

1. Contexte du projet de recherche : questions posées, connaissances acquises.

Les vasières littorales intertidales présentent un des plus forts niveaux de production primaire nette sur la planète (Underwood and Kromkamp 1999). Cette forte production est associée à une biodiversité élevée, ce qui fait de ces écosystèmes des habitats remarquables que la législation internationale tend à protéger par des directives européennes (e.g. Directive Habitat). En effet, ils subissent une pression anthropique croissante puisque 50 % de la population mondiale occupe une bande côtière de 60 km de large. Les vasières sont donc devenues des zones d'intérêt majeur, en raison de l'exploitation de leurs ressources naturelles et des services écologiques (frayères, nourriceries pour les poissons, les mollusques, les oiseaux migrateurs, etc.) et socio-économiques (pêcheries, conchyliculture, tourisme, etc.) qu'elles rendent. Ces antagonismes peuvent être la source de dysfonctionnements : surexploitation, pollutions, changements climatiques, etc. qui à terme peuvent fragiliser voire détruire cet habitat côtier et ainsi avoir des répercussions sur les habitats adjacents (estuaires, marais, plateau continental). Les écosystèmes étudiés dans le cadre de ce projet, la baie de l'Aiguillon (Charente-Maritime) et la baie de Bourgneuf (Loire-Atlantique), sont de bons exemples de cette situation.

La production primaire des vasières intertidales est essentiellement soutenue par la production microalgale, soit d'origine pélagique, le phytoplancton, soit d'origine benthique, le microphytobenthos (MPB). Le rôle majeur du MPB, largement dominé par les diatomées (microalgues brunes), est estimé actuellement à plus de 50 % de la production primaire totale dans certaines zones estuariennes (Underwood and Kromkamp 1999). Parce qu'il forme un biofilm sur/dans le sédiment à marée basse et qu'il est remis en suspension par les courants de marée et/ou la houle à marée haute, le MPB occupe un rôle central dans les flux de matière/énergie au sein des écosystèmes côtiers. Il participe de façon significative à l'alimentation d'organismes variés : poissons (Richard et al. 2006), oiseaux limicoles (Kuwaie et al. 2008) et invertébrés dont les huîtres et les moules d'élevage (Decottignies et al. 2007). De par ces niveaux de production biologique uniques, le MPB montre des capacités de structuration de l'ensemble du réseau trophique des vasières intertidales et des habitats adjacents qui sont essentielles à la stabilité écologique des écosystèmes côtiers.

Aujourd'hui, afin d'estimer quantitativement le rôle du MPB dans le fonctionnement des vasières intertidales, l'estimation de sa production primaire à l'échelle de l'écosystème est un véritable enjeu. Cette information est indispensable aux études menées sur le fonctionnement des écosystèmes côtiers afin de mieux quantifier les flux de matières journaliers, saisonniers, intra- et inter-annuels. À terme, cette connaissance permettra de gérer de manière durable leur exploitation et ainsi de mieux les préserver. Actuellement, les modèles de production primaire, que ce soit pour la végétation terrestre (Goetz et al. 1999) ou le MPB (Forster and Kromkamp 2006; Guarini et al. 2008) sont élaborés à l'aide d'échantillonnages et/ou de mesures écophysiologicals ponctuelles de la biomasse et/ou de l'activité photosynthétique qui sont extrapolés spatialement avec un biais énorme. Alors que l'échelle d'échantillonnage est au mieux de quelques 100^{aine} de km² pour les forêts exploitées, ces immenses surfaces n'ont pas pu être jusqu'alors prospectées dans le cas des vasières intertidales, et ceci pour des raisons essentiellement techniques. Cette faible couverture d'échantillonnage est problématique pour une extrapolation à l'échelle de l'écosystème (Forster and Kromkamp 2006). Actuellement, la télédétection visible-infrarouge est la seule technique qui permet d'obtenir une information synoptique des couvertures végétales/algales. Cette technologie a déjà fait ses preuves pour la cartographie de la biomasse photosynthétique en général, et du MPB en particulier (Méléder et al. 2003; Combe et al. 2005; Méléder et al. 2010; Kazemipour et al. 2012). En effet, elle est particulièrement adaptée à l'étude des peuplements du MPB difficilement accessibles, grâce à la présence de pigments photosynthétiques qui absorbent les radiations solaires. Le rayonnement qui n'est pas absorbé par les pigments des cellules est réfléchi, c'est la réflectance. Il est mesuré par un détecteur spécifique : le radiomètre. La télédétection, qui correspond donc à la mesure de la réflectance à distance (à partir d'une plateforme aérienne ou spatiale) a été récemment utilisée pour la mise au point de modèles de production primaire de canopées (Goetz et al. 1999; Wu et al. 2011). Ces récentes applications ouvrent la porte à l'utilisation de cette technologie pour l'estimation de la production primaire du MPB à l'échelle des vasières intertidales. Toutefois, la mise en place d'une telle estimation nécessite des informations

spectrales à très haute résolution spatiale et spectrale, que seule la télédétection hyperspectrale peut fournir à l'inverse de la télédétection multi-spectrale (Méléder et al. 2010).

2. Objectif général et questions de recherche traitées :

Le projet MipHyp a pour objectif général l'estimation de la production primaire du MPB des vasières intertidales par télédétection hyperspectrale visible-infrarouge. Cette estimation passe par la mise en place d'un modèle de production primaire dont tous les paramètres d'entrée seront estimés par télédétection hyperspectrale, i.e. la proportion des radiations photosynthétiques actives (PAR entre 400 et 700 nm) absorbée par les cellules (= a^* ou 'absorption cross-section') et l'efficacité photosynthétique. L'absorption cross-section est, depuis les travaux de Kazemipour et al. (2011), estimable par télédétection hyperspectrale par l'utilisation du modèle de transfert radiatif du MPB, le MPBOM (Méléder et al. 2011). Par contre, le lien entre radiométrie et efficacité photosynthétique reste à établir.

Pour atteindre cet objectif, des mesures radiométriques (i.e. la réflectance) obtenues en laboratoire et *in situ* seront couplées à des mesures de fluorescence chlorophyllienne (par fluorimétrie PAM) qui est la seule technique aujourd'hui capable d'estimer de manière rapide et non invasive l'efficacité photosynthétique et donc la production primaire du MPB (Perkins et al 2010a).

Sachant que les trois facteurs les plus importants dans la réponse photosynthétique du MPB sont la biodiversité (les espèces constitutives du MPB), la lumière et la température (Blanchard et al. 2006), ils seront abordés via des analyses en laboratoire dans des conditions contrôlées, afin de mieux appréhender les résultats obtenus *in situ*. Ainsi, il sera possible de répondre à la question : en quoi ces trois facteurs vont-ils modifier la réponse spectrale du MPB, et est ce que ces modifications spectrales sont corrélées aux modifications de la production primaire ?

3. Etat de l'art succinct

- Présentation des partenaires :

Aujourd'hui, la télédétection hyperspectrale visible-infrarouge est utilisée de manière opérationnelle par le laboratoire Mer Molécules Santé (MMS, E.A. 2160), associé au Laboratoire de Planétologie et Géodynamique (LPG, UMR 6112) de l'Université de Nantes, afin de cartographier la biomasse photosynthétique du MPB exprimée en $\text{mg Chl } a \cdot \text{m}^{-2}$ (figure 1). Depuis 2010, ces deux laboratoires sont regroupés, avec d'autres équipes, au sein de l'Observatoire des Sciences de l'Univers de Nantes Atlantique (OSUNA UMS 3281).

Depuis 2003, 4 thèses ont optimisé cette méthodologie : Méléder (2003), qui a prouvé la faisabilité de la méthode ; Combe (2005) qui a apporté une première méthodologie robuste pour la cartographie de la biomasse microphytobenthique, bien qu'empirique ; Kazemipour (2011), qui a proposé le premier modèle de transfert radiatif du MPB, le MPBOM ; et celle en cours de Benyoucef sur les vasières des estuaires de la Loire et du Tage (débutée en 2010).

L'originalité du projet MipHyp est de calibrer des mesures de réflectance à des mesures de production primaire afin d'utiliser la réflectance comme paramètre prédictif de la production. Ce couplage repose sur les compétences du laboratoire Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs, UMR 7266 CNRS/Université La Rochelle) en écophysiologie des diatomées et plus particulièrement l'influence de la lumière et la température sur la production primaire (le couplage lumière/température est étudié en collaboration étroite avec le Centro de Estudos do Ambiente e do Mar (CESAM de l'Université d'Aveiro, Portugal)). La méthodologie mise en œuvre est la fluorescence chlorophyllienne pour l'évaluation et le perfectionnement des prises de mesures photophysiological *in situ* et en laboratoire sur le MPB. En effet, les mesures de l'émission de fluorescence chlorophyllienne sont courantes pour étudier la productivité d'organismes photosynthétiques, et plus particulièrement à l'aide de fluorimètres dits à faisceau modulé (fluorimètres PAM). Ce projet de recherche fait l'objet d'une collaboration bilatérale MMS-LIENSs depuis 2011 via la délégation CNRS de V. Méléder à LIENSs et d'une collaboration MMS-LIENSs-CESAM depuis 2012 via un programme Hubert Curien (PHC PESSOA) mais également par le recrutement de Martin Laviale en post-doctorat sur le projet MIGROS (programme FCT) qui était en poste (ATER) à MMS entre 2008 et 2010.

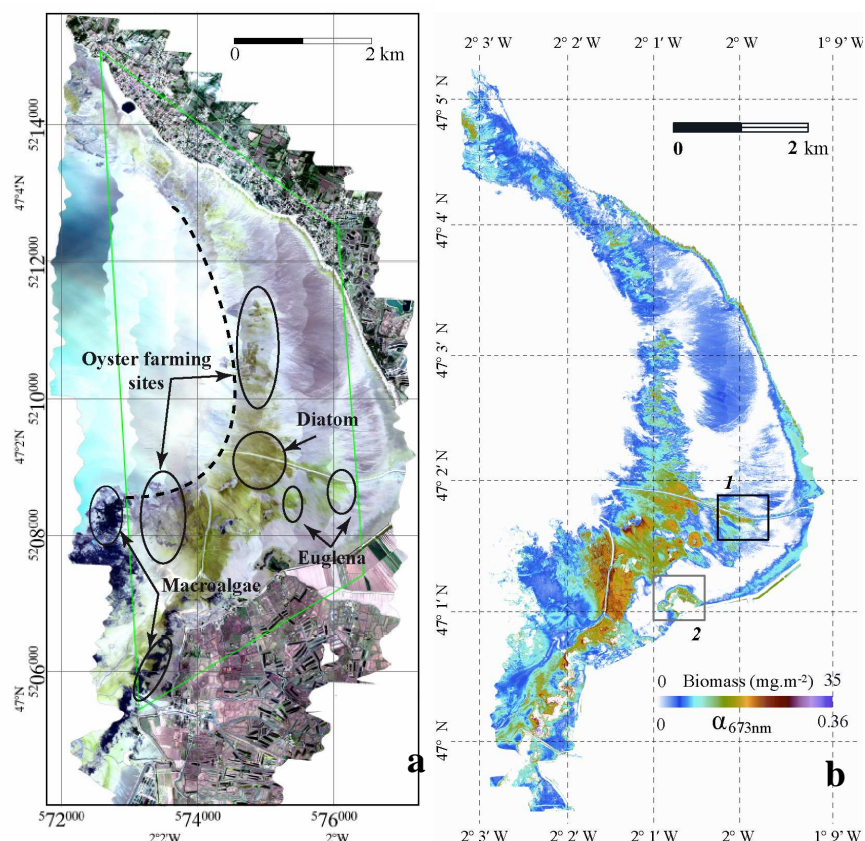


Figure 1 : Etude du biofilm par télédétection hyperspectrale visible-infraouge. a/ Image hyperspectrale (capteur HySpec de l'OSUNA) acquise en septembre 2009 sur la vasière de la Baie de Bourgneuf ; b/ Cartographie de la biomasse exprimée en mg Chl *a*.m⁻². (D'après Kazemipour et al. 2012).

- Résultats préliminaires :

En 2008, Jesus et al. (actuellement en post-doctorat à MMS) est le premier à avoir montré une relation mathématique significative entre des paramètres estimant l'efficacité photosynthétique (mesurés par fluorescence PAM) et des indices calculés à partir des mesures de réflectance sur deux espèces de diatomées du MPB. Récemment (thèse de cotutorat d'A. Barnett, en cours à LIENSs), il a été montré que la réponse photophysologique en fonction de la marée et de la lumière est différente entre des espèces de diatomées du MPB capables de migrer dans le sédiment (espèces épipéliques) et des espèces ne migrant pas ou peu (espèces épipsammiques). Ces dernières présentent un système de photoprotection au stress lumineux (ou NPQ pour Non Photochemical Quenching) plus efficace que les espèces épipéliques. Or le NPQ est lui-même relié à l'efficacité photosynthétique : il est mis en place pour dissiper l'excès d'énergie pouvant endommager les photosystèmes (Lavaud et al. 2007) : des espèces de diatomées montrant des NPQ différents présentent des efficacités photosynthétiques différentes. A. Barnett, au cours de sa thèse, a également montré que cette différence entre espèces est d'autant plus marquée que la lumière de photoacclimation est forte. Ceci serait due à l'accumulation dans les cellules de pigments xanthophylles photoprotecteurs, la diadinoxanthine et la diatoxanthine, comme cela a déjà été montré chez les espèces phytoplanctoniques : plus le pool de xanthophylles présentes dans les cellules est important, plus elles peuvent répondre rapidement et efficacement à un excès d'énergie lumineuse (Lavaud et al., 2002, 2007). La réponse à l'échelle de la communauté du MPB a également été explorée (Perkins et al., 2010b ; Serodio et al., 2012). L'effet de la température est en cours d'étude au niveau de la communauté (PHC Pessoa, 2012-13) mais n'a pas encore été abordé au niveau spécifique.

Il a été démontré depuis plusieurs décennies que le NPQ, ainsi que l'efficacité photosynthétique, sont fortement corrélés avec la mise en place du cycle des xanthophylles (voir références citées dans Lavaud 2007). Ce dernier implique la dé-époxydation de la diadinoxanthine (absorbant à 487 nm) en diatoxanthine (absorbant à 508 nm) lors de forts éclaircissements. Sur la base des travaux menés par Jesus

et al. (2008), V. Méléder a obtenu une délégation CNRS de 6 mois (entre 2011-2012) à LIENSs afin d'établir des corrélations entre NPQ, efficacité photosynthétique (mesurés par fluorescence PAM) et cycle des xanthophylles estimé par des mesures de réflectance et des analyses pigmentaires par HPLC. Ces corrélations ont été recherchées pour des espèces étudiées dans le cadre de la thèse d'A. Barnett : *Navicula phyllepta* (mobile, épipélique) et *Plagiogrammopsis vanheurckii* (non mobile, épipsammique). Méléder et al. (2012) ont alors proposé un indice radiométrique prédictif de l'efficacité photosynthétique reposant sur deux bandes d'absorption : à 500 nm (corrélée à la diminution de diadinoxanthine lors des forts éclaircissements) et à 520 nm (assignée par Ruban et al. 2004 à l'absorption de la diatoxanthine impliquée directement dans le NPQ). Toutefois, l'utilisation de cet indice pour prédire l'efficacité photosynthétique nécessite encore de relever de nombreux défis. En effet, pour le moment, les espèces étudiées sont au nombre de deux (quatre en prenant en compte celles étudiées par Jesus et al. 2008), alors que de nombreuses espèces (au moins une douzaine) constitue le MPB *in situ* (Haubois et al., 2005, Méléder et al. 2007). Une grande partie de ces espèces ont été isolées et sont hébergées au sein de la Nantes Cultures Collection (NCC) du laboratoire MMS. De même les espèces étudiées ont été photoacclimatées à des intensités de lumière faibles par rapport aux intensités atteintes *in situ*, et pour des photopériodes ne reproduisant pas les conditions naturelles (cycles circadien et tidal). Ces conditions de cultures sont à l'origine de contenus pigmentaires (notamment des teneurs faibles en diatoxanthine), de réponses photophysologiques et spectrales qui ne sont peut-être pas réalistes par rapport à la situation naturelle. Enfin, l'effet de la température, qui est également un facteur déterminant pour la photophysologie, n'a pas encore été abordé.

4. Caractère innovant :

Le projet MipHyp a donc pour objectif de relever ces différents défis, afin d'arriver à un modèle de production primaire opérationnel et alors applicable aux images hyperspectrales à notre disposition et qui sont au nombre de 6 (acquises entre 2002 et 2013 sur la baie de Bourgneuf). L'innovation est de proposer le premier modèle applicable au MPB reposant uniquement sur des données spectrales à l'instar de ce qui existe sur la canopée. A terme, ce type de modèle pourra également être transposable au phytoplancton, après adaptations.