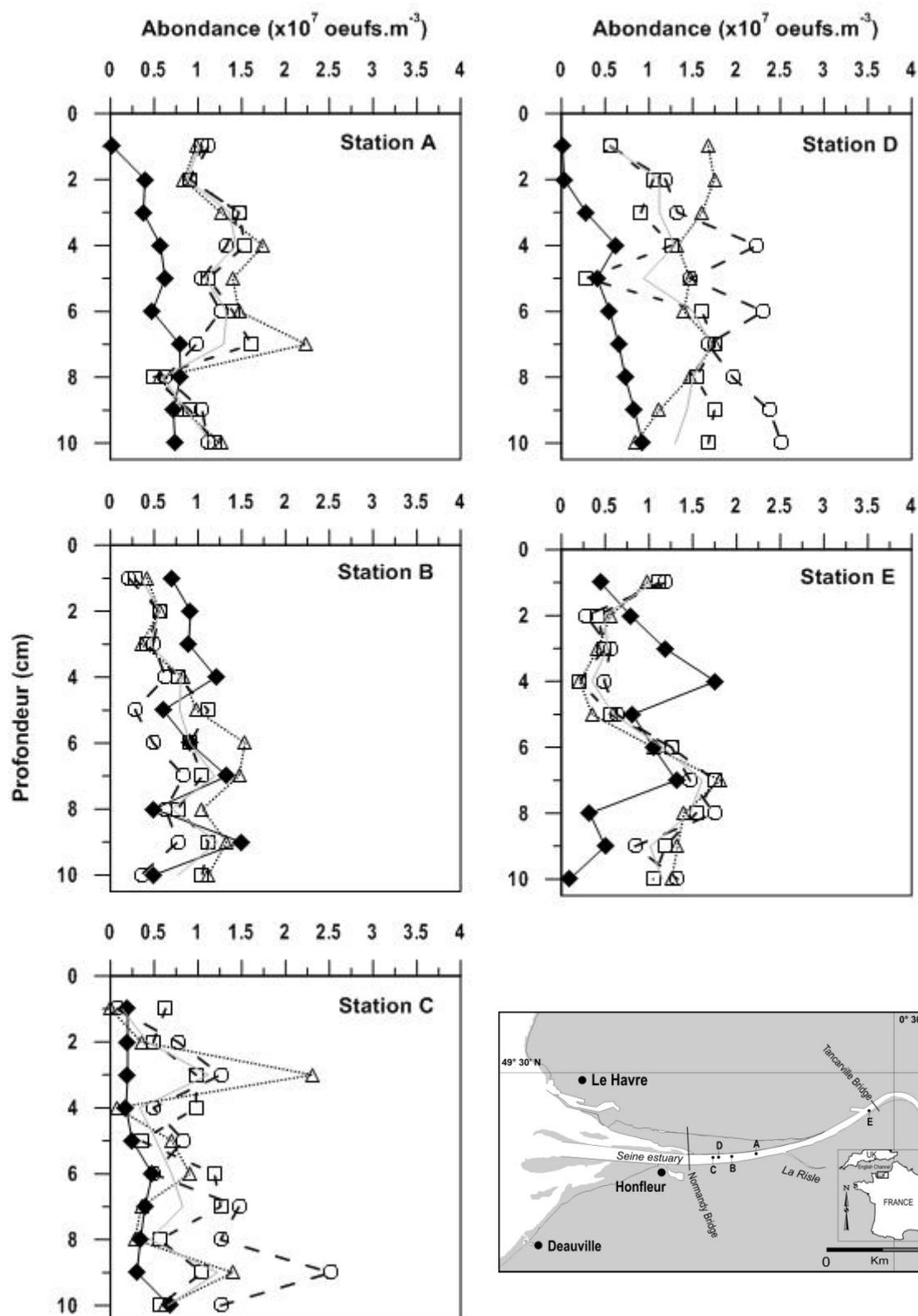


Figure 6 : Profils verticaux de l'abondance en œufs de résistance de copépodes dans les 10 premiers centimètres de sédiment lors de la campagne ZOOT3 (septembre 2008). Les cercles, triangles et les carrés dénotent trois répliquats différents. Les losanges indiquent les valeurs d'abondance pour les carottes conservées quatre mois à basse température. Les lignes grises indiquent la valeur médiane pour chaque couche sédimentaire.

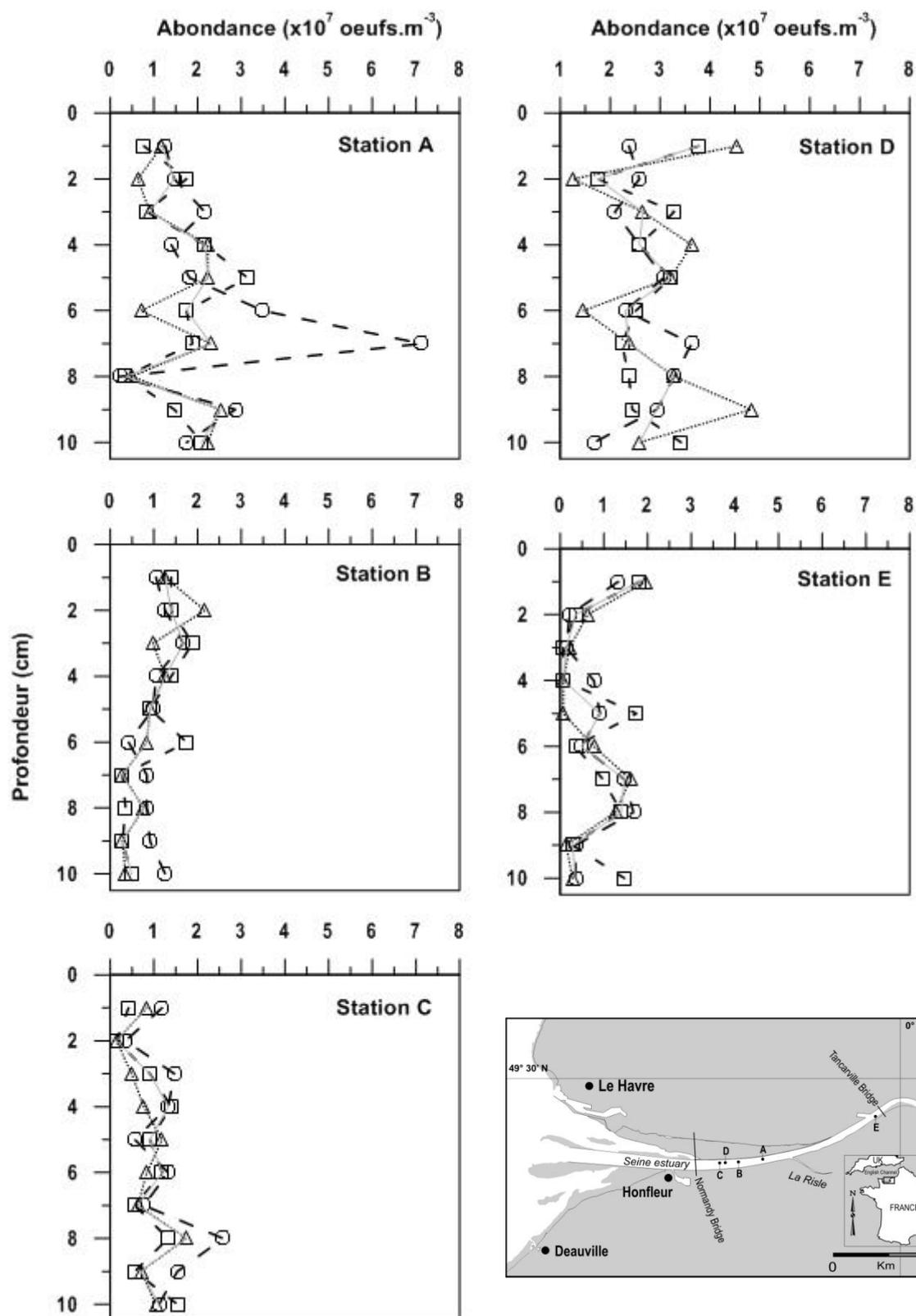


Figure 7: Profils verticaux de l'abondance en œufs de résistance de copépodes dans les 10 premiers centimètres de sédiment lors de la campagne ZOOT4 (novembre 2008). Les cercles, triangles et les carrés dénotent trois répliqués différents. Les lignes grises indiquent la valeur médiane pour chaque couche sédimentaire.

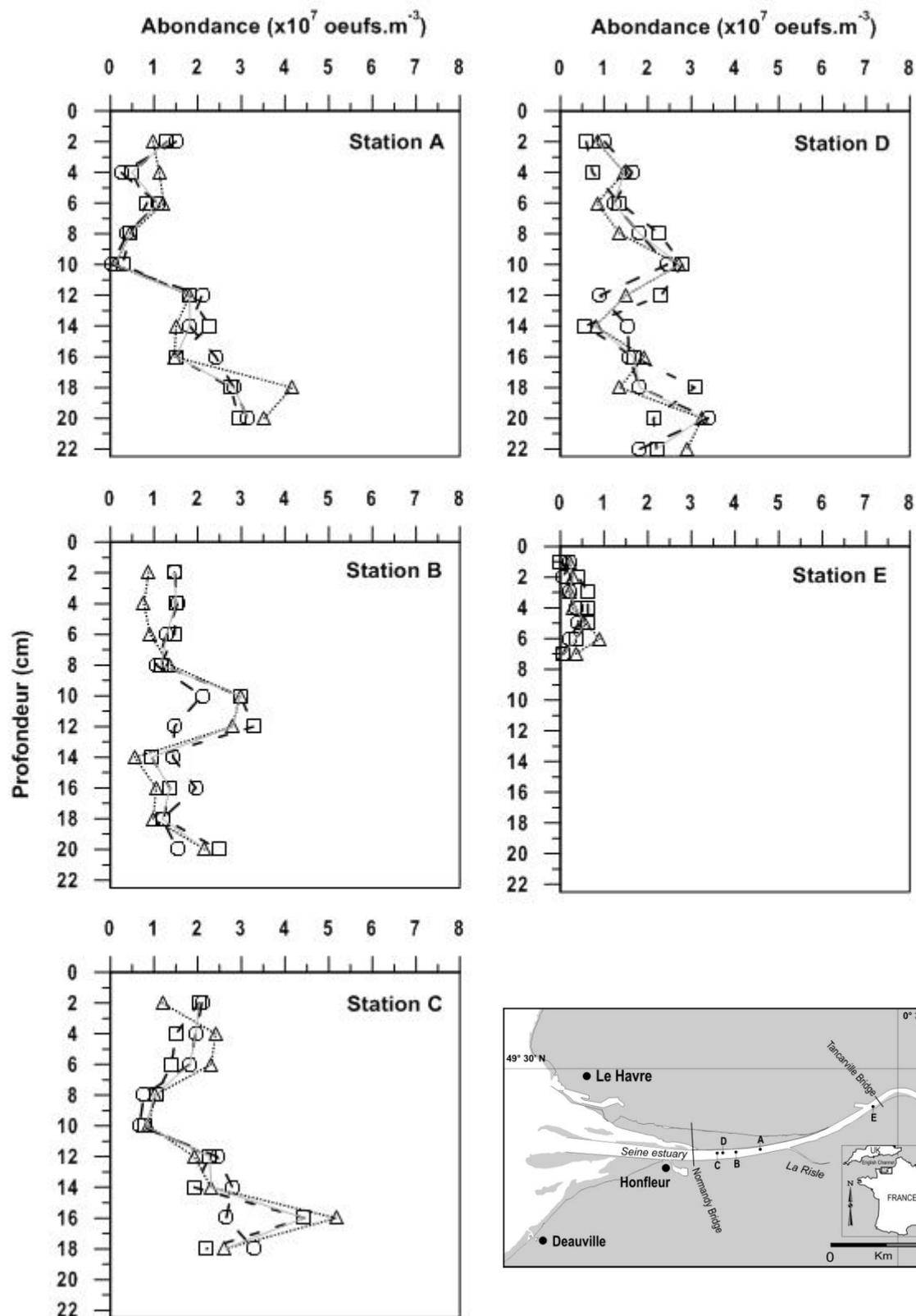


Figure 8: Profils verticaux de l'abondance en œufs de résistance de copépodes sur toute la hauteur des carottes (de 7 à 22 cm) de sédiment lors de la campagne ZOOT5 (février 2009). Les cercles, triangles et les carrés dénotent trois réplicats différents. Les lignes grises indiquent la valeur médiane pour chaque couche sédimentaire.

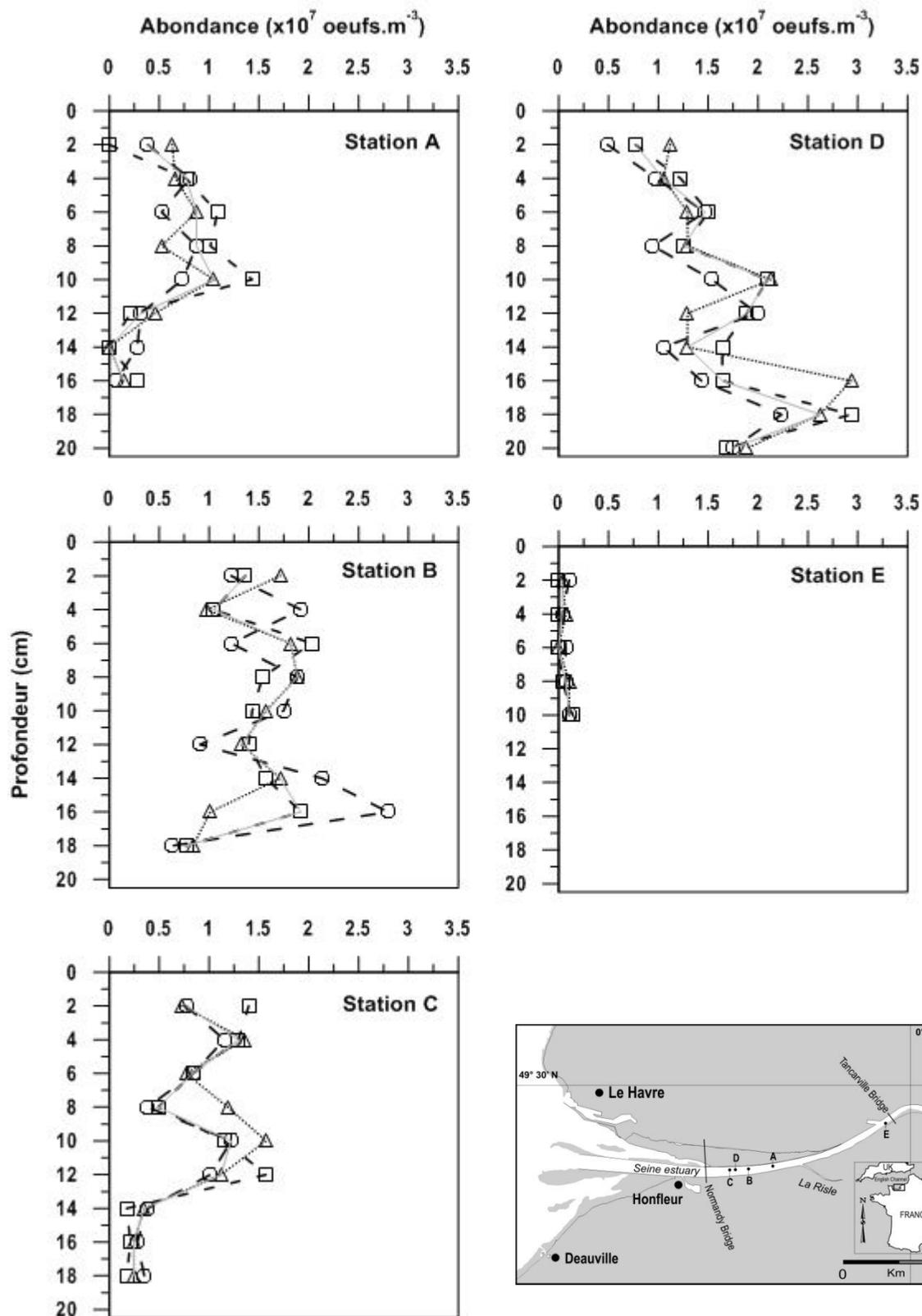


Figure 9: Profils verticaux de l'abondance en œufs de résistance de copépodes sur toute la hauteur des carottes (de 10 à 20 cm) de sédiment lors de la campagne ZOOT6 (avril 2009). Les cercles, triangles et les carrés dénotent trois réplicats différents. Les lignes grises indiquent la valeur médiane pour chaque couche sédimentaire.

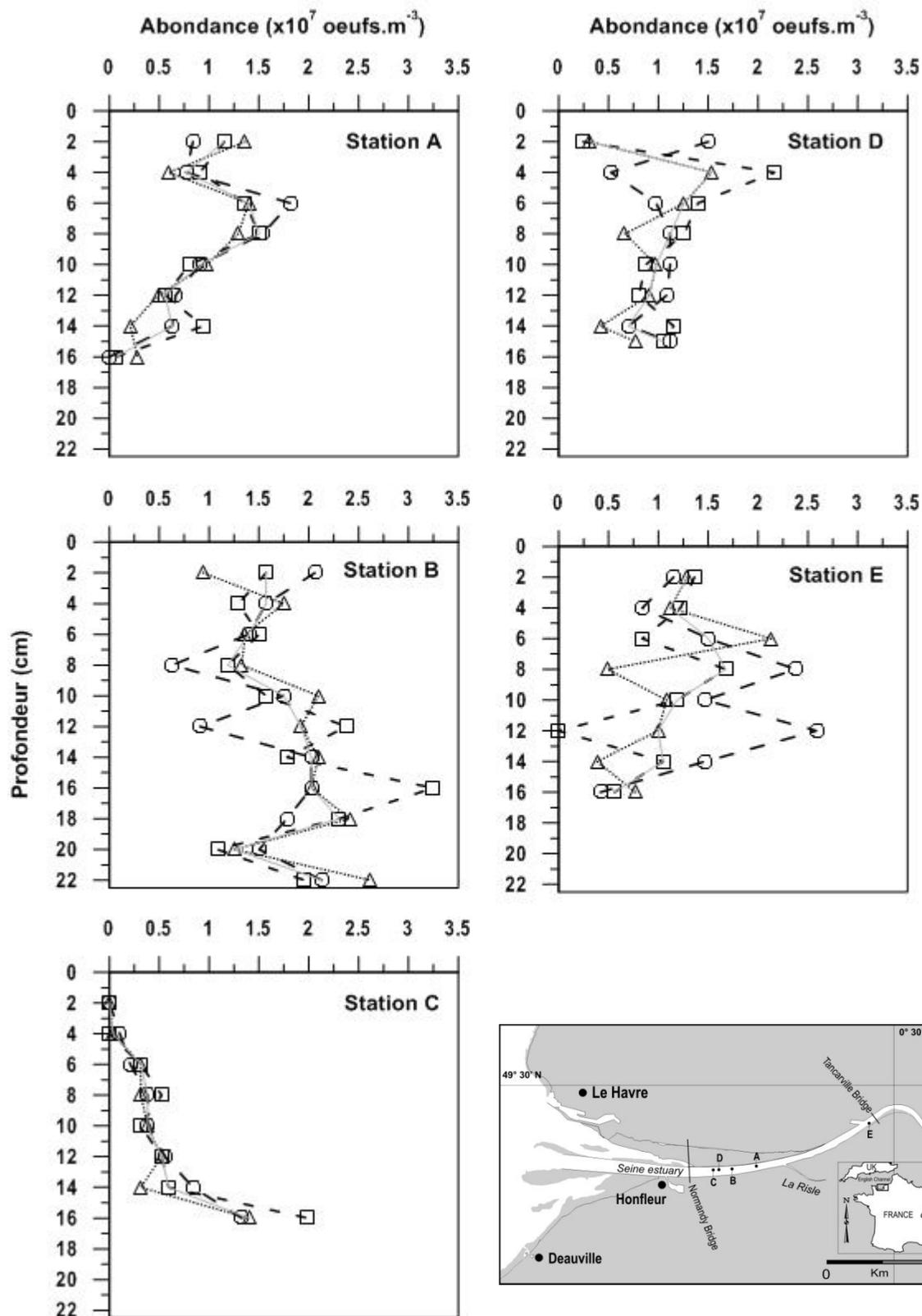


Figure 10: Profils verticaux de l'abondance en œufs de résistance de copépodes sur toute la hauteur des carottes (de 15 à 22 cm) de sédiment lors de la campagne ZOOT7 (juin 2009). Les cercles, triangles et les carrés dénotent trois réplicats différents. Les lignes grises indiquent la valeur médiane pour chaque couche sédimentaire.

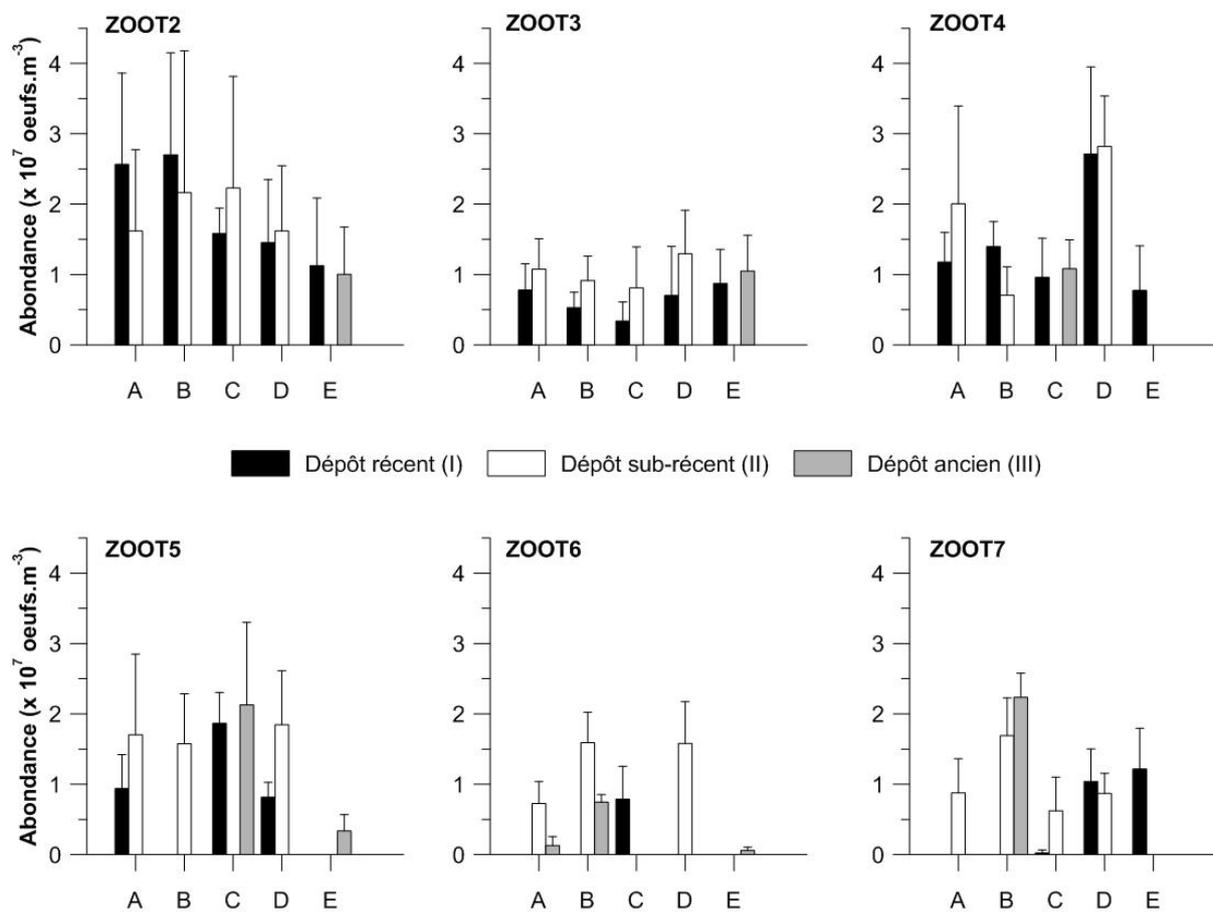


Figure 11 : Distribution de l'abondance des œufs de résistance dans les sédiments de la zone du bouchon vaseux de l'estuaire de la Seine au cours du suivi saisonnier 2008 – 2009 (ZOOT2 : 08 juillet 2008 ; ZOOT3 : 19 septembre 2008 ; ZOOT4 : 05 novembre 2008 ; ZOOT5 : 25 février 2009 ; ZOOT6 : 29 avril 2009 et ZOOT7 : 27 juin 2009).

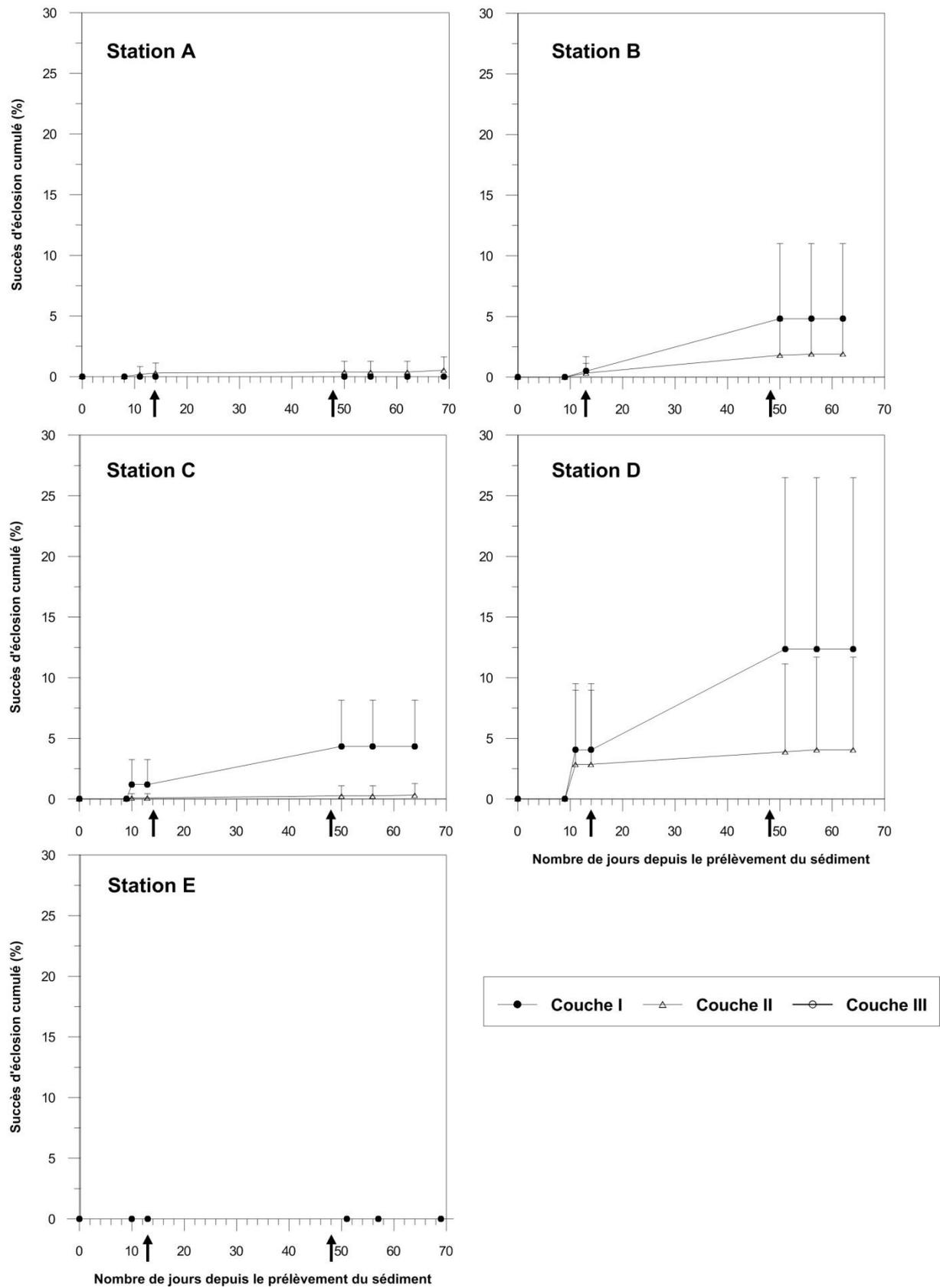


Figure 1 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches et des répliqués des 5 stations de la campagne ZOOT2 (juillet 2008). L'intervalle situé entre les 2 flèches (~ 1 mois) est la période pendant laquelle les œufs ont été placés à basse température (4-5 °C).

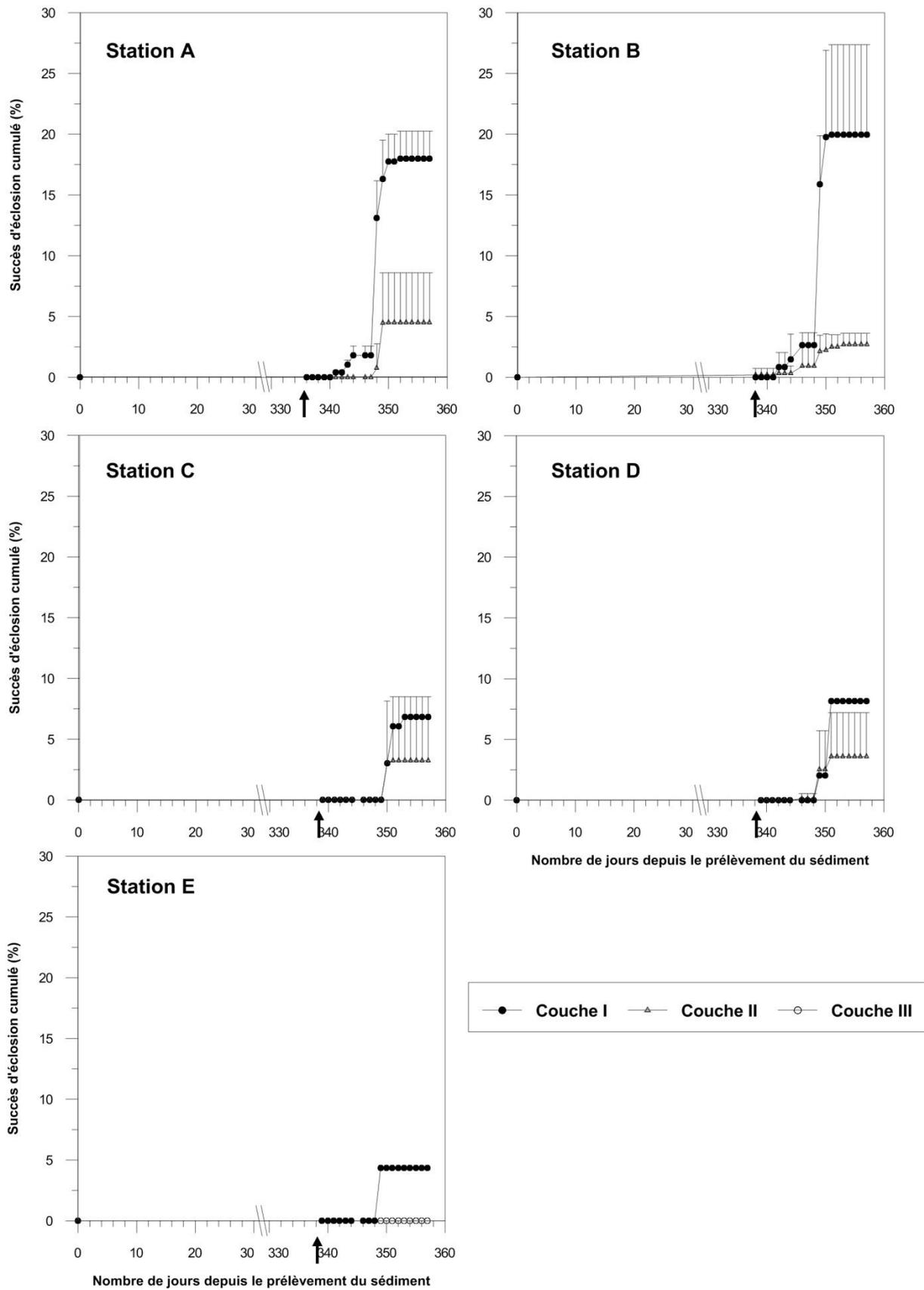


Figure 2 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches des 5 stations de la campagne ZOOT2 (juillet 2008) après un stockage de 11 mois des sédiments à basse température (4-5 °C).

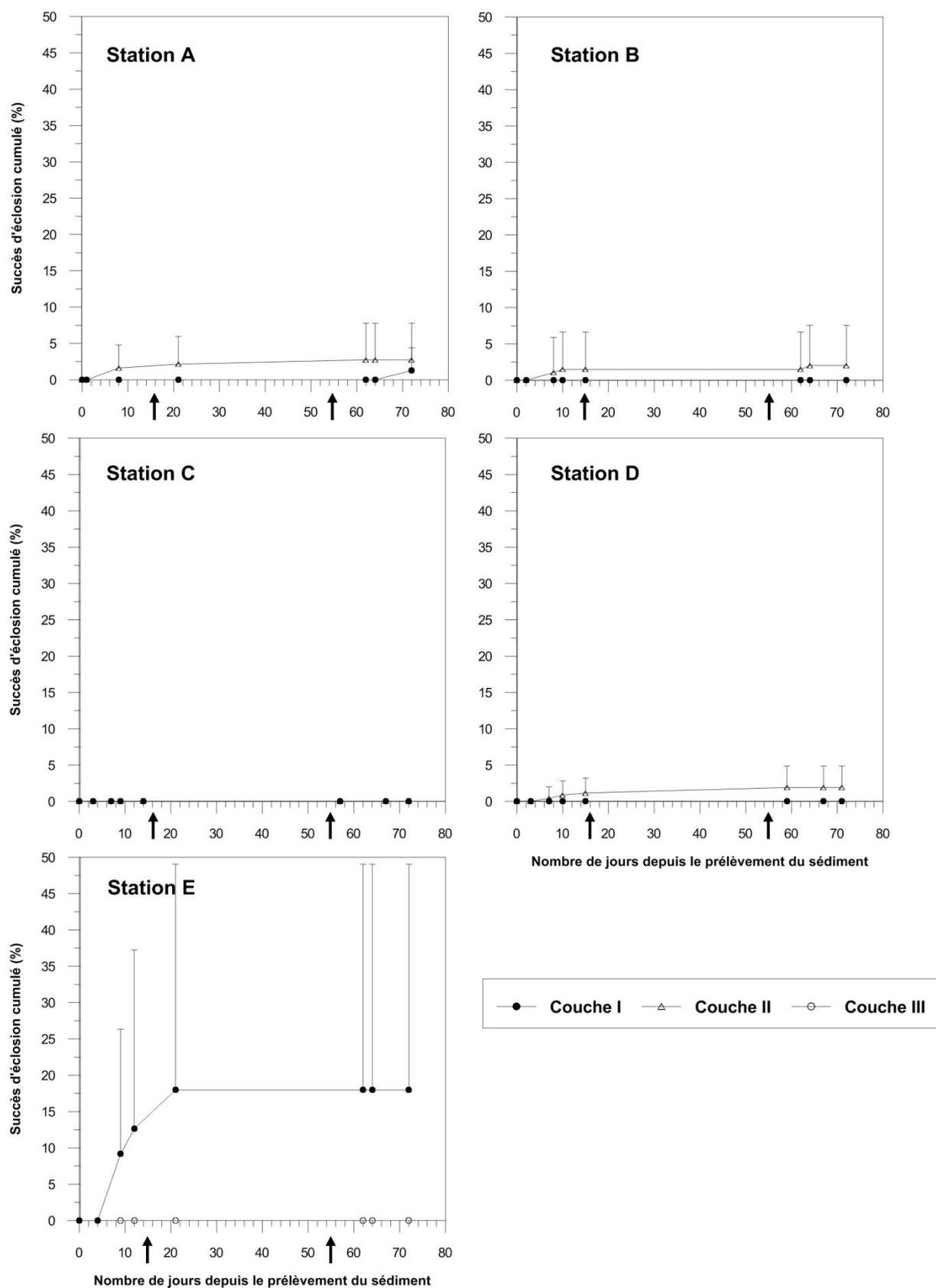


Figure 3 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches et des répliqués des 5 stations de la campagne ZOOT3 (septembre 2008). L'intervalle situé entre les 2 flèches (~ 1 mois) est la période pendant laquelle les œufs ont été placés à basse température (4-5 °C).

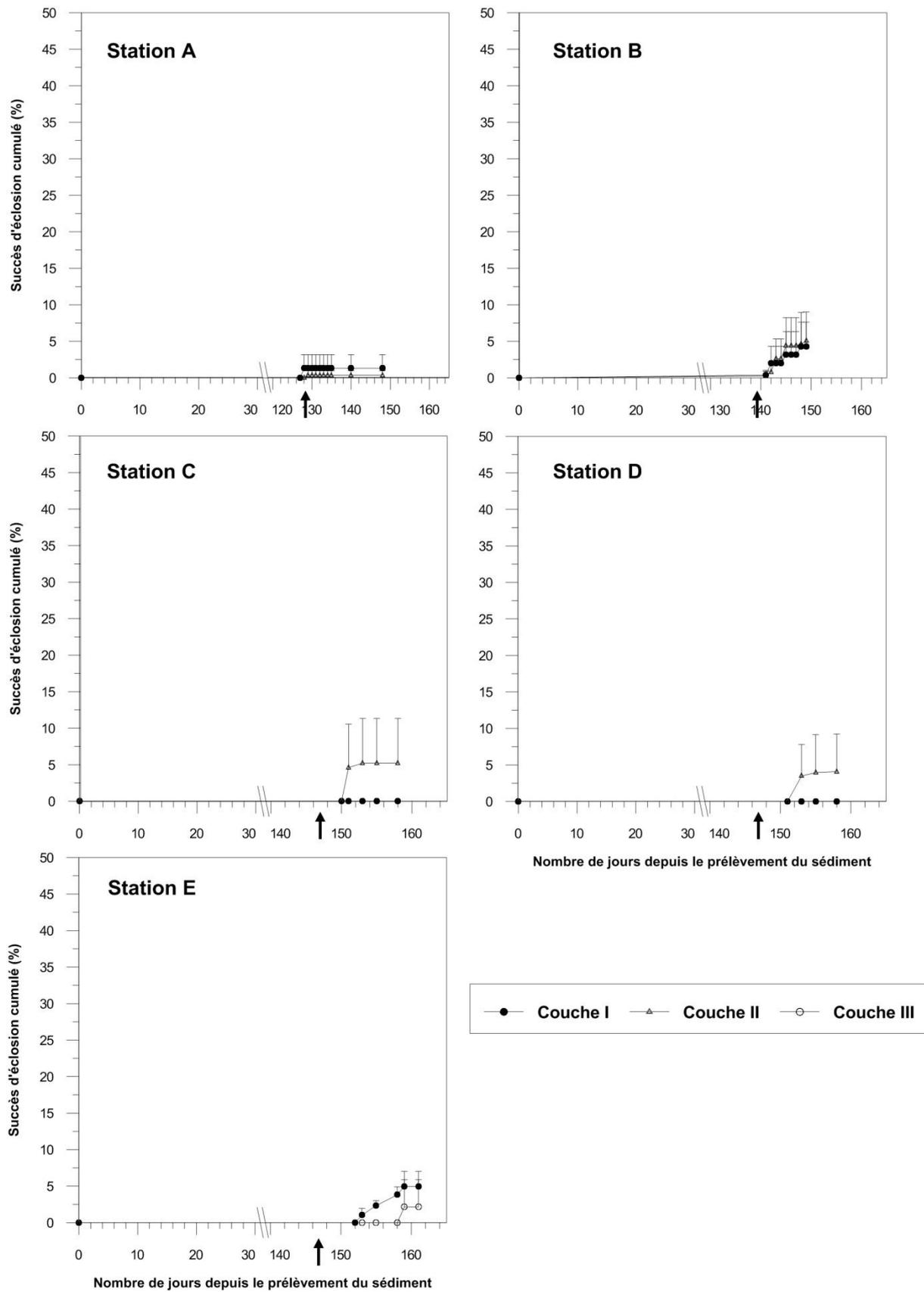


Figure 4 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches des 5 stations de la campagne ZOOT3 (septembre 2008) après un stockage de 4 mois des sédiments à basse température (4-5 °C).

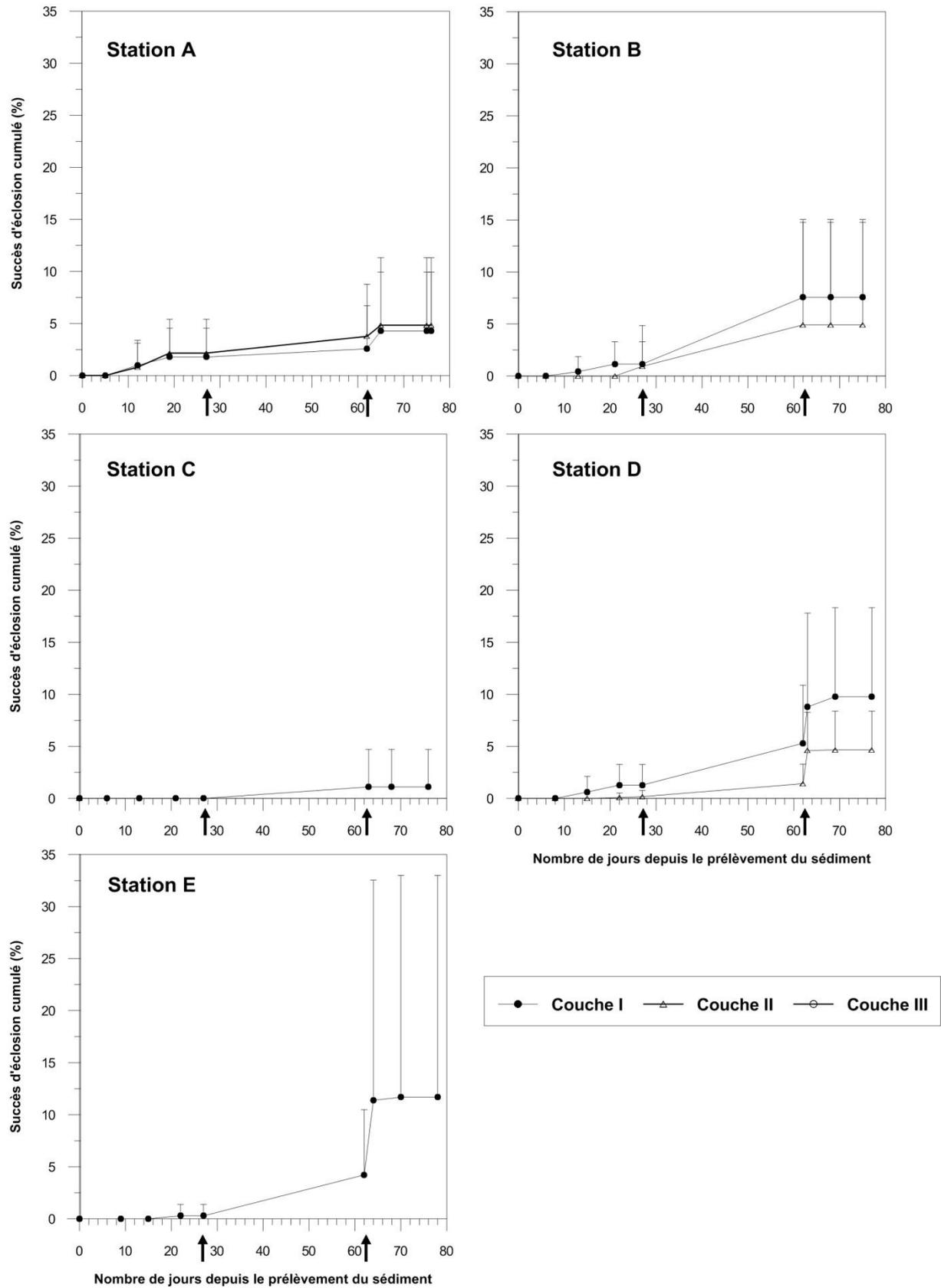


Figure 5 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches et des réplicats des 5 stations de la campagne ZOOT4 (novembre 2008). L'intervalle situé entre les 2 flèches (~ 1 mois) est la période pendant laquelle les œufs ont été placés à basse température.

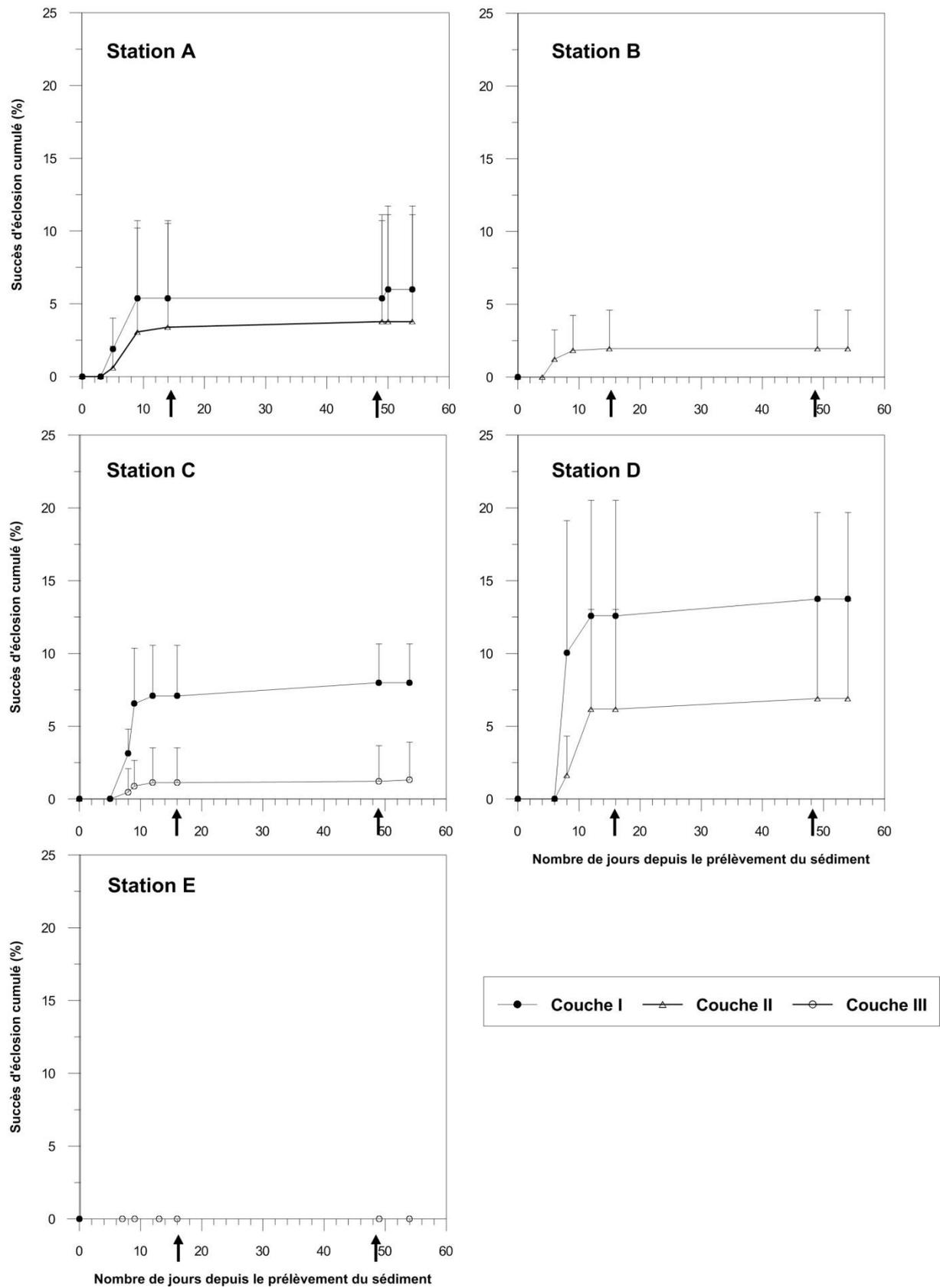


Figure 6 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches et des répliqués des 5 stations de la campagne ZOOT5 (février 2009). L'intervalle situé entre les 2 flèches (~ 1 mois) est la période pendant laquelle les œufs ont été placés à basse température.

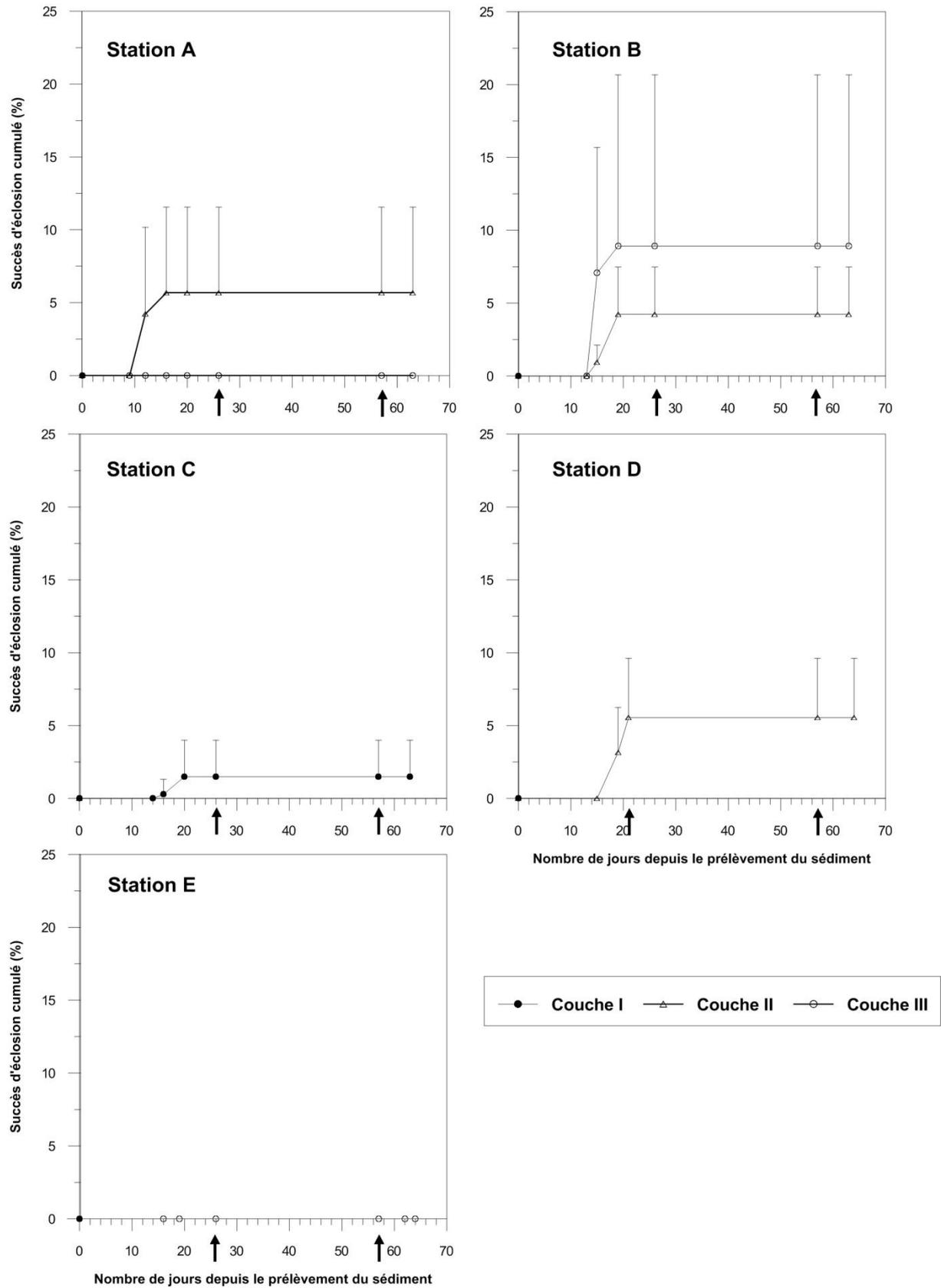


Figure 7 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches et des réplicats des 5 stations de la campagne ZOOT6 (avril 2009). L'intervalle situé entre les 2 flèches (~ 1 mois) est la période pendant laquelle les œufs ont été placés à basse température.

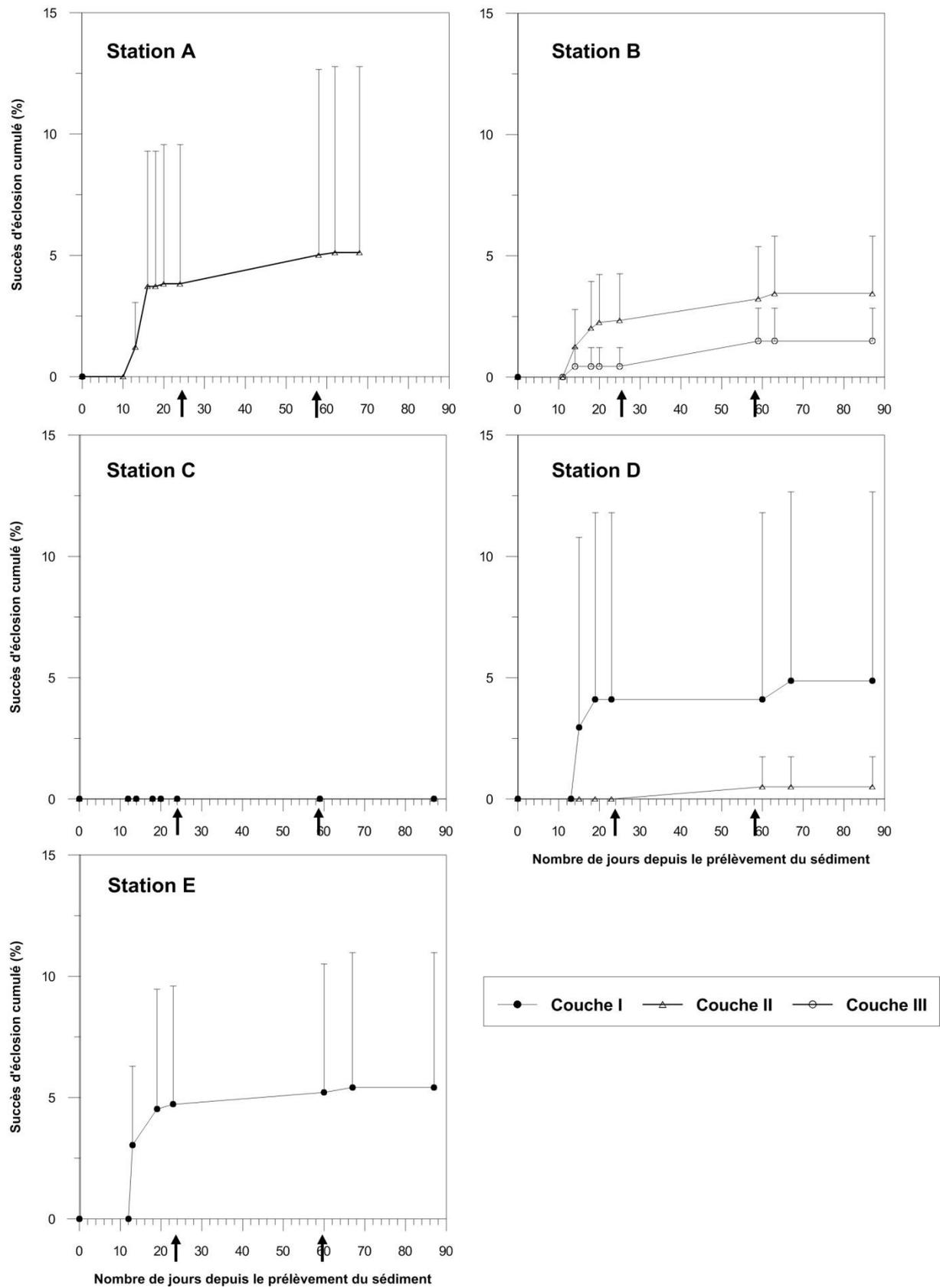


Figure 8 : Succès d'éclosion cumulée pour chacune des couches et des répliqués des 5 stations de la campagne ZOOT7 (juin 2009). L'intervalle situé entre les 2 flèches (~ 1 mois) est la période pendant laquelle les œufs ont été placés à basse température.