

# Preuve d'une meilleure dynamique du microphytobenthos dans les zones mixtes sable / boue que dans les plaines intertidales de sable pur ou de boue (estuaire de la Seine, Normandie, France)

Jérôme Morelle, Pascal Claquin, Francis Orvain

Publié: 6 août 2020 • <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211>

## Abstrait

Comprendre la dynamique de la biomasse microphytobenthos et les performances photosynthétiques dans les écosystèmes intertidaux permettra de faire progresser notre compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques afin d'optimiser les projets de gestion et de restauration écologiques. L'objectif principal de cette étude était d'étudier la biomasse microphytobenthique et les performances photosynthétiques en fonction des variabilités sédimentaires et environnementales de la gamme des habitats intertidaux dans l'estuaire aval de la Seine (Normandie, France). Nos résultats mettent en évidence une biomasse plus élevée associée à des biofilms plus stratifiés et de meilleures performances photosynthétiques dans les zones caractérisées par un mélange sable / boue (40–60% de boue) par rapport aux environnements de sable pur ou de boue pure. Ce type de sédiment offre probablement un compromis efficace entre les caractéristiques favorables des deux types de sédiments (sable et boue) en ce qui concerne la pénétration de la lumière et l'accessibilité aux nutriments. De plus, les grandes quantités d'exopolysaccharides produites dans les mélanges sable / boue soulignent le rôle fonctionnel joué par le microphytobenthos dans la promotion de la stabilité des sédiments contre l'érosion. Ceci permet de montrer que malgré la forte augmentation de la teneur en sable de l'estuaire aval de la Seine, les plateaux intertidaux sont toujours productifs puisque la biomasse microphytobenthique, les performances photosynthétiques et la sécrétion d'exopolysaccharides sont les plus élevées dans les mélanges sable-boue. Cette étude souligne également l'impact des modifications de l'écosystème dues aux perturbations humaines et au changement climatique sur la dynamique des principaux producteurs primaires dans les estuaires.

**Citation:** Morelle J, Claquin P, Orvain F (2020) Preuve d'une meilleure dynamique du microphytobenthos dans les zones mixtes sable / boue que dans les plaines intertidales de sable pur ou de boue (estuaire de la Seine, Normandie, France). *PLoS ONE* 15 (8): e0237211. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211>

**Editeur:** Vanesa Magar, Centro de Investigacion Cientifica y de Educacion Superior de Ensenada Division de Fisica Aplicada, MEXIQUE

**Reçu:** 22 août 2019; **Accepté:** 22 juillet 2020; **Publié:** 6 août 2020

**Copyright:** © 2020 Morelle et al. Il s'agit d'un article en libre accès distribué sous les termes de la [licence d'attribution Creative Commons](#), qui permet une utilisation, une distribution et une reproduction sans restriction sur tout support, à condition que l'auteur et la source d'origine soient crédités.

**Disponibilité des données:** Toutes les données pertinentes se trouvent dans le manuscrit.

**Financement:** Ce travail a été soutenu par le projet GIP Seine-Aval PROUESSE; Identifiant de la convention: SAV2013-PROUESSE-1 <https://www.seine-aval.fr/>.

**Intérêts concurrents:** les auteurs ont déclaré qu'il n'y avait pas d'intérêts concurrents.

## introduction

Le microphytobenthos (MPB) est un assemblage de microalgues photosynthétiques et de cyanobactéries qui forment des biofilms dans les zones intertidales et subtidales [ 1 ]. Dans les zones à sédiments cohésifs, les biofilms sont généralement composés de diatomées épipéliques capables de migrer verticalement pour accéder aux réserves de nutriments et laisser la lumière pénétrer dans les sédiments [ 2 ]. En revanche, les diatomées épipsammiques vivent attachées aux grains de sédiments dans des zones caractérisées par un stress hydrodynamique plus élevé et des sables intrinsèquement mobiles, où la diversité du MPB et les stocks de biomasse sont plus faibles [ 3 ]. Le DPP est une source de nourriture essentielle pour les mangeurs de dépôts locaux qui supportent eux-mêmes les niveaux supérieurs du réseau trophique tels que les oiseaux et les poissons [ 4 ], mais après remise en suspension, est également une source de nourriture pour les suspensions locales [ 5 - 8 ], en particulier dans les systèmes d'eau peu profonde trouble [ 8 - 10 ]. Par conséquent, le MPB constitue un vaste réservoir d'organismes photosynthétiquement compétents qui contribuent de manière significative à la production primaire autochtone [ 11 - 13 ]. Par conséquent, la compréhension de la dynamique spatiale et temporelle du DPP intertidal en relation avec la variabilité biologique et environnementale est cruciale pour comprendre les écosystèmes côtiers, leur restauration et leur gestion.

Si la distribution de la biomasse par le DPP a été fréquemment étudiée dans des écosystèmes à grande échelle comme les estuaires ou les baies [ 6 , 14 - 18 ], les performances photosynthétiques des diatomées benthiques ont rarement été étudiées à cette échelle [ 19 ]. Dans les systèmes estuariens, la dynamique saisonnière du DPP semble suivre la même tendance chaque année avec une faible variabilité interannuelle [ 17 ]. Ce schéma typique comprend des pics de biomasse au printemps et à l'automne [ 17 ]. Dans la littérature, il existe un consensus général sur le fait que la biomasse et la production microphytobenthiques varient en fonction de nombreux effets multifactoriels dont la température [ 20 ], l'irradiance [ 21 , 22 ], les concentrations de nutriments, les perturbations des sédiments, la remise en suspension induite par le vent [ 23 ], la bioturbation [ 24 ], la variation des marées [ 25 ] et la pression de pâturage par la faune benthique surtout en été [ 26 - 30 ]. De plus, les interactions entre les processus biologiques et physiologiques peuvent être fortement affectées par la modification anthropique des

écosystèmes naturels [ 31 ]. Malgré ces effets multifactoriels, les principaux changements temporels qui régulent les taux de production de DPP sont saisonniers, entraînés par les effets de la température [ 20 , 32 ] mais aussi par des gradients spatiaux et temporels de la disponibilité de la lumière, en particulier parce que les sites intertidaux sont soumis à un éclairage diélectrique médié par l'immersion de marée [ 1 ], et à des gradients d'irradiance verticaux abrupts dans les sédiments [ 33 ] qui diffèrent selon les modèles de granulométrie spatiale. Par conséquent, malgré le fait que la teneur en chlorophylle *a* peut être mesurée jusqu'à une profondeur de plusieurs centimètres, la zone euphotique est très limitée dans les millimètres supérieurs [ 34 - 37 ]. Pour faire face à la grande quantité de lumière qui peut se produire à la surface des vasières intertidales lors de l'émersion (jusqu'à 2000  $\mu\text{mol}$  de photons  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), les diatomées épipéliques migrent verticalement à l'aide de sécrétions d'exopolysaccharides [ 38 ] pour optimiser la photosynthèse [ 2 , 21 , 39 , 40 ] et éviter la dégradation de leurs photosystèmes due à une exposition excessive à la lumière [ 21 , 22 , 41 ]. Par conséquent, une organisation verticale différente de la biomasse du DPP, qui dépend également de la taille des grains de sédiment [ 42 ], du mélange hydrodynamique et de la bioturbation [ 43 , 44 ], doit être soigneusement évaluée lors de l'étude de l'activité du DPP en réponse à des perturbations physiques ou à la prédation [ 45 , 46 ].

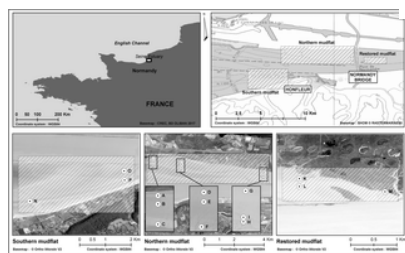
En raison de l'importance du microphytobenthos dans les bassins de producteurs primaires autochtones des systèmes estuariens, l'objectif principal de cette étude était d'estimer sa dynamique spatiale dans l'estuaire de la Seine (Normandie, France) [ 47 ] qui n'avait jamais été étudiée auparavant dans cet écosystème majeur. Relié à l'un des plus grands centres urbains d'Europe (Paris et un bassin versant de 67 000  $\text{km}^2$ ), l'estuaire de la Seine est un écosystème très dynamique en termes de forçage physique [ 48 , 49 ] et est exposé à de fortes perturbations humaines [ 50 , 51 ]. Les trois vasières présentes le long du gradient de salinité de l'estuaire en aval ont été étudiées en deux mois contrastés (septembre et avril) pour estimer la biomasse et la dynamique des performances photosynthétiques du compartiment microphytobenthique. Notre plan d'échantillonnage nous a permis de considérer plusieurs caractéristiques de l'habitat (du sable pur à la boue pure) et plusieurs gradients (de l'estran supérieur à l'estran inférieur, de l'amont à l'aval).

## matériel et méthodes

Pour chaque vasière étudiée, tous les prélèvements ont été effectués avec l'accord et en présence d'un représentant de la Réserve «maison de l'estuaire», Thomas Lecarpentier, qui a été notre interlocuteur tout au long du projet. Aucune autre autorisation n'était requise et cette étude sur le terrain ne portait pas sur des espèces en danger ou protégées.

### Site d'étude et échantillonnage

L'échantillonnage a été réalisé sur les trois vasières situées le long du gradient de salinité de l'estuaire en aval de la Seine ( [figure 1](#) ). Les trois vasières sont caractérisées par une structure sédimentaire différente: la vasière sud est majoritairement sablonneuse, la vasière nord est un mélange de sable et de boue, et la vasière restaurée (correspondant à une zone modifiée artificiellement en amont du «Pont de Normandie» restaurée après extension du port lorsque le site est devenu une réserve naturelle nationale) est essentiellement boueux. Quinze sites ont été étudiés successivement à travers ces vasières ( [Fig 1](#) ) en septembre 2014 et avril 2015.

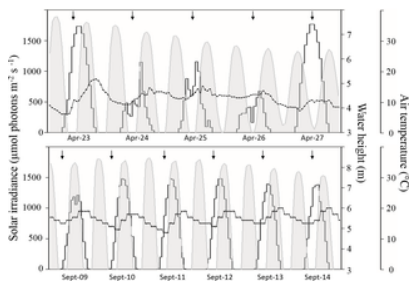


**Fig 1. Localisation de l'estuaire de la Seine (Normandie, Manche, France).**

Les 15 sites d'échantillonnage dans les trois zones respectives: (i) la vasière nord (trois radiales: A, B, C-D, E, F-G, H, I), (ii) la vasière restaurée (K, L, & M) et (iii) la vasière sud (N, O, & P).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211.g001>

Lors des relevés, l'irradiance solaire a varié cycliquement jusqu'à 1 482 photons  $\mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en septembre et jusqu'à 1 768 photons  $\mu\text{mol} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en avril. Les températures étaient relativement constantes au cours de chaque campagne, en moyenne  $16,5 \pm 1,9$  °C en septembre et  $11,2 \pm 2,4$  °C en avril ( [Fig.2](#) ). Les sites ont été échantillonnés successivement tout au long de la semaine pendant la période d'émersion diurne et tous les paramètres ont été mesurés dans un carré de 1 x 1 m choisi au hasard sur chaque site. Avant l'échantillonnage des carottes, les performances photosynthétiques ont été mesurées en effectuant des courbes de lumière rapides à l'aide d'un fluoromètre à fibre PAM à trois emplacements aléatoires à l'intérieur du carré. À l'intérieur du carré, trois carottes (20 cm de diamètre x 1 cm de profondeur) ont été échantillonnées pour déterminer la taille des grains, la teneur en eau, la masse volumétrique, la densité apparente sèche, l'atténuation spécifique des sédiments du coefficient de lumière et les paramètres biologiques, c'est-à-dire exopolysaccharides, matière organique, chlorophylle *une*, et contenu phéopigmentaire. Après avoir été soigneusement homogénéisé, le sédiment a été divisé en flacons à l'aide de seringues coupées (pour contrôler le volume de sédiment prélevé) et stocké à -20 °C jusqu'à l'analyse de chaque paramètre. Pour déterminer la distribution verticale de la chlorophylle *a*, trois mini-noyaux (1,2 cm de diamètre jusqu'à une profondeur de 2 cm) ont été prélevés très près des emplacements de mesure PAM. Les mini-noyaux ont été immédiatement congelés sur le terrain en utilisant de la vapeur d'azote liquide, transportés au laboratoire et stockés à -80 °C jusqu'à l'analyse.



**Fig 2. Variations des paramètres environnementaux au cours des enquêtes.**

L'échantillonnage d'avril est indiqué en haut et l'échantillonnage de septembre en bas. Les histogrammes représentent l'irradiance solaire (photons  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), les zones grises représentent la hauteur de l'eau (m) et la ligne reliant les symboles carrés représente les températures de l'air ( $^{\circ}\text{C}$ ). Les flèches noires représentent la période d'émergence diurne pendant laquelle les échantillons ont été prélevés.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211.g002>

#### Paramètres sédimentaires

A chaque site, 20 ml de sédiment frais obtenu à partir des carottes (20 x 1 cm) ont été pesés en trois répétitions pour calculer les valeurs de masse volumétrique (en  $\text{kg L}^{-1}$ ). Chaque réplicat a ensuite été séché dans une étuve à  $60^{\circ}\text{C}$  pendant trois jours et la teneur en eau ( $\omega$ ; %) a été déterminée comme le pourcentage d'eau perdue par rapport au poids sec total. La densité apparente sèche ( $C_{\text{sed}}$ ,  $\text{kg m}^{-3}$ ) a été estimée en utilisant la teneur en eau ( $\omega$ ; %) et la densité des grains ( $\gamma_s$ ;  $\text{kg m}^{-3}$ ) selon l'équation (1).

$$C_{\text{sed}} = \frac{(\gamma_s \times 1000)}{\frac{\omega}{100} \times \gamma_s + 1000} \quad (1)$$

Pour déterminer la granulométrie des particules, 5 ml de sédiment des carottes (20 x 1 cm) ont été digérés dans du peroxyde d'hydrogène à 6% pendant 48 h pour éliminer la matière organique. La distribution granulométrique a ensuite été mesurée sur des sous-échantillons à l'aide d'un analyseur granulométrique LS Coulter. La fraction de sédiments de boue (c'est-à-dire la teneur en boue) a été estimée comme le pourcentage de particules de limon <63  $\mu\text{m}$  (% fin) et le diamètre médian de la taille des grains a été estimé à partir de l'histogramme en pourcentage cumulatif.

Le coefficient d'atténuation de la lumière dans les sédiments ( $k^*_{d(\text{sed})}$  en  $\text{mm}^{-1}$ ) a été déterminé pour les 15 sites échantillonnés en septembre 2014 en trois répétitions par site. Dans les plaques multi-puits, 9 puits par réplicat contenant 200  $\mu\text{l}$  d'eau milliQ ont été prudemment remplis de sédiments secs provenant des carottes (20 x 1 cm) pour obtenir différentes épaisseurs de sédiments (25, 50, 75, 100, 125, 150, 200 et 400  $\mu\text{m}$ ). Pour obtenir ces épaisseurs, un poids (mg) a été déterminé pour chaque puits en considérant le volume du puits ( $\text{cm}^3$ ) et la densité apparente sèche mesurée ( $C_{\text{sed}}$ ;  $\text{g cm}^{-3}$ ). L'épaisseur exacte a ensuite été corrigée en fonction du poids mesuré. Une fois le sédiment déposé de manière homogène au fond du puits, l'absorbance lumineuse a été lue à la même longueur d'onde que le fluoromètre fibre-PAM (460 nm; cf. 2.3.3) en utilisant un lecteur de microplaques fluorescentes FlexStation™ (Molecular Devices, Sunnyvale, CA, ETATS-UNIS). Ensuite,  $k^*_{d(\text{sed})}$  a été déterminé pour chaque échantillon en utilisant une régression exponentielle sur les courbes d'absorbance en fonction de l'épaisseur selon l'Eq. 2 où  $k^*_{d(\text{sed})}$  est représenté par le coefficient  $a$ .

$$y = e^{-ax} \quad (2)$$

#### Paramètres biologiques

Teneur en chlorophylle  $a$  et en phéopigment.

Pour calculer la teneur en chlorophylle  $a$  (chl  $a$  en  $\mu\text{g gDW}^{-1}$ ), trois répliques de 1,5 ml de sédiment frais provenant des carottes (20 x 1 cm) ont été échantillonnées et lyophilisées. Ensuite, 1 g de sédiment de chaque réplique a été pesé et les pigments ont été extraits dans 10 ml d'acétone à 90% pendant 18 h sous mélange continu par rotation automatique dans l'obscurité à  $4^{\circ}\text{C}$ . Après centrifugation ( $4^{\circ}\text{C}$ , 3000 rpm, 10 min), la fluorescence du surnageant a été mesurée à l'aide d'un fluoromètre Turner Trilogy (Turner Designs, Sunnyvale, Californie, USA) avant et après acidification (10  $\mu\text{l}$  d'HCl, 0,3 M pour 1 ml d'échantillon). Les valeurs Chl  $a$  (en  $\mu\text{g gDW}^{-1}$ ) et les teneurs en phéopigment ont ensuite été calculées à l'aide du [52] et converti en  $\text{mg m}^{-2}$  en utilisant la densité sèche du sédiment en considérant une profondeur d'échantillon de 1 cm [53]. Les teneurs en phéopigments ont été transformées en pourcentage en calculant le rapport suivant:

$$[\text{Pheo content}] / ([\text{Pheo content}] + \text{Chl } a \text{ content}) \times 100.$$

Profils verticaux de la biomasse.

Pour examiner la distribution verticale de la chlorophylle  $a$ , les mini-carottes échantillonnées ont été découpées en tranches à l'aide d'un microtome à congélation ( $-25^{\circ}\text{C}$ ) dans les deux semaines suivant l'échantillonnage. Onze intervalles de profondeur ont été découpés: 0–200; 200–400; 400–600; 600–800; 800 à 1 000; 1 800 à 2 000; 2 800 à 3 000; 3 800 à 4 000; 5 800 à 6 000; 7 800 à 8 000 et 9 800 à 10 000  $\mu\text{m}$ . Chaque section tranchée a été placée dans un tube Eppendorf pré-pesé et lyophilisée. La masse sèche a été mesurée et la fluorescence de chl  $a$  a été mesurée en utilisant un fluorimètre TurnerTD-700 selon la méthode de [54].

Pour comparer la stratification du biofilm sur les profils de profondeur chl  $a$ , un indice de structure du biofilm (BSI) a été calculé en divisant la valeur moyenne de chl  $a$  dans la couche supérieure (0–1000  $\mu\text{m}$ ) par la valeur moyenne dans la couche sous-jacente (1000–10 000  $\mu\text{m}$ ). De ce fait, BSI > 2 est caractéristique d'un biofilm stratifié (CHL significativement plus élevée d'une

concentration dans les couches supérieures) , et un BSI <2 a été plus caractéristique d'un profil homogène.

Paramètres photosynthétiques.

La fluorescence a été mesurée en triple sur chaque site en utilisant un fluoromètre Fiber-PAM (unité de commande PAM et unité de détection d'émetteur universel WATER-EDF; Walz, Effeltrich, Allemagne). La distance entre la pointe de la sonde à fibre optique et la surface du sédiment a été maintenue constante à 2 mm pour chaque mesure à l'aide d'un porte-burette dont la base était enfouie dans le sédiment. Un adaptateur circulaire sombre de 4 cm de diamètre (fourni avec l'appareil) fixé autour de la fibre optique a isolé l'échantillon de la lumière naturelle et nous a permis de contrôler la longueur de l'adaptation à l'obscurité avant la mesure. Le signal de fond a été mesuré dans la couche profonde de sédiments (20 à 30 cm) sur le site en l'absence de cellules photosynthétiques actives et a été automatiquement soustrait des valeurs de fluorescence.

Après 5 min d'adaptation à l'obscurité, qui est un compromis entre l'oxydation du pool de Quinone et la migration verticale des cellules microphytobenthiques en profondeur [ 55 ], des courbes de lumière rapides (RLC) ont été réalisées. Pendant le RLC, l'échantillon a été excité par une lumière de mesure basse fréquence (photons  $1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 470 nm, fréquence 0,6 kHz) pour déterminer le niveau initial de fluorescence ( $F_0$ ). La fluorescence maximale ( $F_M$ ) a ensuite été obtenue à l'aide d'une impulsion lumineuse saturante ( $0,6 \text{ s}, > 10\,000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 460 nm), permettant de réduire les pools de Quinone A, Quinone B et une partie des pools de plastoquinone. Le rendement quantique effectif maximal du PSII [ 56 ] A ensuite été estimée comme  $F_V / F_M = (F_M - F_0) / F_M$ . Par la suite, chaque réplique a été exposée à neuf étapes d'irradiance actinique (E: 0 à  $929 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en septembre 2014 et 0 à  $2309 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en avril 2015) pendant 30 secondes à chaque étape. A chaque étape de lumière actinique, une fluorescence en régime permanent ( $F_S$ ) et une nouvelle fluorescence maximale ( $F_M'$ ) ont été mesurées pour permettre le calcul du rendement quantique effectif de PSII ( $\Delta F / F_M'$ ). Les taux de transport d'électrons relatifs (unités relatives) ont ensuite été calculés pour chaque étape de lumière actinique ( $rETR = \Delta F / F_M' \times E$ ).

Pour tenir compte de l'atténuation de la lumière et de la fluorescence dans les sédiments, l'outil développé par Morelle *et al.* (2018a) a été utilisé pour corriger chaque RLC, en considérant le chl *un* profil de profondeur, la granulométrie et le coefficient d'atténuation de la lumière ( $k^*_{d(\text{sed})}$ ) obtenus comme décrit précédemment.

L'efficacité lumineuse maximale ( $\alpha$ ; unité rel.) Et le taux de transport d'électrons maximal relatif ( $rETR_{\text{max}}$ ; unité rel.) Ont été estimés à partir des courbes corrigées en utilisant l'ajustement Eq 3 [ 57 ] et l'intensité de saturation lumineuse ( $E_k$ ; photons  $\mu\text{mol. M}^{-2} . \text{S}^{-1}$ ) a été calculé comme étant  $E_k = rETR_{\text{max}} / \alpha$ .

$$rETR = rETR_{\text{max}} \times (1 - e^{-\frac{\alpha}{rETR_{\text{max}}-E}})$$
 (3)

La dissipation thermique de l'énergie lumineuse absorbée en excès correspondant à l'extinction non photochimique (NPQ) de la fluorescence a également été calculée comme  $NPQ = (F_M - F_M') / F_M'$  et l'ajustement Eq 4 [ 58 ] a été utilisé pour estimer le valeur NPQ maximale atteinte pendant la courbe de lumière ( $NPQ_{\text{max}}$ ) et le niveau d'irradiance pour lequel NPQ atteint 50% de  $NPQ_{\text{max}}$  ( $E_{50}$ ;  $\mu\text{mol photons. m}^{-2} . \text{s}^{-1}$ ).

$$NPQ(E) = NPQ_{\text{max}} \times \frac{E^n}{E_{50}^n + E^n}$$
 (4)

où  $n$  est le coefficient de Hill, caractérisant la sigmoïdité de la courbe.

Pour comparer les réponses lumineuses de NPQ et ETR, la fraction de NPQ formée lorsque l'ETR approche de la saturation (c'est-à-dire lorsque  $E = E_k$ ) a été calculée à l'aide des indices  $E_{50} / E_k$  et  $NPQ_{E_k} = NPQ(E_k) / NPQ_{\text{max}}$  [ 58 ].

Exopolysaccharides.

Le plus rapidement possible après le prélèvement, les exopolysaccharides (EPS) ont été extraits de 5 mL de sédiment frais homogénéisé placé dans des tubes de centrifugation (15 mL) avec 5 mL d'eau de mer artificielle. Après 1 heure d'incubation dans un agitateur rotatif, les tubes ont été centrifugés à 3000 tr / min pendant 10 min à 4 ° C et les surnageants contenant des exopolysaccharides colloïdaux ont été collectés et placés dans un nouveau tube de centrifugation. Le culot a été utilisé pour extraire l'EPS lié avec 5 ml d'eau de mer artificielle et ~ 1 g de résine cationique activée (Dowex Marathon C, Na +; Sigma-Aldrich). Après remise en suspension et une heure d'incubation dans un agitateur rotatif, les tubes ont été centrifugés à 3000 tr / min pendant 10 min à 4 ° C et les surnageants ont été recueillis. Dans les deux fractions, Les EPS de poids moléculaire élevé et bas (respectivement HMW et LMW EPS) ont été séparés par incubation des surnageants dans l'éthanol (concentration finale à 70%) pendant 16 heures à -20 ° C. Après centrifugation à 3000 tr / min pendant 30 min à 4 ° C, les LMW EPS, présents dans le surnageant, ont été jetés tandis que les HMW EPS dans le culot ont été séchés à 60 ° C dans un bain sec sous flux d'air pendant 6 à 48 heures. Les échantillons séchés ont été mis en suspension dans 3 ml d'eau milliQ pour la quantification des glucides et des protéines. Les teneurs en glucides ont été estimées en utilisant de l'acide sulfurique et du phénol avec du glucose comme standard [ Les échantillons séchés ont été mis en suspension dans 3 ml d'eau milliQ pour la quantification des glucides et des protéines. Les teneurs en glucides ont été estimées en utilisant de l'acide sulfurique et du phénol avec du glucose comme standard [ Les échantillons séchés ont été mis en suspension dans 3 ml d'eau milliQ pour la quantification des glucides et des protéines. Les teneurs en glucides ont été estimées en utilisant de l'acide sulfurique et du phénol avec du glucose comme standard [ 59 ]. Les teneurs en protéines ont été estimées en utilisant le dosage de Bradford avec de l'albumine sérique bovine (BSA) comme standard [ 60 ].

Matière organique.

Le contenu organique des échantillons de sédiments a été estimé en calculant la perte de poids après calcination (450 ° C; 4 h) des échantillons secs obtenus après caractérisation des paramètres sédimentaires décrits ci-dessus.

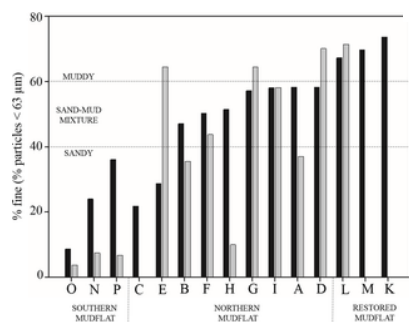
analyses statistiques

Tous les traitements des données de fluorescence ont été réalisés en utilisant MATLAB [ 46 ] et les tests statistiques cités ci-dessous ont été réalisés en utilisant SigmaPlot ou R Software. De multiples régressions ont été effectuées pour estimer quels paramètres ont influencé la dynamique des paramètres biologiques. Les corrélations entre les paramètres ont été testées à l'aide des tests de corrélation de Pearson. Après avoir testé les conditions d'application (normalité des résidus, homoscedasticité), une ANOVA (AOV) a été utilisée (ou le test non paramétrique de Kruskal-Wallis (KT) lorsque les conditions n'étaient pas valides) pour estimer les différences significatives entre les sites. Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée sur l'ensemble de données à l'aide des packages «MissMDA» et «FactoMineR» de R Software.

## Résultats

### Paramètres sédimentaires

La vasière sud qui comprenait les sites O, N et P ( *figure 1* ), était caractérisée par des sédiments sableux contenant moins de 36,1% de particules fines en septembre et moins de 7,44% en avril ( *figure 3* ). Cette forte teneur en sable est principalement due au niveau élevé de perturbations physiques liées au courant dominant à l'intérieur de l'estuaire orienté NO [ 48 , 61]. Bien qu'ils soient situés sur la vasière nord, les sites C et E en septembre et B et H en avril peuvent également être considérés comme des sites sableux contenant moins de 40% de particules fines. La fosse située dans la zone intertidale nord pourrait entraîner le balayage des fines particules par le fort écoulement expliquant ainsi la présence de ces zones sablonneuses. Les sites K, L et M peuvent être considérés comme des sites boueux avec plus de 67,3% de particules fines en été. De même, le site L était caractérisé par 71,4% de boue fine au printemps. Tous ces sites sont situés dans la vasière restaurée, une zone protégée à faible débit qui se caractérise par l'accumulation de fines particules. Tous les autres sites ont été considérés comme des mélanges sable-boue avec un pourcentage de particules fines compris entre 47,1% et 64,5%. Sites K, Les échantillons M et C n'ont pas été échantillonnés en avril en raison de difficultés d'accès au site et de problèmes techniques avec l'équipement d'échantillonnage. Le pourcentage plus élevé de particules fines en septembre qu'en avril sur chaque site peut s'expliquer par des conditions hydrodynamiques plus calmes et une réduction du stress du vent en été. En effet, l'augmentation du débit de la rivière en hiver combinée au régime de vagues plus élevé expliquent la diminution de la teneur en particules fines observée au printemps surtout à la limite inférieure de l'estran.

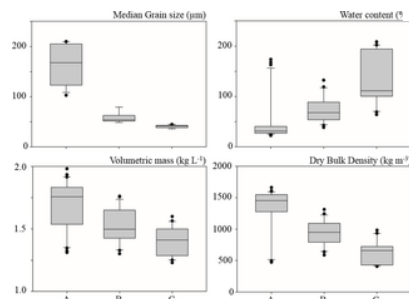


**Fig 3. Histogramme de la proportion granulométrique en% fin (<63 µm) à chaque site d'échantillonnage.**

Les barres noires représentent les valeurs en septembre et les barres grises en avril. Les sites ont été définis comme sableux avec une teneur en boue <40% et comme boueux avec une teneur en boue >60%.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211.g003>

Comme prévu, les autres paramètres sédimentaires étaient corrélés à la taille des grains. La corrélation était élevée pour la teneur en eau (corrélation de Pearson: 0,64; valeur p <0,001) avec de faibles pourcentages (entre 20% et 40%) sur les sites sablonneux et des pourcentages élevés (jusqu'à 200%) sur des sites boueux ( *Fig 4* ). Inversement, la masse volumétrique (corrélation de Pearson: -0,73; valeur p <0,001) et la densité apparente sèche (corrélation de Pearson: -0,78; valeur p <0,001) étaient plus élevées sur les sites sableux (jusqu'à plus de 1,8 kg L<sup>-1</sup> et 1500 kg m<sup>-3</sup> respectivement) et moins dans les zones boueuses (moins de 1,3 kg L<sup>-1</sup> et 500 kg m<sup>-3</sup> respectivement).



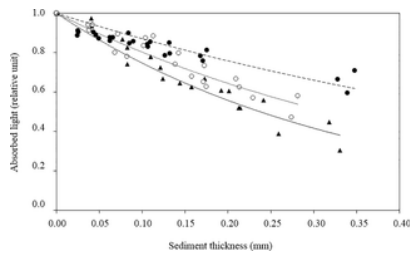
**Fig 4. Boîte à moustaches des paramètres sédimentaires en fonction du type de sédiment.**

Trois classes ont été distinguées au cours des deux mois: A. Sites sableux (% fin <40%), B. Mélange sable-boue (% fin compris entre 40 et 60%) et C. Sites boueux (% fin > 60%).

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211.g004>

Comme l'explique la pénétration plus profonde de la lumière dans les sédiments sableux que dans les sédiments vaseux, les coefficients d'atténuation de la lumière ( $k^*_{d(sed)}$ ) étaient inversement proportionnels à la taille médiane des grains en septembre (régression linéaire;  $R^2 = 0,61$ ;  $p < 0,001$ ) selon l'équation  $k^*_{d(sed)} = -0,0122 \times \text{Médiane} + 4,89$ . De faibles valeurs (<3 mm<sup>-1</sup>)

représentatives d'une extinction lente de la lumière ont été enregistrées sur des sites sableux. Les valeurs variaient de 3,32 à 5,36 mm<sup>-1</sup> aux autres sites, indiquant des coefficients d'atténuation rapides et variables de la lumière dans les zones intertidales où de fines particules de sédiments se sont accumulées (figure 5 ; tableau 1). Comme nous n'avons pas pu mesurer le k \* d (sed) en avril, l'équation précédente a été utilisée pour estimer les valeurs printanières.



**Fig 5. L'absorbance de la lumière en fonction de l'épaisseur des sédiments et du pourcentage de contenu à grains fins a permis d'estimer le coefficient d'atténuation de la lumière ( $k * d$  (sed); mm<sup>-1</sup>).**  
 Triangles noirs: sites d'échantillonnage O (8,61%), cercles blancs: H (51,50%); cercles noirs: M (69,70%).  $k * d$  (sed) est défini comme le coefficient a de l'équation  $y = e^{-ax}$ . Ici, les coefficients obtenus pour O, H et M étaient respectivement de 2,35, 3,68 et 4,76 mm<sup>-1</sup>.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211.g005>

Site	Date	Séd	BSI	K <sub>d</sub>	K <sub>d</sub> (sed)	%Phaeo	%Pheo	%Chl	SEPTEMBRE									
									Chl	Phaeo	Pheo	SPC	STC	SPD	STD	SPD	STD	SPD
O	8.01.19	2.15	16.95	0.68	0.42	0.15	0.12	11.92	0.0002	0.001	0.01	220.47	10.90	0.02				
P	20.07.19	2.75	78.30	1.39	0.97	0.30	0.26	11.84	0.0002	0.001	0.01	213.87	26.30	0.02				
N	20.08.19	5.02	76.20	1.08	0.75	0.22	0.19	10.81	0.0002	0.001	0.01	216.71	13.50	0.02				
C	20.08.19	2.75	78.30	0.75	0.50	0.16	0.14	10.80	0.0002	0.001	0.01	213.87	26.30	0.02				
H	10.09.19	1.02	79.20	1.14	0.71	0.22	0.19	10.81	0.0002	0.001	0.01	216.71	13.50	0.02				
M	07.07.19	1.98	74.00	1.87	1.00	0.27	0.24	10.80	0.0002	0.001	0.01	216.71	13.50	0.02				
O	30.06.19	1.15	48.00	1.01	0.60	0.17	0.15	10.80	0.0002	0.001	0.01	216.71	13.50	0.02				
H	10.08.19	1.68	74.00	1.62	0.87	0.24	0.21	10.80	0.0002	0.001	0.01	216.71	13.50	0.02				
M	07.07.19	1.71	57.52	1.80	0.88	0.24	0.21	10.80	0.0002	0.001	0.01	216.71	13.50	0.02				
P	20.08.19	1.07	66.70	0.97	0.57	0.16	0.14	10.80	0.0002	0.001	0.01	216.71	13.50	0.02				
N	20.08.19	1.01	62.04	1.04	0.57	0.17	0.15	10.80	0.0002	0.001	0.01	216.71	13.50	0.02				
D	10.08.19	1.15	53.90	1.10	0.61	0.17	0.15	10.80	0.0002	0.001	0.01	216.71	13.50	0.02				
E	07.08.19	1.12	53.22	1.11	0.58	0.16	0.14	10.80	0.0002	0.001	0.01	216.71	13.50	0.02				
M	08.07.19	1.18	57.71	1.02	0.58	0.16	0.14	10.80	0.0002	0.001	0.01	216.71	13.50	0.02				
N	10.08.19	1.09	57.56	1.00	0.57	0.15	0.14	10.80	0.0002	0.001	0.01	216.71	13.50	0.02				

**Tableau 1. Valeurs de certains paramètres liés à la photosynthèse estimées pour chaque site d'échantillonnage en septembre et avril.**  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211.t001>

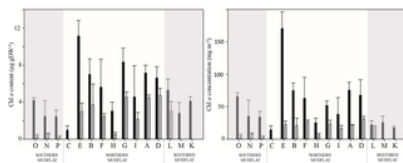
**Paramètres biologiques**

**Contenu organique.**

Au cours des deux mois, des teneurs organiques plus faibles ont été enregistrées dans la zone sableuse que dans les zones avec un mélange de sable et de boue et avec de la boue pure (tableau 1). En septembre, les pourcentages étaient faibles dans les vasières du sud et du nord et aucune différence significative n'a été observée entre les valeurs (valeur p = 0,23) comprises entre 0,2% et 2,2%. Les pourcentages significativement plus élevés (AOV; valeur p < 0,001) de contenu organique ont été mesurés dans la vasière restaurée avec des valeurs comprises entre 2,4% et 4,1%. En avril, les pourcentages étaient plus élevés qu'en septembre avec des valeurs comprises entre 1,1% et 2,4% dans la vasière sud, entre 1,4% et 8,3% dans la vasière nord et une valeur de 6,4% dans la vasière restaurée. Ainsi, des valeurs significativement plus faibles ont été mesurées dans la vasière sud que dans les deux autres (AOV; valeur p < 0,05) alors qu'aucune différence significative n'a été observée entre les vasières nord et restaurées (AOV; valeur p = 0,46).

Chlorophylle a contenu et distribution.

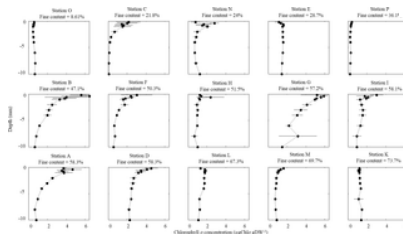
Les teneurs en chlorophylle a (chl a; µg gDW<sup>-1</sup>; figure 6) étaient plus élevées en septembre (allant de 0. à 11,15 µg gDW<sup>-1</sup>) qu'en avril (variant de 0,22 à 4,72 µg gDW<sup>-1</sup>). En septembre, la teneur en chl a la plus élevée a été mesurée au site E: 11,15 µg gDW<sup>-1</sup>, et la valeur la plus basse au site C: 0,96 µg gDW<sup>-1</sup>. En avril, la valeur la plus basse a été mesurée au site P (0,22 µg gDW<sup>-1</sup>) et la plus élevée au site D (4,72 µg gDW<sup>-1</sup>). Les valeurs les plus faibles ont toujours été enregistrées sur des sites caractérisés par des teneurs en particules fines < 30%. Ainsi, le chl a les valeurs de la vasière sud (sites O, P et N) étaient significativement inférieures à celles des vasières du nord au cours des deux saisons (AOV; valeurs p < 0,05) avec une moyenne pour les trois sites de 3,02 µg gDW<sup>-1</sup> en septembre et 0,36 µg gDW<sup>-1</sup> en avril. Dans les sites avec plus de 30% de teneurs en particules fines situées dans la vasière nord et dans la vasière restaurée, aucune différence significative n'a été trouvée dans les deux mois entre la teneur en chl a (AOV; valeurs p > 0,05) avec une moyenne de 5,46 ± 1,84 µg gDW<sup>-1</sup> en septembre et 3,51 ± 0,99 µg gDW<sup>-1</sup> en avril. Une relation négative a été trouvée entre la teneur en phéopigment (%) et la teneur en chl a (y = -5,1 x chl a + 89, R<sup>2</sup> = 0,61, N = 78; valeur p < 0,001).



**Fig 6. Histogramme de la teneur en chl a ( $\mu\text{g gDW}^{-1}$ ; à gauche) et de la concentration ( $\text{mg m}^{-2}$ ; à droite) pour chaque site d'échantillonnage.** Barres noires: valeurs pour les échantillons de septembre, barres grises: valeurs en avril. Les sites sont classés en fonction de leur pourcentage de particules fines ( Fig 2 ) et de leur emplacement sur les différentes vasières.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211.g006>

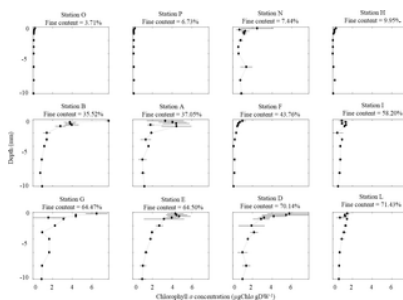
Les concentrations de chl a ( $\text{mg m}^{-2}$ ) variaient également dans l'espace ( Fig 6 ). En Septembre, le plus bas chl *une* teneur ( $14,17 \text{ mg m}^{-2}$ ) a été mesurée sur le site C et le plus élevé ( $170,72 \text{ mg m}^{-2}$ ) au site E. En Avril, les valeurs se situaient entre  $3,09 \text{ mg m}^{-2}$  sur le site P et  $31,06 \text{ mg m}^{-2}$  au site D.

En septembre, les schémas de profondeur du chl a variaient notamment d'un site à l'autre, révélant une variation marquée des caractéristiques du biofilm de MPB ( Fig 7 ). Des profils homogènes ont été observés au site le plus sableux O (8,61% de teneur en fines (fc)) dans la vasière sud et au site le plus boueux K (73,7% fc) dans la vasière restaurée. Une homogénéité a également été observée aux sites M (69,7% fc) et P (36,1% fc) mais avec des valeurs légèrement plus élevées dans les couches superficielles qu'en profondeur; inversement, des valeurs légèrement inférieures ont été observées dans les couches de surface aux sites L (67,3% fc), H (51,5% fc) et E (28,7% fc). L'autre chl a les profils ont montré des valeurs significativement plus élevées dans les couches supérieures (0–1 mm) qu'en profondeur (sites C, B, F, I et D). Pour les sites N (24% fc), G (57,2% fc) et A (58,3% fc), des valeurs plus élevées dans les couches supérieures (0–1 mm) qu'en profondeur ont été observées, mais avec une valeur plus faible dans la section supérieure que dans les autres couches supérieures ( Fig 7 ).



**Fig 7. Profil de profondeur verticale du chl a ( $\mu\text{g gDW}^{-1}$ ) à chaque site d'échantillonnage en septembre 2014.** Les barres horizontales représentent l'écart type ( $n = 3$ ).  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211.g007>

En avril ( Fig 8 ), des profils homogènes ont été observés au site le plus boueux L (71,43% fc) dans la vasière restaurée, et aux sites les plus sablonneux O et P (3,71% et 6,73% fc, respectivement) dans la vasière sud. Une homogénéité verticale a également été observée aux sites I (58,2% fc) et H (9,95% fc) dans la vasière nord. Aux sites E (64,5% fc) et A (37,05% fc), des valeurs plus élevées ont été enregistrées dans les couches supérieures (0–1 mm) qu'en profondeur, mais avec une valeur plus faible dans la section supérieure que dans les autres couches supérieures ( Fig 8 ). Les autres profils chl a présentaient des valeurs significativement plus élevées dans les couches supérieures (0–1 mm) qu'en profondeur (sites N, B, F, G et D).



**Fig 8. Profil de profondeur verticale du chl a ( $\mu\text{g gDW}^{-1}$ ) à chaque site d'échantillonnage en avril 2015.** Les barres horizontales représentent l'écart type ( $n = 3$ ).  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211.g008>

Les valeurs de BSI ( tableau 1 ) ont confirmé nos observations (figures 7 et 8 ) et nous ont permis de différencier l'homogène de la distribution verticale stratifiée de chl a . Ainsi, nous avons observé que les biofilms établis ( $\text{BSI} > 2$ ) étaient principalement localisés enregistrés dans la vasière nord où le sédiment était un mélange de sable et de boue. Seuls les sites O et H en Avril ont montré une forte valeur de BSI , mais un profil homogène clair, probablement en raison de chl très faible *une* concentration le long du profil.

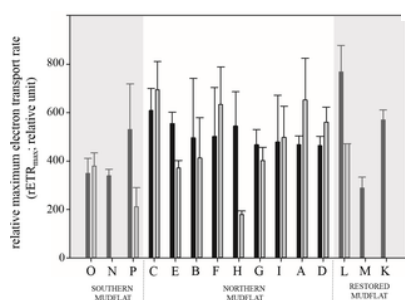
Paramètres photosynthétiques.



Le rendement quantique maximal de PSII ( $F_v / F_m$ ) variait de 0,30 à 0,71 avec une moyenne de  $0,53 \pm 0,11$  dans les deux mois ( [tableau 1](#) ). En septembre, les valeurs  $F_v / F_m$  étaient significativement plus faibles ( $<0,4$ ) sur les sites boueux (K, L et M) que sur les autres sites (AOV; valeurs  $p < 0,001$ ). En revanche, les valeurs  $F_v / F_m$  en avril étaient significativement plus faibles ( $<0,4$ ) sur plusieurs sites sableux (N, H et B) que sur les autres sites (AOV; valeurs  $p < 0,001$ ).

L'efficacité lumineuse maximale ( $\alpha$ ; unité relative) variait de 0,25 à 0,7 ( [tableau 1](#) ). Les valeurs les plus faibles ont été observées dans la vasière restaurée en septembre avec une valeur moyenne de  $0,3 \pm 0,1$  tandis que les autres sites des vasières nord et sud avaient une valeur moyenne de  $0,5 \pm 0,05$ . En avril, de faibles valeurs ont été observées aux sites B et H (respectivement  $0,3 \pm 0,03$  et  $0,4 \pm 0,06$ ) tandis que les autres sites avaient une valeur moyenne de  $0,6 \pm 0,05$ .

En septembre, les valeurs de  $rETR_{max}$  (unité relative) variaient entre 288,16 (site M) et 766,98 (site L) avec une hétérogénéité spatiale marquée ( [figure 9](#) ). En avril, les valeurs de  $rETR_{max}$  variaient entre 179,2 et 693,2 et étaient significativement plus faibles dans les sites les plus sablonneux (O, P, N et H) que dans les sites les plus boueux.



**Fig 9. Histogramme des taux relatifs de transport d'électrons ( $rETR_{max}$  ; unité relative) pour chaque site d'échantillonnage au cours des deux mois.**

Barres noires: valeurs en septembre; barres grises: valeurs en avril.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211.g009>

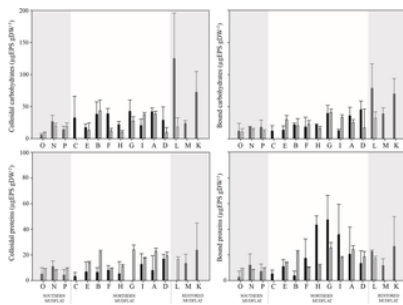
Le paramètre de saturation lumineuse ( photons  $E_k \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ) variait de 431 à plus de 3 200 photons  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  ( [tableau 1](#) ). Malgré une forte variabilité entre les sites, la valeur la plus élevée a été enregistrée dans l'un des sites les plus boueux (site L en septembre) tandis que la valeur la plus faible a été enregistrée dans l'un des sites les plus sablonneux (site N en avril). Nous avons enregistré des valeurs  $E_k$  significativement plus faibles dans la vasière sud que dans la vasière du nord en avril (AOV; valeur  $p < 0,01$ ) et une différence significative entre les valeurs  $E_k$  dans la vasière restaurée, qui étaient plus élevées que dans les deux autres vasières. en septembre (AOV; les deux  $p$ -value = 0,06).

La dissipation thermique maximale de l'énergie lumineuse absorbée en excès ( $NPQ_{max}$ ) variait de 0 à 68,5 ( [tableau 1](#) ). Le  $NPQ_{max}$  était significativement plus bas en avril qu'en septembre avec des valeurs moyennes respectives de  $1,2 \pm 0,9$  et  $11,1 \pm 13$ . Cependant, les valeurs élevées observées en septembre ( $> 9$ ) n'ont été observées que sur des sites sableux (O, C, N), et au site I. À l'exception de ces sites, le  $NPQ_{max}$  moyen était relativement faible avec une valeur moyenne de  $1,6 \pm 1,4$  pour les deux mois. Le paramètre  $n$ , correspondant au degré de sigmoïdité, variait selon les sites ( [tableau 1](#) ) avec des valeurs d'environ 1,0 ou légèrement inférieures (pas de sigmoïdité) et des valeurs supérieures à 3,0 (sigmoïdité très élevée). Les plus grandes différences ont été trouvées dans le niveau de lumière requis pour l'induction du NPQ (indiqué par le paramètre  $E_{50}$ ) qui variait entre 150 et des valeurs bien supérieures aux irradiances de croissance ( $> 5000 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), en particulier en septembre ( [Tableau 1](#) ). Cependant, les valeurs très élevées observées en septembre pourraient facilement être dues à un biais d'estimation avec des valeurs d'irradiance RLC trop faibles appliquées aux échantillons en septembre (jusqu'à  $929 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) par rapport à celles appliquées en avril (up à  $2309 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). En effet, en raison de ces valeurs trop faibles, le niveau de saturation  $rETR_{max}$  n'était pas vraiment atteint et l'estimation du modèle surestimait les deux valeurs des valeurs  $NPQ_{max}$  et  $E_{50}$ .

Exopolysaccharides.

Les EPS étaient composés de 63,3% de glucides et de 36,7% de protéines en proportions égales dans les fractions colloïdales et liées ( [Fig 10](#) ). Au cours des deux mois et dans chacune des quatre fractions d'EPS (protéines colloïdales et liées ou glucides), les concentrations étaient positivement corrélées avec la taille des grains des sédiments, et des concentrations d'EPS plus faibles ont été observées dans les zones sableuses que dans les zones plus boueuses. Concernant la teneur en glucides colloïdaux et liés, des concentrations significativement plus élevées ( $> 70 \mu\text{gEPS.gDW}^{-1}$ ) ont été observées en septembre dans la vasière restaurée que dans les deux autres. Aucune différence significative des teneurs en protéines colloïdales n'a été observée entre les mois alors que des concentrations plus élevées ( $> 35 \mu\text{gEPS.gDW}^{-1}$ ) des protéines liées ont été enregistrées en septembre plutôt qu'en avril aux sites G, H et I (caractérisés par entre 51 et 58% de particules fines). Des teneurs en protéines colloïdales et liées significativement plus faibles ont été observées dans la vasière sud par rapport aux deux autres. Des corrélations positives ont été observées entre la teneur en chl *a* et la concentration des différentes fractions d'EPS. Cependant, les ratios d'EPS par chl *par* unité étaient plus élevés en avril qu'en septembre dans la vasière sud avec un facteur 10 pour les protéines et 5 pour les glucides, mais étaient relativement similaires dans les deux autres vasières.

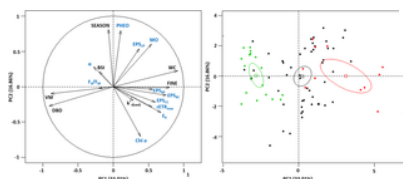




**Fig 10. Histogramme des concentrations d'exopolysaccharides ( $\mu\text{gEPS gDW}^{-1}$ ) à chaque site d'échantillonnage au cours des deux mois.** Avec colloïdal (à gauche) et lié (à droite) pour les glucides EPS (en haut) et les protéines EPS (en bas). Les barres noires représentent les valeurs de septembre et les barres grises les valeurs d'avril.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211.g010>

Relations entre les variables biologiques et environnementales.

Des analyses en composantes principales (ACP) ont été effectuées sur l'ensemble de données pour explorer les relations entre les paramètres biologiques et physiques (figure 11A). Les 1<sup>er</sup> et 2<sup>ème</sup> composantes expliquaient 49,87% de l'inertie totale tandis que le 3<sup>ème</sup> composant expliquait 12,32% de l'inertie totale. Les 1<sup>er</sup> composantes principales (PC1, 33,01% de la variance) représentent un axe sédimentaire typique avec les variables les plus élevées associées à des teneurs en particules fines (FINE; 10,74%) et la teneur en eau (WC; 14,12%) sur le côté droit de l'axe 1, et la masse volumétrique (VM; 13,33%) et la densité apparente sèche (DBD; 14,01%) sur le côté gauche de l'axe 1. Les glucides EPS (EPS<sub>BC</sub> et EPS<sub>CC</sub>) et les valeurs d'EPS de protéine liée (EPS<sub>BP</sub>) étaient positivement corrélées avec le côté droit de cet axe, tandis que les valeurs d'EPS de protéine colloïdale (EPS<sub>CP</sub>) étaient positivement corrélées avec le pourcentage de matière organique (MO). Cet axe a révélé les différences entre les caractéristiques sédimentaires des trois vasières, comme le confirment les ellipses de la figure 11B. La deuxième composante principale (PC2; 16,85% de variance) a été influencée par les changements saisonniers avec une forte contribution de la date d'échantillonnage (SAISON; 21,70%) et des variables associées telles que la teneur en chlorophylle a (Chl a; 16,49%), le pourcentage de phéopigment (PHEO; 21,06%) et teneur en matière organique sédimentaire (MO; 12,07%). Le 3<sup>ème</sup> composante principale (PC3; 12,32% de la variance) était liée aux paramètres de la photosynthèse et présentait la contribution la plus élevée pour l'efficacité photosynthétique maximale ( $\alpha$ ; 31,57%) et le rendement quantique maximal de PSII ( $F_v / F_m$ ; 33,64%).



**Fig 11. Analyse en composantes principales (ACP) de l'ensemble de données.** Les paramètres abiotiques sont en noir avec le pourcentage de contenu fin (FINE); la teneur en eau (WC), la masse volumétrique (VM), la densité apparente sèche (DBD), le numéro du mois (SAISON; septembre = 9 et avril = 4), le coefficient d'atténuation de la lumière ( $k^*_{d(sed)}$ ) et la structure du biofilm index (BSI). Les paramètres biologiques sont en bleu avec la teneur en chlorophylle a (Chl a), le pourcentage de phéopigment (PHEO), la matière organique (MO), les paramètres photosynthétiques ( $F_v / F_m$ ,  $\alpha$ ,  $rETR_{max}$  et  $E_k$ ) et les concentrations d'exopolysaccharides (protéines liées (B) et colloïdales (C) (P) et glucides (C)). Dimensions 1 et 2 (49,87%) à gauche et les ellipses correspondant à chaque vasière à droite (la vasière restaurée est en rouge, la vasière nord en noir et la vasière sud en vert).  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0237211.g011>

## Discussion

### Dynamique du microphytobenthos dans les vasières estuariennes aval de la Seine

Vasière sud.

Les plaines intertidales sud (sites O, P et N) peuvent être considérées comme des zones sableuses avec une teneur moyenne en particules fines de 22,9% (<63  $\mu\text{m}$ ) en septembre et 5,96% en avril, ce qui s'explique par la dynamique des courants fluviaux [62] et l'intensité des événements climatiques saisonniers dans cet estuaire tempéré. Le site O sur l'estran inférieur est soumis à un courant plus fort que les deux autres sites, expliquant ainsi pourquoi il possède les sédiments les plus grossiers. Compte tenu des faibles concentrations de chlorophylle a (44,8  $\text{mg m}^{-2}$  en septembre et 5,42  $\text{mg m}^{-2}$  en avril) et de sa distribution verticale, relativement homogène (Figs 7 et 8) sauf au site N, qui était un peu plus stratifié, cette zone ne semble pas favoriser le développement de biofilm microphytobenthique. La présence d'une zone de moules à proximité du site N pourrait expliquer la meilleure stratification des biofilms sur ce site en raison d'interactions non trophiques [63]. En effet, des rapports dans la littérature montrent que la présence de moules peut augmenter le flux de nutriments, la dégradation des biodépôts et l'excrétion de bio-composés [64] ainsi que modifier les communautés microphytobenthiques [65]. De plus, les rapports EPS / Chl a élevés observés sur cette vasière semblent refléter ces conditions stressantes, notamment une excrétion protéique élevée. Ce procédé, qui doit être très coûteux pour les cellules microphytobenthiques, pourrait résulter d'une lyse cellulaire ou être excrété comme stratégie contre les rayons UV ou la déshydratation [66], d'autant plus que les diatomées épipsammiques ne peuvent pas migrer verticalement [67, 68] comme stratégie photoprotectrice en réponse à une exposition excessive à la lumière [21, 22, 41].

Malgré un  $F_V / F_M$  relativement bon (0,65 en septembre et 0,47 en avril), les  $rETR_{max}$  étaient inférieurs à ceux des autres vasières (cette étude) avec une moyenne de 464,4 en septembre et de 315,6 en avril. Cependant, les valeurs NPQ  $E_k$  (0,03 en septembre et 0,06 en avril; [tableau 1](#)) ont montré que peu de processus de photoprotection ont été activés au cours de notre enquête, indiquant une bonne photo-acclimatation. De plus, les valeurs  $E_k$  de 825,1  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en septembre et 592,7  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en avril étaient élevées par rapport aux valeurs d'irradiance solaire mesurées lors de l'exposition, en particulier compte tenu de l'atténuation de la lumière dans les sédiments illustrée par les valeurs  $k^*_{d(\text{sed})}$ .

D'un autre côté, bien qu'il soit généralement admis que le DPP est rarement limité en éléments nutritifs en raison de sa capacité à incorporer les éléments nutritifs de la minéralisation de la matière organique présente dans les sédiments, la limitation des éléments nutritifs dans les estuaires peut se produire pendant l'exposition lorsque la teneur en eau interstitielle des sédiments superficiels diminue (surtout dans le sable perméable). Même si la teneur en nutriments n'a pas été mesurée et que les espèces de diatomées n'ont pas été distinguées dans cette étude, compte tenu de la grossièreté des sédiments dans la vasière sud et de la faible teneur en matière organique et en eau (~ 30%), une mauvaise accessibilité aux nutriments pourrait également expliquer la difficulté à laquelle le microphytobenthos est confronté à former des biofilms structurés et à produire plus de biomasse, d'autant plus que les diatomées épipsammiques ne peuvent pas atteindre les nutriments accessibles dans les couches plus profondes pendant les phases de migration [[69](#), [70](#)], qui s'applique également à l'azote [[1](#), [71](#)] et aux silicates [[72](#), [73](#)].

Les faibles concentrations de chlorophylle *a*, leur distribution verticale et les capacités photosynthétiques que nous avons mesurées semblent montrer que cette zone majoritairement sablonneuse de l'estuaire de la Seine, qui couvre 80000  $\text{m}^2$ , n'est pas la meilleure zone de développement microphytobenthique et suggère que ce secteur de l'écosystème ne peut pas soutenir fortement les réseaux trophiques estuariens de la Seine.

La vasière restaurée.

La vasière restaurée (sites K, L et M) est une zone protégée à faible débit de marée qui se caractérise par une accumulation de fines particules expliquant pourquoi chaque site présentait des structures boueuses avec plus de 67,3% de particules fines les deux mois. Cependant, le site M, situé sur l'estran supérieur à proximité des zones de végétation, présentait une teneur en humidité plus faible (69,4% en septembre) que les autres sites (~ 200% en septembre et 106,4% en avril).

Les concentrations de chlorophylle *a* enregistrées sur place étaient faibles, 21,8  $\text{mg m}^{-2}$  en septembre et 20,7  $\text{mg m}^{-2}$  en avril. Ces valeurs pourraient s'expliquer par un contrôle top-down potentiel par herbivore sur la biomasse du MPB [[74](#) - [76](#)]. Six espèces de faune dominent les vasières dans l'estuaire de la Seine: *Corophium volutator*, *Macoma balthica*, *Cerastoderma edule*, *Scrobicularia plana*, *Hediste diversicolor* et *Hydrobia ulvae* et notre zone d'étude est principalement dominée par *H. diversicolor* [[78](#)] dont les densités peuvent atteindre 920 ind  $\text{m}^{-2}$  [[77](#)]. *H. diversicolor* est un prédateur omnivore [[78](#)] qui consomme de grandes quantités de biofilm microphytobenthique à la surface des sédiments [[79](#)] à marée haute et basse [[80](#)]. Les teneurs élevées en phéopigment (composé chlorophylle dégradé) mesurées sur ces sites confortent cette hypothèse. De plus, la relation négative entre les pourcentages de phéopigment et la teneur en chl *a* observée dans cette étude est sûrement liée au rôle des brouteurs sur les vasières intertidales [[76](#)].

La distribution verticale de la chlorophylle *a* dans cette vasière était très homogène (figures [7](#) et [8](#)) et témoigne de la difficulté des biofilms à établir une stratification à haute teneur en chl *a* dans les eaux de surface. Bien que le taux de prédation puisse être en partie responsable, la dynamique des particules estuariennes pourrait également être impliquée. En effet, les formes de lit de boue et les dépôts de boue fraîche dans cet estuaire macrotidal sont continuellement retravaillés par une hydrodynamique intense, le régime des vagues et le ruissellement induit par la pluie, créant ainsi de nouvelles couches de surface qui pourraient être un défi pour la formation de biofilm, en particulier en hiver lorsque l'hydrodynamique et le climat les événements sont forts [[81](#)]. En été, le faible débit de la rivière pourrait contribuer à la rétention des particules dans l'estuaire favorisant ainsi le dépôt de boue fluide, en particulier dans les zones d'accumulation préférentielles comme la vasière restaurée [[61](#)]. En fonction de l'épaisseur de la couche déposée, les cellules MPB migrent pour construire un nouveau biofilm pionnier au cours d'une phase de latence connue pour durer trois jours en conditions de culture [[71](#)]. Ainsi, le contraste entre la durée nécessaire à l'établissement du biofilm et la fréquence à laquelle de nouvelles couches de sédiments sont déposées sur la vasière pourrait également limiter le développement du microphytobenthos. La difficulté que rencontrent les biofilms pour établir la stratification pourrait être accrue par la structure cohésive de ces habitats boueux qui limite fortement la pénétration de la lumière, comme l'illustrent les valeurs de  $k^*_{d(\text{sed})}$  et la profondeur de la couche euphotique [[34](#) - [37](#)]. De plus, les valeurs élevées d'EPS glucidiques qui jouent un rôle dans le mouvement des diatomées benthiques épipéliques et permettent aux organismes d'adhérer à la surface des sédiments soutiennent également cette hypothèse et reflètent la fréquence importante de migration et de formation des biofilms microphytobenthos.

Ces conditions stressantes semblent avoir affecté l'état physiologique des cellules chlorophylles en septembre avec de faibles valeurs  $F_V / F_M$  (~ 0,33) et de faibles valeurs  $E_{50} / E_k$  (~ 0,6) indiquant une saturation de la photochimie avec une activation significative de NPQ. Sachant que le cycle de la xanthophylle est le principal processus physiologique impliqué dans la photoprotection des diatomées benthiques subissant une irradiance excessive [[21](#), [82](#)] et que ce processus conduit à une diminution des paramètres photosynthétiques [[83](#)], cela pourrait expliquer les faibles valeurs observées pour les deux  $F_V / F_M$  et  $\alpha$ . En comparaison, en avril, le site L présentait des valeurs plus élevées de paramètres photosynthétiques ( $F_V / F_M$  et  $\alpha$ ) et les processus NPQ semblaient moins s'activer lorsque la photochimie était saturée. Néanmoins, les valeurs  $rETR_{max}$  (~ 590  $\mu\text{mole m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en septembre et ~ 467  $\mu\text{mole m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en avril) étaient légèrement plus élevées au cours des deux mois que sur les vasières sablonneuses du sud, confirmant ainsi les rapports dans la littérature qui affirme que les sédiments vaseux sont des habitats plus appropriés pour la croissance des diatomées microphytobenthiques que les zones sableuses [[15](#), [17](#), [84](#), [85](#)]. De plus, la teneur en matières organiques était également plus élevée sur les sites du nord, ce qui fournit un apport en nutriments par reminéralisation bactérienne.

Bien que ces observations suggèrent que la vasière restaurée n'est pas l'endroit le plus propice au développement de biofilms microphytobenthiques, les taux d'activité de consommation supposés élevés suggèrent que le renouvellement rapide du DPP soutient fortement le réseau trophique associé à cette vasière qui couvre 1290 000  $\text{m}^2$ .

Vasière du nord.

La vasière nord est la plus large vasière de l'estuaire de la Seine avec une zone intertidale de 4 650 000  $\text{m}^2$ . La structure sédimentaire de cette zone étendue est très hétérogène avec un pourcentage de particules fines variant entre 21,8 et 58,3% en septembre et entre 10 et 70,1% en avril. Les valeurs les plus faibles pourraient s'expliquer par des taux d'érosion dus à des

courants plus forts dans l'estran inférieur (site C en septembre et site H en avril) ou dans la fosse (site E en septembre), mais lorsque ces trois sites sont enlevés, la structure sédimentaire était plutôt un mélange de sable et de boue avec une moyenne de  $58,9 \pm 10,2\%$  de particules fines les deux mois.

A l'exception des sites sableux situés sur l'estran inférieur (C en septembre et H en avril), les concentrations de chlorophylle *a* mesurées sur cette vasière dans la présente étude étaient plus élevées que sur les deux autres vasières au cours des deux mois. Des preuves de stratification du biofilm étaient clairement visibles dans la distribution verticale de la chlorophylle *a* sur ce plat de marée (figures 7 et 8). Ces observations suggèrent que la structure sédimentaire composée d'un mélange sable / boue offre des conditions optimales pour la croissance du microphytobenthos. Ce résultat est important car le paradigme général de la littérature stipule que la croissance microphytobenthique est plus élevée dans la boue que dans le sable [17]. Bien que cette affirmation soit vraie, les mélanges sable / boue (qui sont moins étudiés) pourraient être des habitats plus appropriés pour la croissance du microphytobenthos que les zones sableuses ou purement boueuses. On peut émettre l'hypothèse que ce résultat révèle un compromis entre deux situations [86]. D'une part, par rapport au sable pur, une fraction de boue pourrait permettre un meilleur accès aux apports en nutriments résultant des taux de reminéralisation très actifs de la matière organique dans la boue. En revanche, par rapport à la boue pure, une fraction de sable permettrait à la lumière de pénétrer plus facilement dans les couches plus profondes. Ainsi, avec un accès suffisant à ces deux composants (nutriments et lumière), deux sources majeures de variation de la biomasse du microphytobenthos sont atténuées. De plus, les mélanges sable / boue offrent probablement les meilleurs habitats grâce potentiellement à une combinaison de diatomées benthiques épipéliques et épipsammiques et à une forte biodiversité liée à une exploitation optimisée des multiples niches écologiques tout au long du profil sédimentaire stratifié. La biodiversité microphytobenthique et la succession des espèces doivent donc être étudiées dans un tel contexte transitoire, en particulier dans les sédiments intermédiaires (mélanges sable-boue). Dans la présente étude, les investigations se sont concentrées sur les aspects fonctionnels pour donner un aperçu du lien entre les fonctions sédiments et microphytobenthos (biomasse, photosynthèse, excréments d'EPS), mais cela souligne l'intérêt fondamental d'étudier la relation diversité / fonctions et le complexe fonctionnel caractéristiques de toutes ces espèces plus en détail.

Les paramètres liés à l'activité photosynthétique suivaient également le même schéma, les valeurs  $F_v / F_m$  (moyenne de 0,55 dans les deux saisons) illustraient le bon état physiologique des cellules chlorophylles, les valeurs de  $rETR_{max}$  étaient relativement élevées (moyenne de 492,15 dans les deux saisons) ce qui est légèrement supérieur aux valeurs observées dans la vasière restaurée et significativement supérieure aux valeurs mesurées dans la vasière sud (Fig 9). De plus, les rapports  $E_{50} / E_k$  étaient plus élevés que dans la vasière restaurée, indiquant que lorsque la photochimie était saturée en termes de transport d'électrons, les processus NPQ ne semblaient pas être activés.

Le résultat montrant que les concentrations de protéines liées étaient élevées dans les mélanges sable / boue en septembre souligne le rôle fonctionnel que joue le MPB dans ces sédiments intermédiaires, et en particulier ses propriétés potentielles de bio-adhésion, comme également observé dans une étude expérimentale en conditions contrôlées sans macrofaune [87]. Ainsi, la résilience des écosystèmes devrait être considérablement améliorée par ces caractéristiques, car la sécrétion d'EPS par le microphytobenthos aide certainement à prévenir l'érosion de la boue dans les mélanges sable / boue et favorise la stabilité du lit.

La vasière du Nord, qui se caractérise par un mélange de sable / boue et avait la plus forte chlorophylle *une* biomasse, les la plupart des sites avec biofilms stratifiés, et de bonnes performances photosynthétiques, ainsi semble être l'endroit le plus approprié dans l'estuaire en aval de la Seine pour le développement de microphytobenthos. D'une superficie intertidale de  $4\,650\,000\text{ m}^2$ , cette vasière est sans aucun doute la zone la plus productive de l'estuaire dont le rôle dans les réseaux trophiques benthiques mais aussi dans les compartiments alimentaires supérieurs (poissons, oiseaux) est indéniable.

#### Impact des perturbations humaines sur le compartiment microphytobenthos

Le compartiment microphytobenthique de l'estuaire de la Seine a montré des performances photosynthétiques élevées avec quelques variations liées aux caractéristiques spécifiques des sédiments. Cela permet de faire l'hypothèse d'un rôle majeur de ce compartiment dans le bassin de production primaire de l'estuaire de la Seine, comme dans d'autres systèmes estuariens [1]. Cependant, la zone productive ( $6,02\text{ km}^2$  de vasière intertidale), la période d'exposition à la lumière (régime de marée: 6 heures) et la profondeur de la zone euphotique [46] sont fortement limitées dans les vasières par rapport à la colonne d'eau [88]. Par ailleurs, les études de la dynamique des sédiments dans l'estuaire de la Seine ont révélé une réduction de l'étendue des vasières due à une hydrodynamique intense et des perturbations anthropiques [48]. Dans cet estuaire, il y a moins de boue fluide que dans les estuaires de la Gironde ou de la Loire [89] et la zone de dépôt est maintenant située dans les zones subtiles de l'embouchure du fleuve. Les vasières intertidales sont de moins en moins remplies par les apports de boue et l'étendue des vasières dans l'estuaire en aval a été divisée par un facteur 3 depuis 1975 et par un facteur 5 depuis 1875. Dans ce contexte, on peut affirmer que la quantité de la production primaire microphytobenthique et la contribution du compartiment microphytobenthique par rapport à celle d'autres producteurs primaires ont considérablement souffert des perturbations humaines. Néanmoins, le fait que, dans la présente étude, les mélanges sable-boue représentent le meilleur endroit pour le développement du microphytobenthos pourrait être un point positif pour compenser la réduction de l'étendue des vasières, de fortes perturbations liées à la pression humaine et au changement climatique. En effet, cette composition sédimentaire intermédiaire semble être le meilleur habitat en termes de biomasse microphytobenthos et de performances photosynthétiques, ainsi que de sécrétion de protéine EPS liée, qui permet de résister à l'érosion. Au terme de cette étude, une meilleure compréhension de l'impact de l'évolution des écosystèmes, y compris des modifications de la structure sédimentaire, sur les ressources biologiques primaires, est désormais nécessaire ainsi que des investigations complémentaires sur la production primaire microphytobenthique en général et en particulier en termes de biodiversité (écologique succession et compétition entre diatomées épipéliques et épipsammiques). Notre étude souligne également la nécessité d'approfondir nos connaissances sur le rôle potentiel de la macrofaune benthique et de la boucle bactérienne dans le microphytobenthos, car pour le moment, tout ce que nous pouvons faire est de suggérer des liens avec le devenir de la production de MPB.

#### Remerciements

Un grand merci à Thomas Lecarpentier, Chloé Dancie et Bastien Chouquet pour leur aide à la préparation des campagnes d'échantillonnage et leur aide sur le terrain. Les auteurs souhaitent également remercier ceux qui ont participé aux campagnes d'échantillonnage et aux traitements en particulier Samuel Davoult et Sandric Lesourd en septembre et Claire Josso et Brenda Hervieux en avril. Nous remercions également Guillaume Izabel pour son travail sur la carte et Nicolas Bacq et Jean-Philippe Lemoine pour leur aide tout au long du projet.

#### Références

1. Underwood GJC, Kromkamp JC. Production primaire par le phytoplancton et le microphytobenthos dans les estuaires. progrès de la recherche écologique 1. 1999; 29: 93–153.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
  2. Microenvironnements Cartaxana P, Ribeiro L, JW G, Cruz S, Kühl M. Light et O<sub>2</sub> dans deux sédiments côtiers contrastés dominés par les diatomées. Série de progrès sur l'écologie marine [Internet]. 2016; 545: 35–47. Disponible sur: <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v545/p35-47>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
  3. Blommaert L, Lavaud J, Vyverman W, Sabbe K. Photoprotection comportementale versus physiologique chez les diatomées benthiques épipéliques et épipsammiques. Journal européen de phycologie [Internet]. 2018; 53 (2): 146–55. Disponible sur: <https://doi.org/10.1080/09670262.2017.1397197>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
  4. Kang C-KK, Park HJ, Choy EJ, Choi K-SS, Hwang K, Kim J Bin. Relier les réseaux trophiques intertidaux et subtidaux: transport médié par le consommateur de carbone microalgal benthique intertidal. PLoS ONE. 2015; 10 (10).  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
  5. Lefebvre S, Marin Leal JC, Dubois S, Orvain F, Blin JL, Bataillé MP, et al. La dynamique saisonnière des relations trophiques entre les suspensions concomitantes dans deux écosystèmes dominés par la conchyliculture. Science des estuaires, des côtes et des plateaux. 2009; 82 (3): 415–25.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
  6. Ubertini M, Lefebvre S, Gangnery A, Grangeré K, Le Gendre R, Orvain F. Variabilité spatiale du couplage benthique-pélagique dans un écosystème estuaire: conséquences pour le phénomène de remise en suspension du microphytobenthos. PLoS ONE. 2012; 7 (8): 1–18.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
- sept.** Herman PMJ, Middelburg JJ, Heip CHR. Structure de la communauté benthique et processus sédimentaires sur un plat intertidal: résultats du projet ECOFLAT. Recherche sur le plateau continental. 2001; 21 (18–19): 2055–71.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
8. Oakes JM, Rysgaard S, Glud RN, Eyre BD. La transformation et le devenir du carbone du microphytobenthos subarctique révélé par le marquage au <sup>13</sup>C. Limnologie et océanographie. 2016; 61 (6): 2296-308.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
  9. de Jonge VN, Van Beusekom JEE. Contribution du microphytobenthos remis en suspension au phytoplancton total dans l'estuaire de l'Embs et son rôle possible pour les brouteurs. Journal néerlandais de recherche maritime. 1992; 30: 91–105.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
- dix.** de Jong DJ, de Jonge VN. Dynamique et distribution de la chlorophylle microphytobenthique-a dans l'estuaire de l'Escaut occidental (sud-ouest des Pays-Bas). Hydrobiologia. 1995; 311 (1–3): 21–30.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
11. Jassby AD, Cloern JE, Powell TM. Sources et puits de carbone organique dans la baie de San Francisco: variabilité induite par le débit fluvial. Série de progrès sur l'écologie marine. 1993; 95 (1/2): 39–54.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
  12. MacIntyre HL, Cullen J. Résolution verticale à échelle fine de la chlorophylle et des paramètres photosynthétiques dans le benthos en eau peu profonde. Série de progrès sur l'écologie marine [Internet]. 1995; 122: 227–37. Disponible sur: <http://www.int-res.com/abstracts/meps/v122/p227-237/>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
  13. Cloern JE, Foster SQ, Kleckner AE. Production primaire de phytoplancton dans les écosystèmes estuariens-côtiers du monde. Biogéosciences. 2014; 11 (9): 2477–501.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
  14. Guarini JM, Blanchard GF, Bacher C, Gros P, Riera P, Richard P, et al. Dynamique des patrons spatiaux de la biomasse microphytobenthique: inférences d'une analyse géostatistique de deux enquêtes complètes dans la baie de Marennes-Oléron (France). Série de progrès sur l'écologie marine. 1998; 166: 131–41.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
  15. Orvain F, Lefebvre S, Montepini J, Sébire M, Gangnery A, Sylvand B. Interaction spatiale et temporelle entre sédiments et microphytobenthos dans une baie macro-intertidale estuarienne tempérée. Série de progrès sur l'écologie marine. 2012; 458: 53–68.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
  16. Méléder V, Barillé L, Rincé Y, Morançais M, Rosa P, Gaudin P. Modifications spatio-temporelles de la structure microphytobenthos analysées par composition pigmentaire dans un plat macrotidal (Baie de Bourgneuf, France). Série de progrès sur l'écologie marine. 2005; 297: 83–99.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
  17. van der Wal D, Wielemaker-van den Dool A, Herman PMJ. Synchronie spatiale dans la biomasse intertidale d'algues benthiques dans les écosystèmes tempérés côtiers et estuariens. Écosystèmes. 2010; 13 (2): 338–51.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
  18. Brotas V, Cabrita T, Portugal A, Serôdio J, Catarino F. Distribution spatio-temporelle de la biomasse microphytobenthique dans les plaines intertidales de l'estuaire du Tage (Portugal). Hydrobiologia. 1995; 300–301 (1): 93–104.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

19. Dagers TD, Kromkamp JC, Herman PMJ, van der Wal D. Un modèle pour évaluer la production primaire microphytobenthique dans les systèmes de marée à l'aide de la télédétection par satellite. *Télédétection de l'environnement* [Internet]. 2018; 211 (juin 2017): 129–45. Disponible sur: <https://doi.org/10.1016/j.rse.2018.03.037>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
20. Savelli R, Dupuy C, Barillé L, Lerouxel A, Guizien K, Philippe A, et al. Sur les facteurs biotiques et abiotiques du cycle saisonnier du microphytobenthos dans une vasière intertidale tempérée: une étude de modélisation. *Biogéosciences*. 2018; 15: 7243–7071.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
21. Cartaxana P, Domingues N, Cruz S, Jesus B, Laviale M, Serôdio J, et al. Photoinhibition dans les assemblages de diatomées benthiques sous un léger stress. *Écologie microbienne aquatique*. 2013; 70 (1): 87–92.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
22. Serôdio J, Ezequiel J, Barnett A, Mouget JL, Méléder V, Laviale M, et al. Efficacité de la photoprotection chez le microphytobenthos: Rôle de la migration verticale et du cycle de la xanthophylle contre la photoinhibition. *Écologie microbienne aquatique*. 2012; 67 (2): 161–75.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
23. De Jonge VN, Van Beuselom JEE. Contribution du microphytobenthos remis en suspension au phytoplancton total dans l'estuaire du SME et son rôle éventuel pour les brouteurs. *Journal néerlandais de recherche maritime*. 1992 décembre; 30: 91-105.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
24. Swanberg IL. L'influence du bivalve filtreur *Cerastoderma edule* L. sur le microphytobenthos: une étude de laboratoire. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1991; 151: 93-111.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
25. Blanchard GF, Paterson DM, Stal LJ, Richard P, Galois R, Huet V, et al. L'effet des structures géomorphologiques sur la biostabilisation potentielle par le microphytobenthos sur les vasières intertidales. *Recherche sur le plateau continental*. 2000; 20: 1243–56.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
26. Admiraal W, Peletier H. Influence des variations saisonnières de température et de lumière sur le taux de croissance des cultures et des populations naturelles dans les diatomées intertidales. *Série de progrès sur l'écologie marine*. 1980; 2: 35–43.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
27. Underwood GJC. Variation saisonnière et spatiale des assemblages épipéliciques de diatomées dans l'estuaire sévère. *Recherche de diatomées*. 1994; 9 (2): 451–72.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
28. Stal LJ, de Brouwer JFC. Formation de biofilm par les diatomées benthiques et leur influence sur la stabilisation des vasières intertidales. *Berichte – Forschungszentrum Terramare*. 2003; 12 (12): 109-11.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
29. Colijnl F, Dijkema KS. Composition des espèces de diatomées benthiques et distribution de la chlorophylle a sur un plat intertidal dans la mer des Wadden néerlandaise. *Série de progrès sur l'écologie marine*. 1981; 4: 9–21.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
30. Orvain F, De Crignis M, Guizien K, Lefebvre S, Mallet C, Takahashi E, et al. Effets des marées et des saisons sur les schémas temporels à court terme des bactéries, microphytobenthos et exopolymères dans les biofilms intertidaux naturels (Brouage, France). *Journal of Sea Research* [Internet]. 2014; 92: 6–18. Disponible sur: <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2014.02.018>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
31. Grive SF, Hewitt JE, Lohrer AM. Les réseaux d'interaction dans les sédiments mous côtiers mettent en évidence le potentiel de changement de la résilience écologique. *Applications écologiques* [Internet]. 2012; 22 (4): 1213–23. Disponible sur: <http://revistas.javeriana.edu.co/index.php/revPsycho/article/view/136/118> PMID: 22827129  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
32. Guarini JM, Blanchard GF, Gros P. Quantification de la production primaire microphytobenthique dans les vasières intertidales européennes - Une approche de modélisation. *Recherche sur le plateau continental*. 2000; 20 (12–13): 1771–88.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
33. Serôdio J. Analyse de la fluorescence variable de la chlorophylle dans les assemblages de microphytobenthos: implications de l'utilisation de mesures intégrées en profondeur. *Écologie microbienne aquatique*. 2004; 36 (2): 137–52.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
34. Miller DC, Geider RJ, MacIntyre HL. Microphytobenthos: le rôle écologique du «jardin secret» des habitats marins non végétalisés et peu profonds. II. Rôle dans la stabilité des sédiments et les réseaux trophiques des eaux peu profondes. *Estuaires* [Internet]. 1996; 19 (2): 202. Disponible sur: <http://link.springer.com/10.2307/1352225>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
35. Kühl M, Lassen C, Jorgensen BB. Pénétration de la lumière et intensité lumineuse dans les sédiments marins sableux mesurées à l'aide de micro-sondes à fibre optique d'irradiance et d'éclairement scalaire. *Série de progrès sur l'écologie marine*. 1994; 105 (1/2): 139–48.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

36. Kühl M, Jorgensen BB. Le champ de lumière des communautés microbenthiques: distribution de rayonnement et optique microscopique des sédiments côtiers sableux. *Limnologie et océanographie*. 1994; 39 (6): 1368–98.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
37. Pinckney JL, Zingmark RG. Biomasse et production de communautés de microalgues benthiques dans les habitats estuariens. *Estuaires*. 1993; 16 (4): 887–97.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
38. De Brouwer JFC, Stal LJ. Dynamique à court terme de la distribution du microphytobenthos et des glucides extracellulaires associés dans les sédiments de surface d'une vasière intertidale. *Série de progrès sur l'écologie marine*. 2001; 218: 33–44.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
39. Mitbavkar S, Anil AC. Rythmes migratoires verticaux des diatomées benthiques dans un plat de sable intertidal tropical: Influence de l'irradiance et des marées. *Biologie marine*. 2004; 145 (1): 9–20.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
40. Rond FE, Happey CM. Rythmes de migration verticale persistants dans la microflore benthique: Partie IV un rythme diurne de l'association des diatomées épipéliques dans l'eau non marémotrice. *Bulletin phycologique britannique*. 1965; 2 (6): 463–71.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
41. Jésus B, Brotas V, Marani M, Paterson DM. Dynamique spatiale du microphytobenthos déterminée par fluorescence PAM. *Science des estuaires, des côtes et des plateaux*. 2005; 65 (1–2): 30–42.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
42. Hochard S, Pinazo C, Grenz C, Evans JLB, Pringault O. Impact du microphytobenthos sur les cycles biogéochimiques des sédiments: une approche de modélisation. *Modélisation écologique*. 2010; 221 (13–14): 1687–701.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
43. Dupuy C, Mallet C, Guizien K, Montanié H, Bréret M, Mornet F, et al. Remise en suspension séquentielle des composants du biofilm (virus, procaryotes et protistes) telle que mesurée par des expériences d'érodimétrie dans la vasière de Brouage (côte atlantique française). *Journal of Sea Research*. 2014; 92 (septembre): 56–65.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
44. Weerman EJ, van de Koppel J, Eppinga MB, Montserrat F, Liu Q, Herman PMJ. Auto-organisation spatiale sur les vasières intertidales par divergence de stress biophysique. *The American Naturalist* [Internet]. 2010; 176 (1): E15–32. Disponible sur: <http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/652991>  
pmid: 20497053  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
45. Pinckney JL, Zingmark RG. Modélisation de la production annuelle de microalgues benthiques intertidales dans les écosystèmes estuariens. *Journal de phycologie*. 1993; 29 (4): 396–407.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
46. Morelle J, Orvain F, Claquin P. Un outil simple et convivial pour réajuster les données PAM brutes à partir de mesures sur le terrain afin d'éviter une surestimation ou une sous-estimation des paramètres photosynthétiques du microphytobenthos. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* [Internet]. 2018; 503 (février): 136–46. Disponible sur: <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2018.02.007>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
47. Spilmont N, Davoult D, Migné A. Production primaire benthique en émergence: Mesures in situ et production primaire potentielle dans l'estuaire de la Seine (Manche, France). *Bulletin sur la pollution marine*. 2006; 53 (1): 49–55.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
48. Lesourd S, Lesueur P, Fisson C, Dauvin JC. Evolution des sédiments à l'embouchure de l'estuaire de la Seine (France): Un suivi à long terme au cours des 150 dernières années. *Comptes rendus — Géoscience*. 2016; 348 (6): 442–50.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
49. Jaud M, Grasso F, Le Dantec N, Verney R, Delacourt C, Ammann J, et al. Potentiel des drones pour le suivi de la morphodynamique des vasières (Application à l'estuaire de la Seine, France). *ISPRS International Journal of Geo-Information* [Internet]. 2016; 5 (4): 50. Disponible sur: <http://www.mdpi.com/2220-9964/5/4/50>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
50. Meybeck M. Interface homme-rivière: de multiples impacts sur la chimie de l'eau et des particules illustrés dans le bassin de la Seine. *Hydrobiologia* [Internet]. 1998; 373: 1–20. Disponible sur: [http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-011-5266-2\\_1](http://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-011-5266-2_1)  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
51. Billen G, Garnier J, Ficht A, Cun C. Modélisation de la réponse de la qualité de l'eau de l'estuaire de la Seine à l'activité humaine dans son bassin versant au cours des 50 dernières années. *Estuaires* [Internet]. 2001; 24 (6): 977. Disponible sur: <http://link.springer.com/10.2307/1353011>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
52. CJ Lorenzen. Détermination de la chlorophylle et des phéo-pigments: équations spectrophotométriques. *Limnologie et océanographie*. 1967; 12 (2): 343–6.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

53. Perkins RG, Honeywill C, Consalvey M, Austin HA, Tolhurst TJ, Paterson DM. Modifications de la chlorophylle microphytobenthique a et de l'EPS résultant du compactage des sédiments dû à la déshydratation: Modèles opposés de concentration et de contenu. Recherche sur le plateau continental. 2003; 23 (6): 575–86.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
54. Welschmeyer NA Analyse fluorométrique de la chlorophylle chlorophylle b et des phéopigments. Limnologie et océanographie. 1994; 39 (8): 1985–92.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
55. Perkins RG, Lavaud J, Seródio J, Mouget JL, Cartaxana P, Rosa P, et al. Le mouvement vertical des cellules est une réponse primaire des biofilms benthiques intertidaux à l'augmentation de la dose de lumière. Série de progrès sur l'écologie marine. 2010; 416: 93-103.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
56. Van Kooten O, Snel JFHH. L'utilisation de la nomenclature de fluorescence de la chlorophylle dans la physiologie du stress des plantes. Recherche sur la photosynthèse. 1990; 25 (3): 147–50. pmid: 24420345  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
57. Webb WL, Newton M, Starr D. Échange de dioxyde de carbone d'*Alnus rubra*. Oecologia. 1974; 17: 281–91. pmid: 28308943  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
58. Seródio J, Lavaud J. Un modèle pour décrire la réponse lumineuse de l'extinction non photochimique de la fluorescence de la chlorophylle. Recherche sur la photosynthèse. 2011; 108 (1): 61–76. pmid: 21516348  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
59. Dubois M, KG J. H, P. R Fred S. Méthode colorimétrique pour la détermination des sucres et des substances apparentées. Chimie analytique. 1956; 28: 350–6.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
60. Bradford MM. Une méthode rapide et sensible pour la quantification des quantités microgrammes de protéines utilisant le principe de la liaison protéine-colorant. Biochimie analytique. 1976; 72: 248–54. pmid: 942051  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
61. Le Hir P, Ficht A, Jacinto RS, Lesueur P, Dupont JP, Lafite R, et al. Transport et accumulations de sédiments fins à l'embouchure de l'estuaire de la Seine (France). Estuaires [Internet]. 2001; 24 (6): 950. Disponible sur: <http://link.springer.com/10.2307/1353009>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
62. Le Hir P, Cayocca F, Waeles B. Dynamique des mélanges de sable et de boue: une stratégie de modélisation multiprocessus. Recherche sur le plateau continental. 2011; 31: S135–49.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
63. Donadi S, Westra J, Weerman EJ, Van Der Heide T, Van Der Zee EM, Van De Koppel J, et al. Les interactions non trophiques contrôlent les producteurs benthiques dans les plaines intertidales. Écosystèmes. 2013; 16: 1325–35.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
64. Baudinet D, Alliot E, Berland B, Grenz C, Plante-Cury MR, Plante R, et al. Incidence de la mytiliculture sur les flux biogéochimiques à l'interface sédiment-eau. Hydrobiologia. 1990; 207: 187–96.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
65. Sdrigotti E, Fonda Umani S. Effets de la mytiliculture en suspension sur la communauté de microphytobenthos dans le golfe de Trieste (mer Adriatique nord). Atti Associazione italiana Oceanologia Limnologia. 2002; 15: 11–23.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
66. Shnyukova EI, Zolotareva EK. Rôle écologique des exopolysaccharides de bacillariophyta: une revue. Journal international sur les algues. 2017; 19 (1): 5–24.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
67. Barranguet C. Le rôle de la production primaire microphytobenthique dans une zone de mytiliculture méditerranéenne. Science des estuaires, des côtes et des plateaux. 1997; 44 (6): 753–65.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
68. Méléder V, Barillé L, Launeau P, Carrère V, Rincé Y. Contrainte spectrométrique dans l'analyse de la biomasse de diatomées benthiques à partir de cultures monospécifiques. Télédéttection de l'environnement. 2003; 88 (4): 386–400.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
69. Barranguet C, Kromkamp JC, Peene J. Facteurs contrôlant la production primaire et les caractéristiques photosynthétiques de... Série de progrès sur l'écologie marine [Internet]. 1998; 173 (1994). Disponible sur: <http://www.int-res.com/articles/meps/173/m173p117.pdf>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
70. Barnett A, Méléder V, Blommaert L, Lepetit B, Gaudin P, Vyverman W, et al. La forme de croissance définit la capacité photoprotectrice physiologique des diatomées benthiques intertidales. Journal ISME. 2015; 9: 32–45. pmid: 25003964  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)



71. Orvain F, Galois R, Barnard C, Sylvestre A, Blanchard G, Sauriau PG. Production de glucides en relation avec le développement de biofilm microphytobenthique: une approche intégrée dans un mésocosme de marée. *Écologie microbienne*. 2003; 45 (3): 237–51. pmid: 12658521  
[Voir l'article](#) • [PubMed / NCBI](#) • [Google Scholar](#)
72. Longphuir SN, Lim JH, Leynaert A, Claquin P, Choy EJ, Kang CK, et al. Absorption d'azote inorganique dissous par le microphytobenthos intertidal: concentrations de nutriments, disponibilité de la lumière et migration. *Série de progrès sur l'écologie marine*. 2009; 379: 33–44.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
73. Leynaert A, Longphuir SN, An S, Lim JH, Claquin P, Grall J, et al. Variabilité des marées dans les flux d'acide silicique benthique et absorption du microphytobenthos dans les sédiments intertidaux. *Science des estuaires, des côtes et du plateau [Internet]*. 2011; 95 (1): 59–66. Disponible sur: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2011.08.005>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
74. Santos PJP, Castel J, Souza-santos LP. Distribution spatiale et dynamique de la biomasse microphytobenthos dans l'estuaire de la Gironde (France). *Oceanologica Acta*. 1997; 20 (3): 549-56.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
75. Cartaxana P, Jesus B, Brotas V. Pheophorbide et pigments de type phéophytine a comme marqueurs utiles pour le pâturage intertidal microphytobenthos par *Hydrobia ulvae*. *Science des estuaires, des côtes et des plateaux*. 2003; 58 (2): 293–7.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
76. Kwon BO, Lee Y, Park J, Ryu J, Hong S, Son SH, et al. Dynamique temporelle et hétérogénéité spatiale de la biomasse de microalgues dans les plaines intertidales récemment récupérées de la région de Saemangeum, Corée. *Journal of Sea Research [Internet]*. 2016; 116: 1–11. Disponible sur: <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2016.08.002>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
77. Gillet P, Mouloud M, Durou C, Deutsch B. Réponse de la population de *Nereis diversicolor* (Polychaeta, Nereididae) à l'impact de la pollution - Estuaires de l'Authie et de la Seine (France). *Science des estuaires, des côtes et des plateaux*. 2008; 76 (2): 201–10.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
78. Costa PFE, Oliveira RF, Da Fonseca LC. Écologie alimentaire de *Nereis diversicolor* (OF Müller) (Annelida, Polychaeta) sur les environnements estuariens et lagunaires de la côte sud-ouest du Portugal. *Journal panaméricain des sciences aquatiques*. 2006; 1 (2): 114–26.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
79. Passarelli C, Olivier F, Paterson DM, Meziane T, Hubas C. Les organismes en tant qu'ingénieurs coopératifs des écosystèmes dans les plaines intertidales. *Journal of Sea Research [Internet]*. 2014; 92: 92-101. Disponible sur: <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2013.07.010>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
80. Scaps P. Un examen de la biologie, l'écologie et l'utilisation potentielle du séneçon commun *Hediste diversicolor* (OF Müller) (Annelida: Polychaeta). *Hydrobiologia*. 2002; 470: 203–18.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
81. Seródio J, Catarino F. Variabilité bimensuelle de la lumière et de la température dans les sédiments intertidaux estuariens et implications pour la productivité primaire du microphytobenthos. *Écologie aquatique*. 1999; 33 (3): 235–41.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
82. Frankenbach S, Schmidt W, JC F, Seródio J. Photoinactivation, réparation et compromis motilité-physiologie dans le microphytobenthos. *Série de progrès sur l'écologie marine [Internet]*. 2018; 601: 41-57. Disponible sur: <https://www.int-res.com/abstracts/meps/v601/p41-57/>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
83. Du G, Yan H, Liu C, Mao Y. Photoresponses comportementales et physiologiques à l'intensité lumineuse par microphytobenthos intertidale. *Journal d'océanologie et de limnologie*. 2018; 36 (2): 293–304.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
84. van de Koppel J, Herman PMJ, Thoolen P, Heip CHR. Y a-t-il plusieurs états stables dans les écosystèmes naturels? Preuve des appartements de marée. *Écologie*. 2001; 82 (12): 3449–61.  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
85. MacIntyre HL, Geider RJ, Miller DC. Microphytobenthos: le rôle écologique du «jardin secret» des habitats marins non végétalisés et peu profonds. I. Distribution, abondance et production primaire. *Estuaires [Internet]*. 1996; 19 (2): 186–201. Disponible sur: <http://link.springer.com/10.2307/1352225>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)
86. Paterson DM, Hagerthey SE. Microphytobenthos dans les écosystèmes côtiers contrastés: biologie et dynamique. In: *Comparaisons écologiques des rives sédimentaires*. Springer; 2001. p. 105–25.
87. Ubertini M, Lefebvre S, Rakotomalala C, Orvain F. Impact de la granulométrie des sédiments et de l'âge du biofilm sur la remise en suspension du microphytobenthos épipélique. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology [Internet]*. 2015; 467: 52–64. Disponible sur: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2015.02.007>  
[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

88. Morelle J, Schapira M, Orvain F, Riou P, Lopez PJ, Pierre-Duplessix O, et al. Estimation annuelle de la production primaire de phytoplancton dans un estuaire tempéré par couplage des méthodes PAM et d'incorporation de carbone. *Estuaires et côtes*. 2018; 41 (5).

[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)

89. Lesourd S, Lesueur P, Brun-Cottan JC, Garnaud S, Poupinet N. Variations saisonnières des caractéristiques des sédiments superficiels dans un estuaire macrotidal (entrée de la Seine, France). *Science des estuaires, des côtes et des plateaux*. 2003; 58 (1): 3–16.

[Voir l'article](#) • [Google Scholar](#)