



Étude des effets et du rôle des herbiers à *Zostera noltii* sur la biogéochimie des sédiments intertidaux

Marie Lise Delgard

► To cite this version:

Marie Lise Delgard. Étude des effets et du rôle des herbiers à *Zostera noltii* sur la biogéochimie des sédiments intertidaux. Biologie végétale. Université Sciences et Technologies - Bordeaux I, 2013. Français. NNT : 2013BOR14780 . tel-00847777

HAL Id: tel-00847777

<https://theses.hal.science/tel-00847777>

Submitted on 24 Jul 2013

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

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

THÈSE

PRÉSENTÉE A

L'UNIVERSITÉ BORDEAUX 1

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS

Par Marie Lise DELGARD

POUR OBTENIR LE GRADE DE

DOCTEUR

SPÉCIALITÉ : Biogéochimie et écosystèmes

Etude des effets et du rôle des herbiers à *Zostera noltii* sur la biogéochimie des sédiments intertidaux

Directeurs de thèse : Dr. Bruno Deflandre et Pr. Pierre Anschutz

Soutenue le 21 mai 2013

Après avis de :

M. Rutger De Wit, Directeur de Recherche, Université Montpellier II

Rapporteur

M. Lionel Denis, Professeur, Université Lille I

Rapporteur

Devant la commission d'examen composée de :

M. Rutger De Wit, Directeur de Recherche, Université Montpellier II

Rapporteur

M. Lionel Denis, Professeur, Université Lille I

Rapporteur

M. Martin Plus, Chargé de Recherche, Ifremer, Arcachon

Examineur

M. Bjorn Sundby, Professeur, ISMER-Université McGill (Canada)

Examineur

M. Eric Viollier, Maître de conférence, LGE-IPGP, Université Paris VII

Examineur

M. Bruno Deflandre, Maître de conférence, Université Bordeaux I

Directeur de thèse

M. Pierre Anschutz, Professeur, Université Bordeaux I

Directeur de thèse

M. Antoine Grémare, Professeur, Université Bordeaux I

Président du jury

Etude des effets et du rôle des herbiers à *Zostera noltii* sur la dynamique biogéochimique des sédiments intertidaux

Résumé

Cette étude a été menée afin de mieux comprendre l'influence de l'herbier à *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon, herbier affecté par une sévère régression depuis les années 2000, sur la dynamique biogéochimique des sédiments intertidaux de cette lagune. Dans cet environnement côtier dynamique, il s'agissait de caractériser cette influence sur de multiples échelles spatiales (i.e. de la racine à l'écosystème) et temporelles (i.e. tidale, diurne, saisonnière et interannuelle).

Des mesures par voltammétrie *in situ* de la composition des eaux porales des sédiments intertidaux non végétalisés ont montré que (i) les distributions verticales des espèces réduites variaient avec les marées et que (ii) la dynamique de l'oxygène dissous en réponse aux cycles tidaux et diurnes était contrôlée par l'activité photosynthétique et les migrations verticales du microphytobenthos. L'étude de l'influence de l'herbier sur cette dynamique via des pertes d'oxygène au niveau des racines a été initiée en mesurant les variations des concentrations en oxygène à l'intérieur des lacunes aérifères de ces plantes. L'organisation des lacunes de *Zostera noltii* est présentée pour la première fois dans cette étude.

La distribution verticale de nutriments dans les eaux porales de sédiments végétalisés et de sédiments nus a été caractérisée pendant la période de croissance de l'herbier. La présence de *Zostera noltii* a induit une zonation verticale marquée de cette distribution qui reflète l'évolution avec la profondeur de l'équilibre entre la production de nutriments résultant de l'exsudation de matière organique labile par les parties souterraines de la plante (source) et le pompage de ces nutriments par les racines (puits). L'existence d'un pompage de carbone inorganique dissous et de silice dissoute par les racines de l'herbier a été mise en évidence.

Des mesures d'échanges benthiques d'oxygène dissous sur des sédiments nus et colonisés par *Zostera noltii* ont permis de caractériser la saisonnalité et l'hétérogénéité spatiale du métabolisme benthique (respiration et production primaire brute) en relation avec les distributions d'herbier et/ou de macrofaune benthique. Dans les sédiments végétalisés, la forte variabilité spatio-temporelle de ce métabolisme benthique était largement contrôlée par la biomasse de feuilles d'herbier. A l'échelle de la lagune, nos calculs ont montré que la régression de l'herbier à *Zostera noltii* entre 2005 et 2007 a induit une diminution significative des taux de respiration et de production de la zone intertidal de la lagune.

L'évolution interannuelle de la biogéochimie de sédiments colonisés par *Zostera noltii* a été étudiée en 2006 et en 2010/2011 sur une zone située dans une partie du Bassin d'Arcachon particulièrement affectée par le déclin des herbiers (secteur de Cassy). Contrairement aux observations réalisées sur l'herbier bien portant en 2006, l'herbier en déclin augmenterait le relargage de nutriments dans les sédiments via la stimulation de la production d'ammonium ou de la dissolution du phosphore particulaire. La régression des herbiers fournirait un apport significatif de phosphore vers la colonne d'eau de la lagune, d'une magnitude comparable aux apports par les rivières ou à ceux liés au pompage tidal.

Mots clés : biogéochimie, sédiment, herbier, *Zostera noltii*, régression, oxygène, nutriments, fer, Bassin d'Arcachon

Study of the effect and the role of *Zostera noltii* seagrass meadows on the biogeochemical dynamic of intertidal sediments

Abstract

The aim of this study was to improve our understanding of the influence of the *Zostera noltii* meadows of the Arcachon Bay, a seagrass meadow affected by a severe regression since the 2000's, on the biogeochemical dynamic of the intertidal sediment of this lagoon. In such a changing coastal environment, it was important to characterize this influence on a wide range of spatial (i.e. from roots to the ecosystem) and temporal scales (i.e. tidal, diurnal, seasonal and inter-annual).

In situ voltammetric measurements of the composition of porewater in an intertidal unvegetated sediment showed that (i) the vertical distribution of reduced species varied with tides and (ii) the oxygen dynamic in response to tidal and diurnal cycles was controlled by the photosynthetic activity and vertical migrations of microphytobenthos. The study of the influence of seagrasses on this dynamic by radial oxygen loss around roots was initiated with measurements of oxygen concentrations inside the lacunae of these plants. The organization of the lacunae of *Zostera noltii* is presented for the first time in this study.

The vertical distribution of porewater nutrients in vegetated and unvegetated sediments was characterized during the growth period of seagrasses. The presence of *Zostera noltii* induced a strong vertical zonation related to the depth-evolution of the balance between nutrient production stimulated by the root exudation of labile organic matter (source) and the root uptake of nutrients (sink). This study revealed the occurrence of a root uptake of dissolved inorganic carbon and dissolved silica.

Measurements of benthic oxygen exchanges on sediments colonized or not by *Zostera noltii* enabled the characterization of the seasonality and spatial heterogeneity of benthic metabolism (respiration and gross primary production) related to macrofaunal and macrophytic distribution. In vegetated sediments, the spatio-temporal variability of this benthic metabolism was highly controlled by leaves biomass. At the lagoon scale, our calculations showed that the regression of *Zostera noltii* meadows induced a significant decrease of mean annual respiration and production rates of the intertidal area of the lagoon.

The inter annual evolution of the biogeochemistry of sediments colonized by *Zostera noltii* was studied in 2006 and in 2010/2011 in an area of the Arcachon Bay highly affected by the seagrass decline. In contrast to the healthy meadow in 2006, the declining meadow has increased nutrient release in sediments stimulating the production of ammonium or the dissolution of particulate phosphorus. This study shows that seagrass decay may result in a significant supply of phosphorus to the water column of a magnitude comparable to annual inputs to the lagoon from the rivers and the tidal pump.

Keywords: biogeochemistry, sediment, seagrass, *Zostera noltii*, oxygen, nutrients, iron, the Arcachon Bay

Avant propos

Cette thèse ministérielle a été réalisée dans le cadre du projet ANR IZOFLUX (programme Blanc) et du projet Région OSQUAR. Elle a aussi bénéficié du soutien financier de l'Université Bordeaux 1 (BQR), du FEDER OSQUAR, de l'ANR PROTIDAL (programme Blanc) et de l'INSU (PNEC-EC2CO, projet BIOMIN).

Remerciements

Ce travail n'aurait pu aboutir sans le soutien de nombreuses personnes que je souhaiterai remercier. Des remerciements qui même s'ils sont brefs, n'en sont pas moins des plus sincères...

Merci tout d'abord aux directeurs de l'UMR EPOC, au responsable de l'équipe ECOBIOC de m'avoir accueilli au sein du laboratoire pendant ces années de thèse : Philippe Bertrand, Antoine Grémare et Xavier de Montaudouin. Merci également aux membres du jury d'avoir examiné ce travail et merci pour vos remarques constructives et vos encouragements.

Je remercie très chaleureusement mes directeurs de thèse : Bruno Deflandre et Pierre Anschutz. Un grand merci pour votre soutien, pour la confiance que vous m'avez accordée, pour votre disponibilité, pour votre patience et votre sympathie. Malgré quelques passages difficiles, nous avons pu mener ce travail dans la bonne humeur. Vous avez su me rassurer et m'avez beaucoup apporté sur le plan professionnel et personnel. Encore merci donc.

Je remercie vivement les stagiaires qui m'ont aidé sur le terrain et au laboratoire : Emeric Kochoni, Florian Cesbron, Jonathan Avaro, Charlie Roy, Julien Perrier. Merci également à toutes les personnes du laboratoire avec qui j'ai étroitement collaboré : Guillaume Bernard, Marion Richard, Sabrina Bichon, Sophie Ferreira, Dominique Poirier, Céline Charbonnier, Aurélia Mouret, Edouard Metzger, Jonathan Deborde, Pascal Lebleu, Francis Prince, Georges Oggian, Hervé Derrienic, Florian Ganthy, Isabelle Auby, Catherine Cheniclet, Henry Etcheber, Stéphane Bujan, Aurélie Ciutat, Olivier Maire, Laurence Costes, Line Bourrasseau. Vous m'avez tous été d'une aide très précieuse. Je remercie aussi chaleureusement l'ensemble du personnel du laboratoire : enseignants-chercheurs, chercheurs, ingénieurs, marins, techniciens et l'ensemble du secrétariat.

Un grand grand merci également à ceux qui m'ont soutenus de près me voyant passer par tous les états possibles pendant ces années de thèse. Un grand grand merci à tous les stagiaires, thésards et ex-thésards avec une mention très spéciale à mes doudous Laurie et Aurélie, une aussi pour Célinette, Mourette, Aurélie P., Aurélie L., Samuel, Loic, Florent ainsi que Benjamin, Elsa, Ana, Christian et ceux que j'aurais oublié.

Enfin, mille mercis à mon cœur et à sa famille qui m'ont aidé sans compter, à ma famille, à mon frère, à mes parents... merci d'être là pour moi... cette thèse vous est dédiée...

Table des matières

Introduction générale	1
1. Contexte général	2
2. Interaction herbier et biogéochimie des zones côtières.....	4
2. 1. Processus diagénétique en zone côtière	5
2. 2. Influence de l'herbier sur les processus biogéochimiques benthiques	7
3. Site d'étude : le Bassin d'Arcachon et son herbier à <i>Zostera noltii</i>	12
3. 1. Morphologie et caractéristiques abiotiques de la lagune	12
3. 2. Ecologie de la lagune : place de l'herbier à <i>Zostera noltii</i>	13
3. 3. La régression de l'herbier.....	17
4. Objectifs et stratégie de l'étude (organisation du manuscrit)	19
Chapitre I. Biogéochimie des eaux porales : variations à courtes échelles spatiales et temporelles (mm/cm, cycles tidal/diurne)	23
I. A. <i>In situ</i> study of short-term variations of redox species chemistry in intertidal permeable sediments of the Arcachon lagoon	25
Abstract	25
1. Introduction	26
2. Materials and methods	27
2. 1. Study site.....	27
2. 2. Sampling strategy.....	29
2. 3. Methods	29
3. Results	34
3. 1. Spatial variability of the redox species	34
3. 2. Temporal evolution of redox species	34
4. Discussion	37
4. 1. The vertical distribution of redox species.....	37
4. 2. Short-term evolution of redox species in the Arcachon lagoon sediments	40
4. 3. Linking tidal dynamics of oxygen with the microphytobenthic production	40
4. 4. Influence of the tidal pump on the behavior of reduced species.....	41
5. Conclusion.....	43
I. B. Dynamique de l'oxygène dans la rhizosphère de <i>Zostera noltii</i> (étude préliminaire)	44
1. Introduction	44
2. Matériels et méthodes	45

2. 1. Echantillonnage.....	45
2. 2. Histologie des feuilles, rhizomes et racines de <i>Z. noltii</i>	46
2. 3. Mesure de l'oxygène au niveau du système racinaire de <i>Z. noltii</i>	46
3. Résultats et discussion :	48
3. 1 Description de l'organisation des lacunes de <i>Z. noltii</i>	48
3. 2. Dynamique de l'oxygène dans les lacunes de <i>Z. noltii</i> à l'échelle des cycles tidal et diurne	51
4. Conclusion.....	52
Chapitre II. Biogéochimie des eaux porales : variabilité spatiale pendant la période de croissance	55
II. Impacts of <i>Zostera noltii</i> meadows on inorganic nutrient porewater profiles in a temperate intertidal mudflat (Arcachon lagoon): study of biomass patterns during the growth period	57
Abstract	57
1. Introduction	58
2. Materials and Methods	59
2. 1. Study site and sampling procedures.....	59
2. 2. Chemical analysis	60
2. 3. Data processing.....	61
3. Results.....	61
3. 1. Sediment characteristics.....	61
3. 2. Seagrass characteristics	62
3. 3. Benthic biogeochemistry of inorganic nutrients.....	63
4. Discussion	69
4. 1. General trends of porewater nutrient profile:.....	69
4. 2. Potential importance of leaves in nutrient biogeochemistry of vegetated sediments.....	73
5. Conclusion.....	75
Chapitre III. Biogéochimie des eaux porales et échanges benthiques d'oxygène : Evolution saisonnière et Variabilité spatiale	77
III. A. Impact d'un herbier à <i>Zostera noltii</i> sur la biogéochimie des eaux porales : mesures intégratives et ponctuelles acquises sur un suivi saisonnier et le long d'un gradient de biomasse.....	78
1. Introduction	78
2. Matériels et méthodes	79
2. 1. Site d'étude.....	79

2. 2. Echantillonnage.....	80
2. 3. Analyses chimiques	81
3. Résultats et discussion	82
3. 1. Biogéochimie des sédiments nus.....	82
3. 2. Biogéochimie des sédiments colonisés par <i>Zostera noltii</i>	85
4. Conclusion.....	90
 III. B. Benthic oxygen exchanges related to macrophytic and macrofaunal distributions in a <i>Zostera noltii</i> meadow: seasonal variations and biomass-density patterns	 93
Abstract	93
1. Introduction	94
2. Materiels and methods	95
2. 1. Study area and sampling procedures	95
2. 2. Total oxygen fluxes.....	96
2. 3. Diffusive oxygen fluxes	96
2. 4. Sediment characteristics.....	97
2. 5. Seagrass and Macrofauna characteristics.....	97
2. 6. Statistical analysis.....	98
3. Results.....	99
3. 1. Environmental parameters.....	99
3. 2. Benthic metabolism.....	103
4. Discussion	106
 Chapitre IV. Evolution interannuelle.....	 113
 IV. Changes in nutrient biogeochemistry in response to the regression of <i>Zostera noltii</i> meadows in the Arcachon Bay (France)	 115
Abstract	115
1. Introduction	116
2. Materials and methods	117
2. 1. Study site.....	117
2. 2. Sampling procedures	118
2. 3. Chemical analysis	119
2. 4. Data processing.....	120
2. 5. Statistical treatment.....	120
3. Results.....	121
3. 1. <i>Zostera noltii</i> biomass and sediment characteristics.....	121

3. 2. Particulate iron and phosphorus pools	121
3. 3. Dissolved nutrient profiles.....	126
4. Discussion	128
4. 1. Inter-annual changes of seagrass biomasses as evidence of the eelgrass regression.....	128
4. 2. Inter-annual variability of bare sediment biogeochemistry.....	129
4. 3. Temporal evolution of the impact of seagrass on benthic nutrient biogeochemistry	130
4. 4. The impact of seagrass regression on the dynamics of P and N in the rhizosphere sediments of the Arcachon Bay.....	132
5. Conclusion.....	133
Synthèse générale et perspectives.....	135
1. Les apports de ce travail de recherche	136
Une meilleure compréhension des interactions herbier-biogéochimie	136
Une quantification plus précise de l'impact de l'herbier à <i>Zostera noltii</i> sur la biogéochimie benthique du Bassin d'Arcachon.....	139
2. Les perspectives amenées par ce travail de recherche	143
Caractérisation des processus encore méconnus et leurs variations spatio-temporelles à courts termes.....	143
Caractériser les variations spatio-temporelles à long terme.....	143
Références bibliographiques	145
Annexes	173
Annexe A. Présentation de la soutenance de thèse (21/05/2013).....	174
Annexe B. Nouveau Chapitre de la Thèse.....	207

Introduction générale

Introduction générale

1. Contexte général

Les zones côtières représentent une aire océanique peu profonde (<200 m) couvrant 7 % de la surface de l'océan global (Wollast 1991). Elles rassemblent un large éventail d'habitats tels que les plages sableuses, les marais salants, les mangroves, les récifs coralliens ou encore les vasières intertidales. Situés à l'interface continent-océan, ces écosystèmes reçoivent de la matière organique et des nutriments d'origine continentale et échangent de grandes quantités de matière et d'énergie avec l'océan (Borges 2005). De par ces importants apports externes, ces écosystèmes sont le siège d'une activité biologique et géochimique parmi les plus intenses de la biosphère. En effet, malgré leur faible surface, ils supportent 14 à 30 % de la production primaire océanique totale (Mantoura et al. 1991, Pernetta et Milliman 1995) et 90 % de la minéralisation sédimentaire (Wollast 1998). Ces environnements marins côtiers ont une forte valeur économique puisqu'ils regroupent par exemple plus de 90 % des activités de pêche mondiale (Pauly et Christensen 1995, Gattuso et al. 1998) et représentent une grande source de matière première, une protection contre les tempêtes ou encore un espace de loisirs (ex. Koch et al. 2009). Cependant, avec près de 40 % de la population humaine vivant sur ou près des côtes (Millennium Ecosystem Assessment 2005), ces écosystèmes sont fortement soumis aux pressions anthropiques qui les fragilisent par des dommages physiques directs et une dégradation de la qualité de l'eau, i.e. augmentation des teneurs en CO₂ dissous et baisse du pH dans l'eau (Prentice et al. 2001, Cai et al. 2011).

Comme les mangroves ou les récifs coralliens, les herbiers font partie des habitats côtiers menacés par les activités humaines (Waycott et al. 2009). Les herbiers sont constitués par les seules plantes à fleurs adaptées à la vie marine en condition d'immersion permanente : les phanérogames marines. Ce groupe de plantes est distribué sur l'ensemble des côtes mondiales à l'exception des régions polaires (Fig. 1). Il est composé de 14 genres dont les plus communs sont *Zostera*, *Thalassia* et *Posidonia* (Green et Short 2003). Ces plantes possèdent une partie souterraine (rhizomes et racines) pouvant pénétrer le sédiment jusqu'à quelques mètres de profondeur (ex. *Posidonia oceanica*, Mateo et al. 1997) et une partie épigée (les feuilles) dont la hauteur varie de quelques cm à plus d'un mètre selon l'espèce (Koch et al. 2006) (Fig. 2). Les phanérogames marines modifient profondément les propriétés physiques, chimiques et biologiques du substrat qu'elles colonisent, assurant ainsi d'importantes fonctions écologiques et économiques (Green et Short 2003).

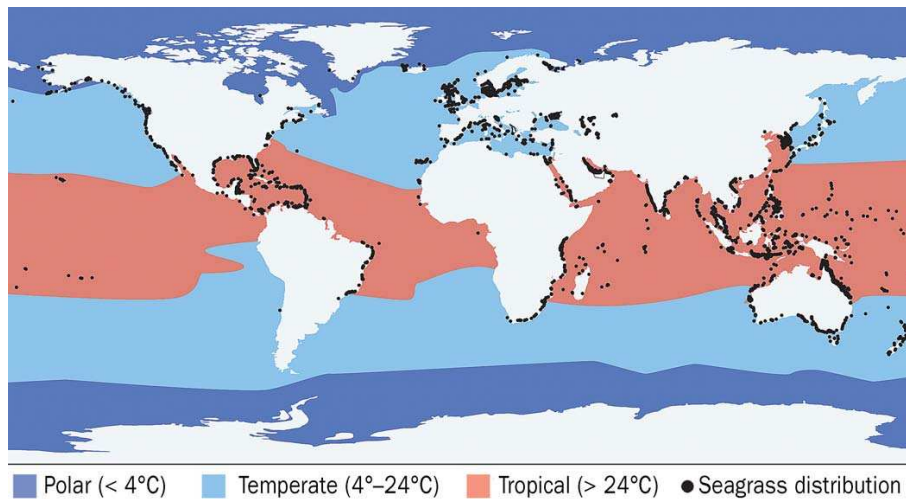


Figure 1 : Distribution mondiale des phanérogames marines. (Green et Short 2003, Orth et al. 2006).

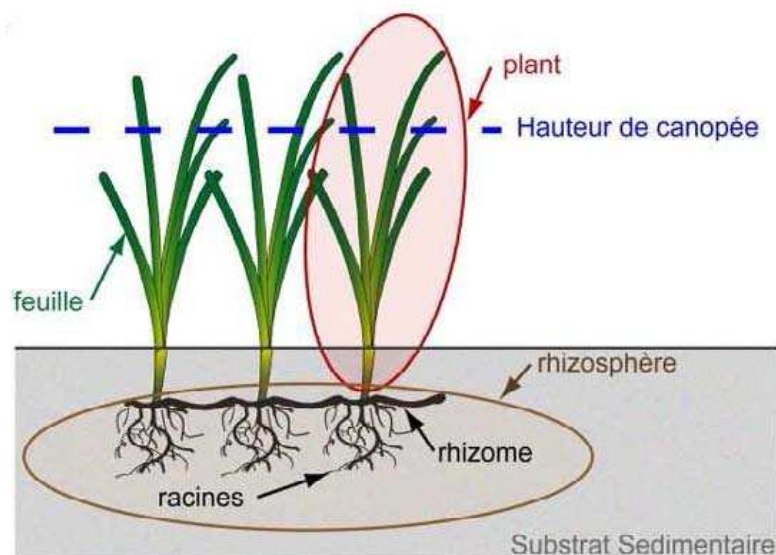


Figure 2 : Nomenclature couramment utilisée pour décrire les phanérogames marines (Ganthy 2011).

Ces plantes marines affectent l'hydrodynamisme local en créant des zones de faible énergie où le dépôt des sédiments est favorisé (Gacia et al. 2003, Hendriks et al. 2010) et où la remise en suspension est réduite (Gacia et Duarte 2001, Widdows et al. 2008, Ganthy et al. 2013). Elles forment ainsi des habitats stables et complexes qui abritent une grande diversité d'espèces animales et végétales (Hemminga et Duarte, 2000). En effet, la présence de l'herbier augmente l'abondance, la biomasse et la richesse spécifique de la faune benthique (Boström et Bonsdorff 1997, Fredriksen et al. 2010). Il sert de nurserie pour de nombreuses espèces dont certaines espèces de poissons et de coquillages ayant une grande importance économique (Heck et al. 1989, Gotceitas et al. 1997). De plus, les feuilles de phanérogames marines sont la source première de nourriture pour certains espèces charismatiques intéressant le grand public, telles que les tortues vertes ou les

dugongs (Valentine et Duffy 2006). Elles fournissent également un excellent substrat aux algues épiphytes (Harlin 1980) qui représentent une source de nourriture pour un grand nombre de brouteurs (e.g. gastéropodes, amphipodes; Borowitska et al. 2006).

Le métabolisme des phanérogames et des espèces qu'elles abritent affecte fortement la dynamique des cycles biogéochimiques des zones côtières. Les herbiers produisent de grandes quantités de carbone organique et font partie des écosystèmes les plus productifs de la planète, rivalisant avec plusieurs écosystèmes terrestres cultivés comme les champs de canne à sucre ou de maïs (Mc Roy et Mc Millan 1977, Duarte et Chiscano 1999). On estime que les herbiers assurent 12% de la production primaire nette des zones côtières (Duarte et Chiscano 1999) et 10 % de l'enfouissement du carbone organique séquestré par an dans les océans (Duarte et al. 2005). Du fait de cette forte productivité, les herbiers sont capables d'assimiler de grandes quantités de nutriments inorganiques, jouant ainsi un rôle significatif sur les flux de nutriments dans les zones côtières (Romero et al. 2006).

Il est aujourd'hui reconnu que les herbiers et les services qu'ils fournissent sont menacés directement par les activités humaines concentrées autour des zones côtières mais aussi par les changements climatiques et par la dégradation écologique de leur habitat (Orth et al. 2006). Ces environnements connaissent une régression comparable à celle reportée pour les mangroves ou les forêts tropicales avec des taux de diminution de surface qui s'élèvent à 7 % par an depuis 1990 (Waycott et al. 2009). Les causes majeures de ce déclin sont liées à des apports excessifs de nutriments (eutrophisation) ou de sédiments (par exemple par des travaux de dragage) mais de nombreux autres facteurs (pesticides, augmentation des températures, espèces invasives) sont aussi souvent impliqués dans la régression des herbiers (Orth et al. 2006, Yamamuro 2012, Walker et al. 2006). Les possibles conséquences de cette régression sont nombreuses mais restent encore peu étudiées (Kenworthy et al. 2006). Elle pourrait notamment affecter la dynamique des cycles biogéochimiques via une diminution de la production primaire, de la séquestration de carbone (Fourqurean et al. 2012) et du recyclage des nutriments.

2. Interaction herbier et biogéochimie des zones côtières

Les zones colonisées par les herbiers étant peu profondes, la dynamique des sels nutritifs et des éléments biogènes majeurs (carbone, azote, phosphore, oxygène, fer, soufre...) y est grandement contrôlée par les processus biogéochimiques du compartiment benthique et les flux résultant à l'interface eau-sédiment. Dans les sédiments côtiers, les cycles biogéochimiques sont dominés par les processus de la diagenèse précoce en interaction avec

les forçages physiques (remise en suspension des sédiments par les marées, courants de surface ou les tempêtes) et biologiques (activité de la faune benthique, des macrophytes et du microphytobenthos) (Kristensen 2000, Burdige 2011).

2. 1. Processus diagénétique en zone côtière

La diagenèse précoce regroupe l'ensemble des transformations que subissent les éléments qui composent le sédiment au cours des premières étapes de son enfouissement (Berner 1980). Ces transformations sont chimiques (e.g. complexation, adsorption, précipitation, dissolution), physiques (e.g. diffusion, advection) ou encore biologiques (minéralisation bactérienne).

Les processus de minéralisation ou d'oxydation de la matière organique par les différents agents oxydants contenus dans le sédiment ou dans les eaux interstitielles sont largement documentés (e.g. Canfield et al. 2005, Sundby 2006). Ces oxydants sont utilisés préférentiellement par les bactéries selon la quantité d'énergie libre produite par mole de carbone organique oxydée (Froelich et al. 1979). Selon ce modèle conceptuel, l'oxydant qui fournit la plus grande quantité d'énergie libre est utilisé en priorité, et lorsque cet oxydant est épuisé, un autre oxydant disponible présentant le meilleur rendement est alors utilisé. Pour un milieu sédimentaire à l'état stationnaire, la séquence d'oxydants dite de 'Froelich' typiquement reconnue se traduit par la réduction de l'oxygène en sub-surface (zone oxique) puis plus en profondeur la réduction des nitrates, des oxydes de manganèse, des oxydes de fer, des sulfates et enfin du dioxyde de carbone (Fig. 3).

Dans les environnements côtiers, cette séquence s'étend généralement sur les premiers centimètres de sédiments de surface avec des profondeurs de pénétration de l'oxygène de quelques millimètres (Glud 2008). Cependant, la zonation verticale des profils diagénétiques peut être modifiée en fonction des apports et de la réactivité de la matière organique, de la disponibilité des oxydants, des populations bactériennes et de l'activité de la faune et flore benthiques. Le sédiment côtier constitue en fait une mosaïque de microenvironnements avec différentes conditions d'oxydoréduction et différentes populations bactériennes (e.g. Boudreau et Jorgensen 2001).

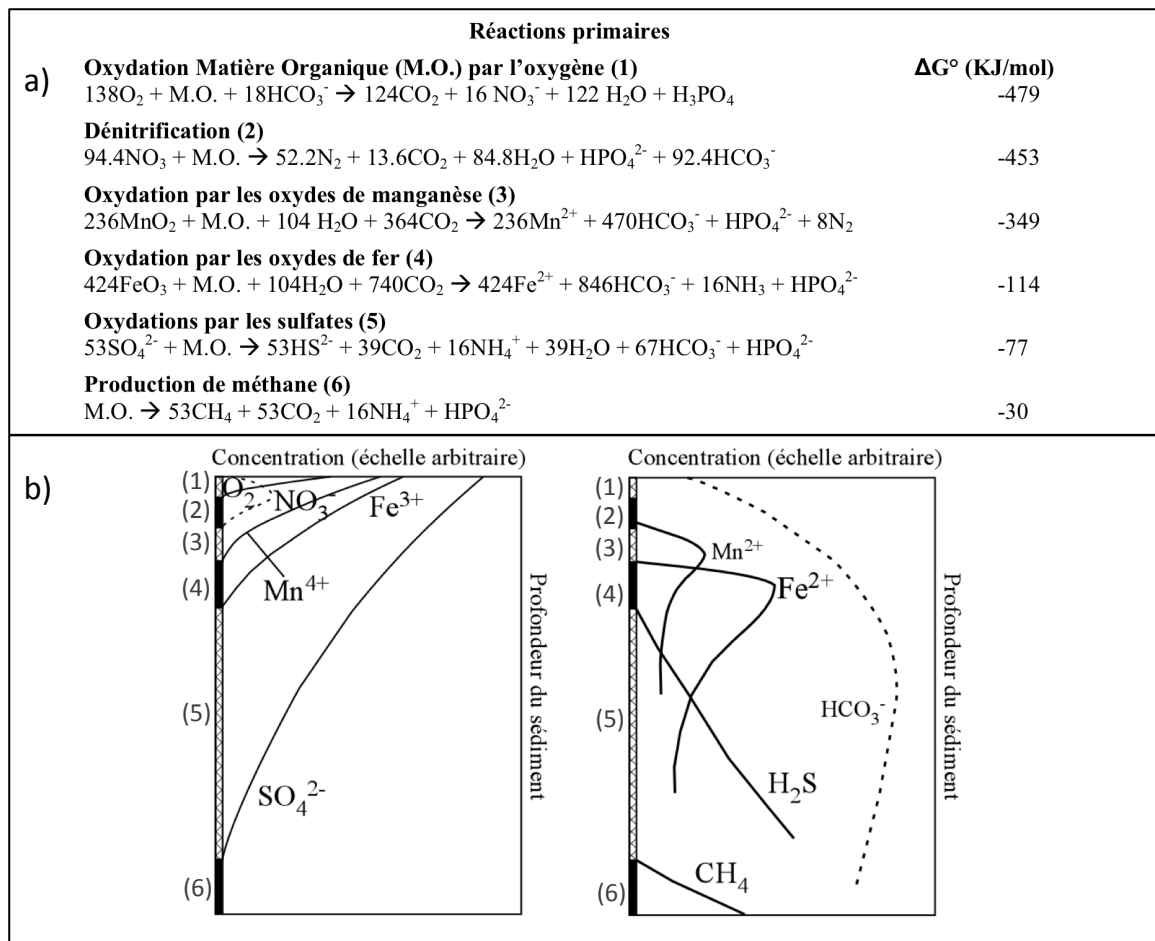


Figure 3 : (a) Réactions primaires d'oxydation de la matière organique ($\text{C}_{106}/\text{N}_{16}/\text{P}$ Redfield et al. 1963) établies selon Froelich et al. (1979) dans les sédiments marins et valeurs de l'énergie libre standard pour une mole de carbone organique (extrait de Deborde 2007). **(b)** Profils diagénétiques théoriques résultant des différents processus de dégradation de la matière organique : accepteurs d'électrons à gauche et produits de réaction à droite (Pastor 2010).

L'oxydation de la matière organique ($\text{C}_{106}/\text{N}_{16}/\text{P}$; Redfield et al. 1963) libère du C, N et P inorganique ainsi que des espèces réduites (Mn^{2+} , Fe^{2+} , HS^-) qui diffusent dans le sédiment et sont impliqués dans des réactions secondaires d'oxydo-réduction ou de précipitation. Parmi ces réactions secondaires, les plus importantes sont l'oxydation des espèces réduites (ex : oxydation des sulfures par l'oxygène, les oxydes de fer ou de manganèse) ou encore les réactions de précipitation comme par exemple celle du fer(II) et des sulfures en FeS ou FeS_2 (Figure 4). On trouve aussi des réactions d'adsorption-désorption dont celle du phosphore qui s'adsorbe sur les oxydes de fer en sub-surface et qui est libéré sous forme dissoute lors de la réduction de ces oxydes de fer plus en profondeur dans le sédiment (Anschutz et al. 1998, Cha et al. 2005). Ce processus joue un rôle très important dans la séquestration du phosphore dans les sédiments (Sundby et al. 1992).

Réactions secondaires	
Nitrification $\text{NH}_4^+ + 3/2\text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_2^- + 2\text{H}^+ + \text{H}_2\text{O}$ $\text{NO}_2^- + 1/2\text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_3^-$ $\text{NH}_4^+ + 2\text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_3^- + 2\text{H}^+ + \text{H}_2\text{O}$	Oxydation de Fe^{2+} $\text{O}_2 + 4\text{Fe}^{2+} + 10\text{H}_2\text{O} \rightarrow 8\text{H}^+ + 4\text{Fe}(\text{OH})_3$ $\text{NO}_3^- + 5\text{Fe}^{2+} + 12\text{H}_2\text{O} \rightarrow 9\text{H}^+ + 5\text{Fe}(\text{OH})_3 + 1/2\text{N}_2$ $\text{MnOOH} + \text{Fe}^{2+} + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{Mn}^{2+} + \text{Fe}(\text{OH})_3$ $\text{MnO}_2 + 2\text{Fe}^{2+} + 4\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{Mn}^{2+} + \text{Fe}(\text{OH})_3 + 2\text{H}^+$
Oxydation de Mn^{2+} $\text{O}_2 + 2\text{Mn}^{2+} + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow 4\text{H}^+ + 2\text{MnO}_2$ $\text{O}_2 + 4\text{Mn}^{2+} + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow 8\text{H}^+ + 4\text{MnOOH}$ $2\text{NO}_3^- + 5\text{Mn}^{2+} + 2\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2 + 5\text{MnO}_2 + 8\text{H}^+$ $2\text{NO}_3^- + 10\text{Mn}^{2+} + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2 + 10\text{MnOOH} + 18\text{H}^+$	Oxydation des sulfures $\text{H}_2\text{S} + 2\text{O}_2 + 2\text{HCO}_3^- \rightarrow \text{SO}_4^{2-} + 2\text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$ $\text{H}_2\text{S} + 4\text{CO}_2 + 2\text{Fe}(\text{OH})_3 \rightarrow \text{Fe}^{2+} + \text{S} + 4\text{HCO}_3^- + 2\text{H}_2\text{O}$ $\text{H}_2\text{S} + 2\text{CO}_2 + \text{MnO}_2 \rightarrow \text{Mn}^{2+} + \text{S} + 2\text{HCO}_3^-$
Oxydation du méthane $\text{CH}_4 + 2\text{O}_2 \rightarrow \text{CO}_2 + 2\text{H}_2\text{O}$ $\text{CH}_4 + \text{SO}_4^{2-} \rightarrow \text{HCO}_3^- + \text{HS}^- + \text{H}_2\text{O}$	Précipitation du fer et des sulfures $\text{Fe}^{2+} + \text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{FeS} + 2\text{H}^+$ $\text{Fe}^{2+} + 2\text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{FeS}_2 + 2\text{H}^+$
+ Processus d'adsorption/désorption, de dissolution/précipitation (CaCO_3 , MnCO_3 , FeS)	

Figure 4 : Réactions secondaires d'oxydoréduction et de précipitation des espèces réduites lors de la dégradation de la matière organique (Van Capellen et Wang 1996, Hyacinthe et al. 2001, Deborde 2007).

2. 2. Influence de l'herbier sur les processus biogéochimiques benthiques

Les herbiers influencent fortement les processus biogéochimiques dans les eaux de subsurface et dans les sédiments des zones colonisées. Les mécanismes d'interactions herbier-biogéochimie sont nombreux et affectent en particulier, directement la dynamique de la matière organique, des nutriments et de l'oxygène aussi bien dans le sédiment que dans la colonne d'eau (revue de Marbà et al. 2006, Fig. 5).

Les sédiments colonisés sont souvent enrichis en matière organique par le piégeage de seston par les feuilles (Ward et al. 1984, Wilkie et al. 2012) et par la décomposition de photosynthétats exsudés par les racines ou de tissus sénescents de la plante (Kaldy et al. 2006, Moriarty et al. 1985). Cette matière organique, en particulier la matière organique labile exsudée par les racines, stimule l'activité bactérienne (Holmer et al. 2001, Hansen et al. 2000) et notamment la sulfato-réduction et la fixation d'azote (Nielsen et al. 2001, Welsh et al. 1996a, b) accélérant ainsi le recyclage des nutriments. D'autre part, la synthèse de matière organique par les producteurs primaires que sont les herbiers peut être vue sous la forme d'une équation qui tient compte de la composition élémentaire moyenne de ces organismes (Duarte 1990, Romero et al. 2006) :



La croissance d'un herbier nécessite de grandes quantités de nutriments qui peuvent être absorbés aussi bien par les racines dans le sédiment que par les feuilles dans la colonne d'eau (Terrados and Williams 1997, Touchette et Burkholder 2000, Nielsen et al. 2006, Alexandre et al. 2011). Selon l'équation ci-dessus, le dioxyde de carbone, le nitrate (ou sa forme réduite l'ammonium) et le phosphate peuvent être considérés comme étant les

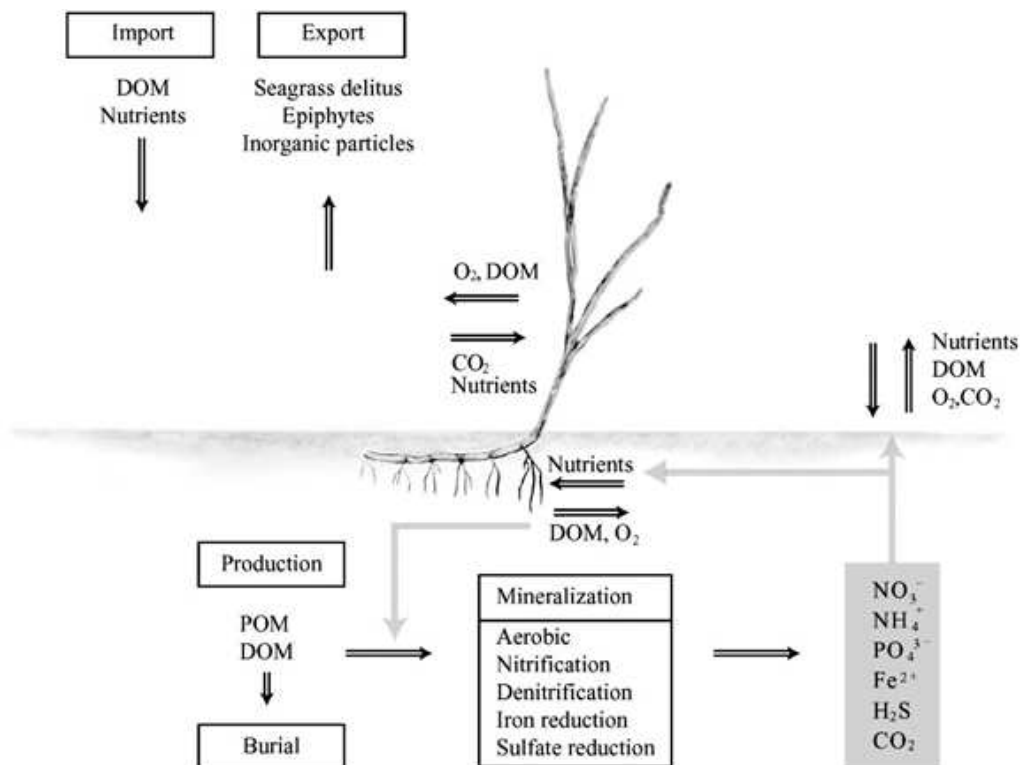


Figure 5 : Modèle conceptuel des interactions herbier-colonne d'eau et herbier-sédiment (Marbà et al. 2006).

trois nutriments majeurs nécessaires à cette croissance. Du fait des faibles solubilités et taux de diffusion du CO_2 dans l'eau de mer, les herbiers ont développé une capacité à utiliser aussi bien le dioxyde de carbone que le hydrogenocarbonate (HCO_3^-) qui est la forme la plus abondante de carbone inorganique dans l'eau de mer (Beer et Rehnberg 1997, Invers et al. 2001). Alors que le CO_2 non chargé est assimilé par diffusion passive dans les cellules, l'acquisition du HCO_3^- implique une enzyme extracellulaire (anhydrase carbonique) qui déshydrate HCO_3^- en CO_2 avant l'absorption de carbone inorganique (Björk et al. 1997, Invers et al. 1999).

De nombreuses études portent sur la dynamique de N et P parce que ces nutriments sont ceux qui limitent le plus souvent la croissance des herbiers (Duarte 1990, Romero et al. 2006). Les sources majeures d'azote inorganique disponibles pour les herbiers incluent les nitrates (NO_3^-) et l'ammonium (NH_4^+) dans la colonne d'eau et l'ammonium dans les eaux porales du sédiment. L'assimilation des nitrates étant énergétiquement coûteuse, le pompage de l'ammonium serait plus bénéfique à ces phanérogames marines (Lara et al. 1987, Turpin 1991, Lee et Dunton 1999). L'ammonium serait donc la source majeure d'azote pour les herbiers alors que la source principale de P serait PO_4^{3-} (Lee et al. 2007). Comme les concentrations de ces éléments dissous sont plus élevées dans les sédiments

que dans la colonne d'eau, les eaux porales sont souvent considérées comme une source significative de nutriments pour les herbiers (Carignan et Kalff 1980, Zimmerman et al. 1987) même si les taux de pompage sont généralement plus élevés pour les feuilles que pour les racines (Touchette et Burkholder 2000).

D'autres éléments essentiels, considérés comme macro-nutriments en écologie terrestre comme le K, S, Ca et Mg, sont nécessaires à la croissance des herbiers mais sont encore peu étudiés du fait de leur caractère non limitant dans les environnements marins (Romero et al. 2006). Les micro-nutriments, et en particulier les métaux (Fe, Mn, Mo et Cu), sont aussi essentiels, bien que présents en très faibles concentrations dans ces plantes (Llagostera et al. 2011). Le silicium, élément nutritif majeur de certaines communautés phytoplanctoniques (diatomées), est également considérée depuis peu comme un nutriment essentiel pour les plantes terrestres et aquatiques (Cooke et Leishman 2011, Epstein 2009, Schoelynck et al. 2010). Le silicium contribuerait notamment à renforcer les plantes et à améliorer leur résistance à différents stress mécaniques comme les tempêtes et l'action des marées (Ma et Takahashi 2002, Schoelynck et al. 2010). L'assimilation de cet élément a été étudié pour plusieurs plantes aquatiques d'eau douce et pour quelques espèces halophytes (spartines des marais salants, Querné et al. 2012, Hou et al. 2010) mais aucune étude n'a encore été menée pour les espèces d'herbiers.

Enfin, les herbiers sont susceptibles d'affecter significativement la dynamique de l'oxygène autant dans la colonne par la respiration et la photosynthèse des feuilles que dans le sédiment via des pertes d'oxygène au niveau des racines (Borum et al. 2006). En effet, l'oxygène, produit au niveau des feuilles par photosynthèse ou diffusant de la colonne d'eau vers les feuilles, est acheminé via des lacunes sous forme gazeuse vers les tissus souterrains qui poussent en milieu anoxique (Penhale et Wetzel 1983, Roberts et al. 1984, Greve et al. 2003). Sous certaines conditions, l'oxygène transporté excède la demande respiratoire des racines. Des pertes radiales d'oxygène depuis les racines vers le sédiment peuvent alors créer des micro-niches oxygénées autour de l'apex racinaire (Pedersen et al. 1998, Connell et al. 1999, Jensen et al. 2005, Frederiksen et Glud 2006). Ces micro-niches modifient localement les conditions d'oxydo-réduction affectant la dynamique du fer, du soufre et de l'azote dans le sédiment (Isaksen et Finster 1996, Jonkers et al. 2000, Welsh et al. 2000, Hebert et Morse 2003, Sundby et al. 2003). L'intensité de ces apports d'oxygène vers les racines, et donc de ces pertes dans le sédiment, sont directement dépendantes de l'activité photosynthétique de la plante et varient donc en fonction de la luminosité (Pedersen et al. 1998, Connell et al. 1999, Borum et al. 2005).

Durant ces 20 dernières années, de nombreuses études ont permis de décrire ces processus majeurs d'interactions herbier-biogéochimie. Cependant, ces processus n'ont été caractérisés que pour certaines espèces qui ont reçu plus d'attention que d'autres, notamment *Zostera marina* ou encore *Cymodocea nodosa*. Etant donné leur grande diversité en termes de morphologie et d'habitats (Kuo et den Hartog 2006), des spécificités propres à chacune de ces espèces de phanérogames sont susceptibles d'être rencontrées. De plus, les différents processus décrits précédemment peuvent avoir des effets opposés sur les mêmes éléments : (i) la présence d'un herbier peut stimuler la minéralisation de la matière organique et donc la production de nutriments inorganiques mais l'herbier agit d'autre part comme un puits significatif de ces mêmes nutriments ; (ii) l'herbier peut stimuler la production de sulfures via la sulfato-réduction mais peut aussi ré-oxyder ces espèces réduites toxiques par des pertes d'oxygène au niveau des racines. L'impact 'net' de la présence des herbiers sur les cycles biogéochimiques reste complexe à évaluer puisqu'il va non seulement dépendre de l'espèce de phanérogame considérée mais aussi de l'intensité de son métabolisme (photosynthèse et respiration). Ce dernier varie lui-même en fonction de la morphologie de la plante (e.g. biomasse de feuilles, de racines, densité de pieds) mais aussi en fonction de nombreux facteurs externes abiotiques (e.g. température, lumière, qualité du substrat et de la colonne d'eau : disponibilité en nutriments, oxygénation, turbidité) et biotiques (interactions avec les organismes abrités par l'herbier) (Marbà et al. 2006).

L'étude de l'impact des herbiers sur la biogéochimie nécessite la prise en compte des fortes variations spatio-temporelles existant au sein de ces environnements côtiers dynamiques. Certains processus comme les pertes radiales d'oxygène au niveau de la racine ont un impact direct sur une sphère environnante d'un rayon de l'ordre du millimètre (e.g. Jensen et al. 2005, Frederiksen et Glud 2006). A l'inverse, l'activité photosynthétique est susceptible d'affecter les flux benthiques de carbone et d'oxygène à l'échelle du plant (ou des pieds), du patch formé par les pieds et enfin à l'échelle de l'herbier formé par les différents patches (Fig. 6). Les variations temporelles sont quant à elles, liées aux différents rythmes naturels rencontrés dans les environnements côtiers allant des cycles tidaux et diurnes jusqu'à celui des saisons. Des variations à plus long terme (interannuelle) peuvent aussi apparaître en fonction de l'état de colonisation de l'herbier (régression ou progression).

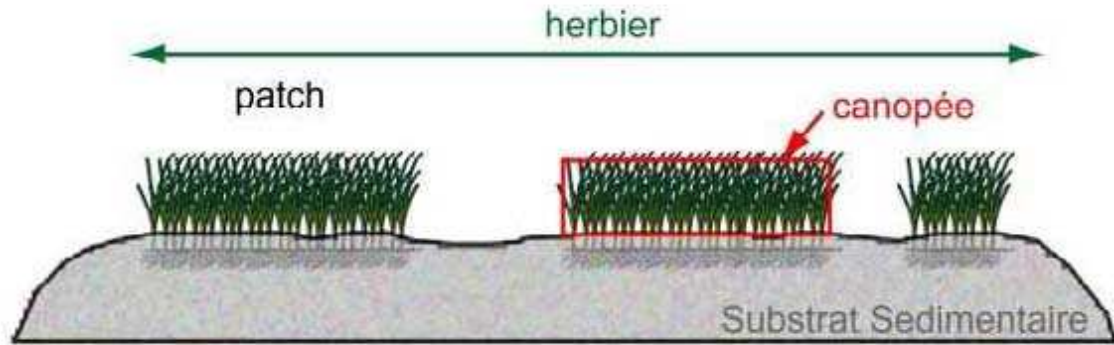


Figure 6 : Nomenclature couramment utilisée pour décrire les attributs d'un herbier (Ganthy 2011). Patch : tâche de l'ordre du m^2 formée par un ensemble plus ou moins dense de pousses de phanérogames. Canopée : ensemble de la partie épigée des pousses.

Les facteurs abiotiques telles que la lumière, la température ou encore la disponibilité des nutriments ont des effets majeurs sur l'activité des herbiers, ces derniers étant déjà bien décrits (e.g. synthèses de Lee et al. 2007, Touchette et Burkholder 2000, Romero et al. 2006). Cependant les variations spatio-temporelles de l'impact des herbiers sur les cycles biogéochimiques restent encore peu connues (Marbà et al. 2006). Par exemple, l'effet de la densité (nombre de pieds par m^2) sur la dynamique des sulfures et sur la dissolution des carbonates a été montré respectivement par Holmer et Nielsen (1997) et Burdige and Zimmerman (2002) mais d'autres études sont nécessaires pour caractériser cet effet sur les autres processus biogéochimiques. Concernant les échelles temporelles, bien que les variations saisonnières soient relativement bien documentées (e.g. Azzoni et al. 2001, Holmer et al. 2006a, Deborde et al. 2008a), les variations à plus courts termes sont encore peu connues et en particulier celles liées à la marée. D'autre part, l'effet de l'interaction entre les phanérogames marines et les organismes abrités par celles-ci sur les échanges de carbone ou d'oxygène a été étudié pour les épiphytes (Mazzella et Alberte 1986, Hasegawa et al. 2007, Ouisse et al. 2010) mais seule une étude a porté sur l'effet de l'interaction herbier-macrofaune en terme de taux de respiration (Thouzeau et al. 2007). Enfin l'étude de l'impact de la régression des herbiers sur les cycles biogéochimiques a été initiée récemment, notamment avec les travaux de Fourqurean et al. (2012) sur le cycle du carbone, mais de nombreuses questions demeurent par exemple sur la dynamique des nutriments dans les herbiers en régression (Marbà et al. 2006).

3. Site d'étude : le Bassin d'Arcachon et son herbier à *Zostera noltii*

3. 1. Morphologie et caractéristiques abiotiques de la lagune

Le Bassin d'Arcachon est une lagune semi-fermée de forme triangulaire d'une surface de 174 km² et d'une profondeur moyenne de 4,6 m (Fig. 7). Un tiers de sa superficie est occupé par des chenaux sableux (profondeur maximale de 20 m) qui sont prolongés par un réseau de chenaux secondaires moins profonds. Les deux autres tiers sont occupés par des platiers intertidaux constitués de sédiments perméables sableux fins qui sont recouverts vers l'aval par une couche de sédiments vaseux à silto-vaseux. Situé sur le littoral Aquitain, il communique avec l'Atlantique par un système de passes de 2-3 km de large et de 12 km de long. Il est soumis à une marée semi-diurne dont le marnage varie de 0,8 à 4,6 m (Plus et al. 2008). Pendant un cycle de marée, les volumes d'eau échangés avec l'océan sont d'environ 130.10⁶ et 400.10⁶ m³ respectivement en morte-eau et vive-eau. Le bassin reçoit aussi, pendant chacun de ces cycles de marées, de 0,2.10⁶ m³ d'eau douce provenant de son bassin versant durant les étiages à 4.10⁶ m³ durant les crues, en particulier de la rivière Leyre au Sud-Est et du canal du Porge au Nord (Manaud et al. 1997; Fig. 7). Ces apports continentaux restent très faibles devant les volumes d'eau océanique mis en jeu par la marée.

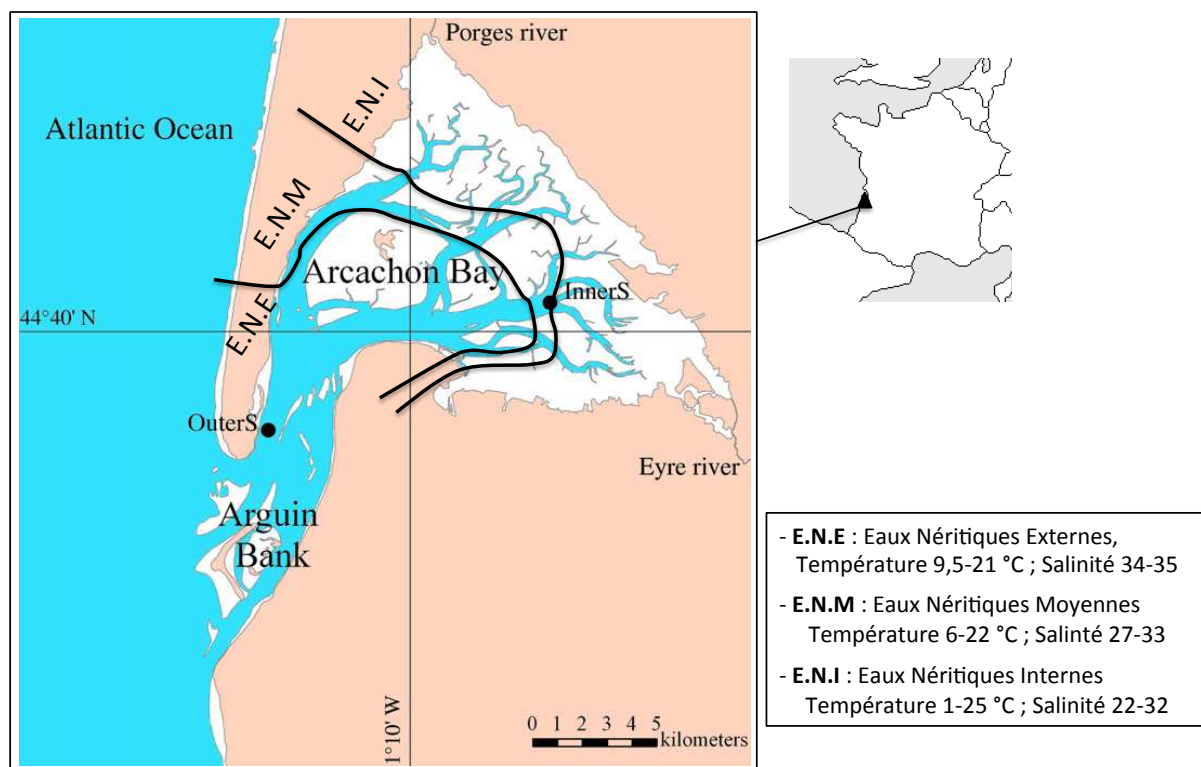


Figure 7 : Bassin d'Arcachon, localisation et répartition des masses d'eau à pleine mer (zone intertidale en blanc). Régime annuel de température et de salinité de ces trois masses d'eau (modifiée d'après Plus et al. 2010 et Boucher 1968).

Les caractéristiques morphologiques et l'alternance des apports marins et d'eaux douces créent une stratification horizontale des masses d'eau. Des passes vers l'intérieur du bassin, trois types de masses d'eau caractérisées par leur régime annuel de température et de salinité ont été définies : eaux néritiques externes, moyennes et internes (Boucher 1968; Fig. 7). Le temps de renouvellement des eaux du Bassin d'Arcachon dépend de la marée, du vent et des débits de rivières et varie entre 13 jours en hiver et 16 jours en été (Plus et al. 2008).

3. 2. Ecologie de la lagune : place de l'herbier à *Zostera noltii*

Le Bassin d'Arcachon abrite un grand nombre de producteurs primaires benthiques (microphytobenthos, épiphytes, macroalgues, phanérogames marines, halophytes des près salés) et pélagiques (phytoplancton). Les deux tiers de la production annuelle totale du bassin sont assurés par les communautés benthiques, en particulier par le microphytobenthos et l'herbier à *Zostera noltii* (Tableau 1).

Tableau 1 : Synthèse des estimations concernant la production primaire de la lagune d'Arcachon (Polsenaere 2011) :

Contribution à la production primaire annuelle de la lagune		
Herbier à <i>Zostera noltii</i>	20 %	Auby 1991
Herbier à <i>Zostera marina</i>	5 %	Auby 1991
Macro-algues benthiques	5 %	Auby et al. 1994
<i>(Monostroma obscurum)</i>		
Macro-algues benthiques.....	1 %	Auby 1991
<i>(épiphytes des herbiers à Zostera marina)</i>		
Halophytes	7 %	Sorrianno-Sierra 1992
<i>(production des parties souterraines)</i>		
Microphytobenthos.....	32 %	Auby (com.pers.) dans Polsenaere (2011)
Phytoplancton.....	30 %	Glé et al. 2008

Zostera noltii fait partie avec *Zostera marina* des deux espèces de phanérogames marines qui colonisent le Bassin d’Arcachon. *Zostera marina* colonise une petite partie de la zone subtidale (4 km² en 2008) alors que *Zostera noltii* couvre 40 % de la zone intertidale soit une surface de 46 km² qui fait de cet herbier le plus grand herbier à *Zostera noltii* d’Europe (Auby et al. 2011). Cette espèce intertidale, soumise à de fortes variations de d’intensité lumineuse et de température, est considérée comme une plante adaptée à des conditions difficiles (Bernard 2007). Elle se présente sous la forme de minces rhizomes rampants (de 0,5 à 2 mm de large) portant des faisceaux de 2 à 5 feuilles rubanées étroites (environ 2 mm de large et 10 à 30 cm de longueur) (Fig. 8). Cette espèce est aussi largement répandue dans l’Atlantique Nord, de la Suède jusqu’à la Mauritanie et se retrouve aussi dans certains étangs méditerranéens (Moore et Short 2006).

Comme tout les herbiers intertidaux à *Zostera noltii* d’Europe, celui du bassin d’Arcachon est sujet de très fortes variations saisonnières de biomasses et de couverture foliaire (Veermat et Verhagen 1996, Auby 1991). Ces variations suivent typiquement une courbe unimodale avec un maximum de biomasse en été. Dans le bassin d’Arcachon, la croissance des racines se fait en léger décalage par rapport à celles des feuilles (Auby et Labourg 1996). La biomasse racinaire augmente de janvier à mars puis diminue d’août à décembre alors que la biomasse aérienne augmente de février à juin puis diminue de novembre à février.

Malgré les fortes réductions de biomasses en hiver, la végétation est présente toute l’année mais aucune partie de l’appareil végétatif ne persiste une année entière (Bernard 2007). La longévité des rhizomes étant estimée à 10 mois (Loquès 1990), le maintien de *Zostera noltii* d’une année sur l’autre se fait grâce à la croissance apicale des rhizomes (Fig. 8) qui, dans le même temps, dégénèrent par leur extrémité opposée et à leur périphérie. Les rhizomes jouent ainsi un rôle important dans la propagation végétative de cette espèce par leur croissance mais aussi par bouturage naturel de fragments de rhizomes. Cette croissance végétative débute dès que la température de l’eau dépasse 8-9°C. L’espèce présente également une reproduction sexuée avec la production de tige fleurie en début juin lorsque la température de l’eau atteint environ 18°C (Ganthy 2011).

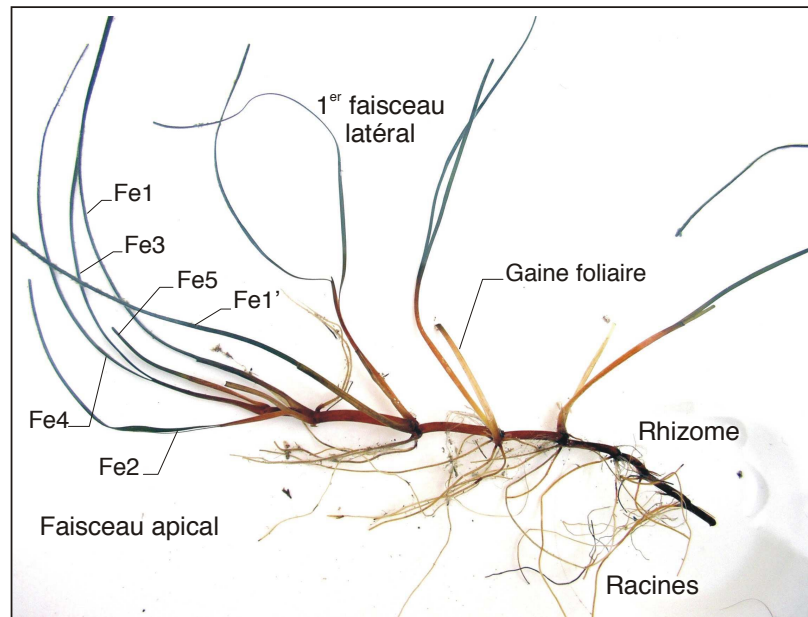


Figure 8 : Structure morphologique d'un rhizome de *Zostera noltii*. Fe1 à Fe5 = feuilles du faisceau apical numérotées dans leur ordre d'insertion, de la plus ancienne à la plus jeune ; Fe1' = ancienne feuille 1 du faisceau apical (Bernard 2007).

L'herbier à *Zostera noltii* constitue non seulement une part importante de la biomasse végétale du Bassin d'Arcachon mais il impacte aussi fortement la physique, la biologie et la biogéochimie de cet écosystème (DeWit et al. 2001). Son rôle sur la stabilisation des sédiments et sur le piégeage des particules a été mis en évidence par Ganthy et al. (2013). Cet herbier aurait un effet structurant sur les communautés de la macrofaune benthique (Blanchet et al. 2004) et représente une source de nourriture important pour ces communautés (Dubois 2012). De novembre à mars, l'herbier nourrit également la plus vaste colonie d'Europe de Bernache Cravant (Auby et al. 2011).

Comme détaillé dans la deuxième partie de cette introduction, la présence d'un herbier peut affecter profondément la biogéochimie des écosystèmes colonisés. Dans le bassin d'Arcachon, différentes études ont permis d'évaluer l'impact de l'herbier à *Zostera noltii* sur les cycles du soufre, de l'azote, de l'oxygène, du phosphore et du carbone au travers des projets européens CLEAN (Coastal Lagoon Eutrophication and ANaerobic processes 1996) et ROBUST (the ROle of BUffering capacities in STabilising coastal lagoon ecosystems, 1996-1999). Ces projets ont contribué à caractériser l'origine et les effets de l'eutrophisation dans le bassin d'Arcachon (Caumette et al. 1996, De Wit et al. 2001), ainsi que des mécanismes microbiens liés aux cycles de l'azote et du soufre, en relation avec la rhizosphère des herbiers de zostères.

La présence de l'herbier induit de forts taux de fixation d'azote (N_2) assurée majoritairement par des bactéries sulfatoréductrices qui ont une grande affinité pour les racines et rhizomes de *Zostera noltii* (Nielsen et al. 2001, Welsh et al. 1996a). Isaksen et Finster (1996) ont ainsi mesuré des taux de sulfato-réduction deux fois plus élevés dans les sédiments colonisés que dans les sédiments nus. Les apports de photosynthétats de la plante vers le sédiment de la rhizosphère sont un facteur important contrôlant cette fixation d'azote qui est ainsi deux à quatre fois plus intense le jour que la nuit (Welsh et al. 1996b, 1997). Des variations saisonnières ont été relevées avec des taux maximums de fixation en été, pendant le pic de croissance de l'herbier (Welsh et al. 1996a). Enfin, cette fixation d'azote contribue à 6-12 % de la demande totale en azote de *Zostera noltii* (Welsh et al. 1996a) qui pompe aussi de grandes quantités d'azote inorganique depuis la colonne d'eau (Welsh et al. 2000). Dans cette lagune, l'export d'azote dans la biomasse de la plante ou par enfouissement dans le sédiment est probablement le mécanisme majeur de perte des apports anthropogéniques d'azote (Welsh et al. 2000).

La décomposition lente et incomplète des racines et des rhizomes des herbiers peut conduire à une forte accumulation de matière organique et de nutriments dans le sédiment. Il a été montré qu'il restait près de 50% des détritiques de racine de zostères après 2 ans d'incubation (Banta et al. 2004). Dans le bassin d'Arcachon la production nette de zostères naines (*Zostera noltii*) a été estimée à 36 000 t/an (en poids sec) (Auby et Labourg 1996), correspondant à 720 t/an d'azote. Cette valeur est du même ordre de grandeur que les apports directs d'azote inorganique dissous (essentiellement sous forme de nitrate) par le bassin versant (de l'ordre de 800 t/an en 2007 et 2008, Canton 2009).

Jonkers et al. (2000) ont montré que les sédiments de la lagune colonisés par *Zostera noltii* étaient plus oxygénés que les sédiments nus pendant la période de photosynthèse. Ce phénomène serait très certainement lié aux pertes radiales d'oxygène au niveau des racines de la plante mais celles-ci n'ont pas encore été directement mesurées pour l'espèce *Zostera noltii*.

Plus récemment, Deborde et al. (2008a) ont mis en évidence une forte interaction entre les cycles du fer et du phosphore avec la dynamique saisonnière de ces herbiers. Pendant la phase de croissance, le système racines-rhizomes forme une zone riche en oxydes de fer très probablement via des apports en oxygène par les racines déjà évoqués par Jonkers et al. (2000). Ces oxydes de fer qui piègent le phosphore dissous dans la rhizosphère, constitueraient une réserve de phosphore disponible pour les besoins de *Zostera noltii*. Au contraire, pendant la phase de dégénérescence (automne et hiver), la demande en P de ces plantes diminue et la réduction des oxydes de fer est stimulée par les apports importants

en matière organique via les racines. L'herbier agit alors comme une source de P pour la colonne d'eau.

Enfin, des mesures de flux de CO₂ par Eddy Covariance aux interfaces atmosphère-eau et atmosphère-sédiment par Polsenaere et al. (2012) ont notamment montré que l'herbier à *Zostera noltii* domine la production nette de l'écosystème (Net Ecosystem Production, NEP) du bassin d'Arcachon en été et en automne, en lien avec le cycle de croissance de ces végétaux (Auby et Labourg 1996). Ces mêmes mesures ont aussi montré une activité photosynthétique de ces phanérogames plus intense à marée basse qu'à marée haute.

3. 3. La régression de l'herbier

Occupant le bassin d'Arcachon depuis le 18^{ème} siècle, l'herbier à *Zostera noltii* connaît une forte régression, comme de nombreux herbiers dans le monde depuis une vingtaine d'année. Une perte de surface de 33 % a été observée entre 1989 et 2007 (Plus et al. 2010). Une accélération de ce déclin s'est produite entre 2005 et 2007 avec l'augmentation de 140 % des surfaces à faibles recouvrement associée à une diminution des surfaces présentant des couvertures foliaires moyennes et fortes de 18 et 53 % respectivement (Fig. 9, Tableau 2 ; Plus et al. 2010, Auby et al. 2011). Un récent rapport de l'Ifremer (Auby et al. 2011) indique que ce déclin résulterait probablement des fortes températures estivales de l'air et de l'eau qui ont été mesurées entre 2003 et 2006. Une possible contamination par les pesticides aurait pu accentuer les effets de ces anomalies météorologiques.

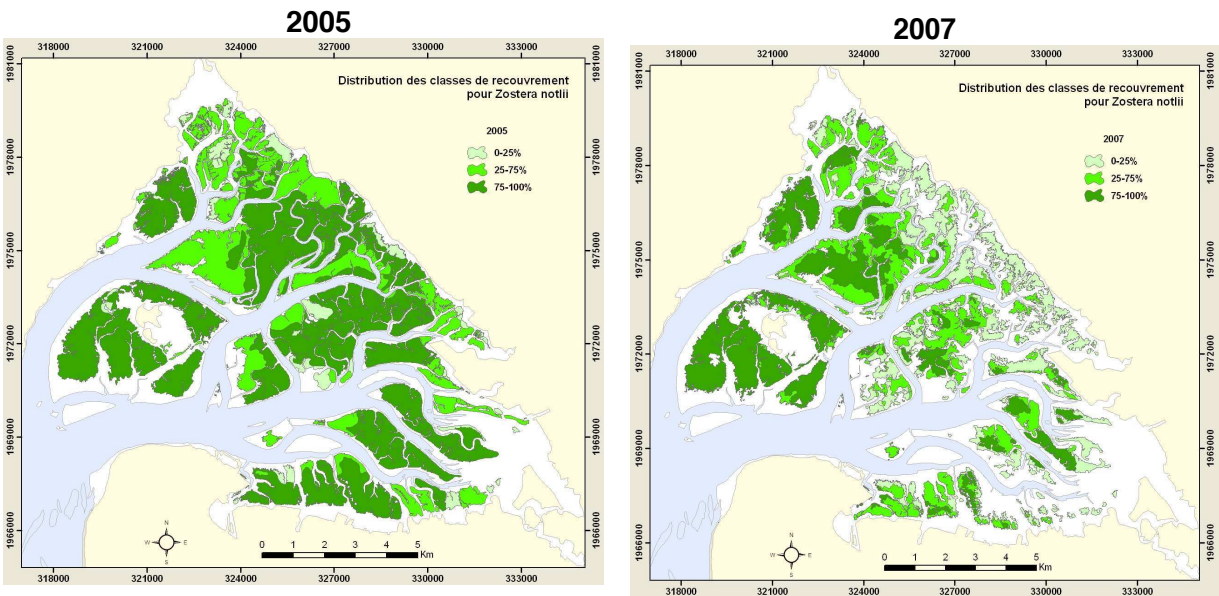


Figure 9 : Surface colonisée par l’herbier à *Zostera noltii* en 2005 et 2007 avec les différentes classes de recouvrement décrit dans le Tableau 2 (Plus et al. 2010, Auby et al. 2011).

Tableau 2 : Classification des recouvrements de *Zostera noltii* (Plus et al. 2010).

Coverage classes	<25%	25–75%	>75%
Characteristics	Shoots scattered in weak density or very heterogeneous seagrass bed	Heterogeneous seagrass bed presenting an alternation of covered spots and patches of bare substratum.	Continuous and homogeneous seagrass bed presenting a strong leaf cover.
Landscapes			
Quadrats (30 × 30 cm)			

4. Objectifs et stratégie de l'étude (organisation du manuscrit)

L'objectif général de cette thèse de doctorat consiste à mieux comprendre le rôle et l'importance de l'herbier à *Zostera noltii* sur la dynamique biogéochimique des sédiments intertidaux du bassin d'Arcachon avec une attention particulière portée aux échelles spatiales (i.e. de la racine à l'écosystème) et temporelles (i.e. tidal, diurne, saisonnière et interannuelle). Les objectifs de ce travail ont été définis en fonction (i) des questions générales qui subsistent dans la compréhension des interactions herbier-biogéochimie mises en évidence dans la deuxième partie de cette introduction et (ii) des caractéristiques de l'espèce *Zostera noltii* et du site d'étude présentées dans la partie 3.

Plus spécifiquement, les questions originales traitées dans le cadre de cette thèse sont :

- Quelle est l'influence des cycles de marée sur la chimie *redox* des sédiments intertidaux et sur l'interaction *Zostera noltii*-biogéochimie de la rhizosphère ? En particulier, il s'agit d'étudier directement les pertes d'oxygène au niveau des racines de cette espèce et d'évaluer les variations de leur intensité en fonction du cycle diurne mais aussi du cycle tidal.
- Pour une saison donnée, quelle est l'influence des variations de biomasses et /ou de la couverture foliaire de l'herbier sur les cycles biogéochimiques des éléments biogènes ?
- Quelle est l'influence de l'interaction herbier-macrofaune benthique sur ces cycles biogéochimiques ?
- Quel est l'effet de la régression de l'herbier sur les cycles biogéochimiques ? Comment évoluent le rôle et l'importance de l'herbier sur la biogéochimie de la rhizosphère en relation avec le niveau de colonisation de l'herbier (stabilité vs régression) ?

Pour répondre à ces questions, une stratégie multi-échelles a été mise en place suivant 4 axes qui constituent la structure du manuscrit :

Les travaux présentés dans le **Chapitre I** ont été consacrés à la caractérisation des variations de la composition des eaux porales des sédiments intertidaux en réponse aux cycles tidaux et diurnes et ayant lieu sur de petites échelles spatiales de l'ordre du mm ou du cm. Une première étude (partie A) a été menée *in situ* sur des sédiments non végétalisés et fait l'objet d'une publication parue dans la revue *Hydrobiologia* (Delgard et al. 2012). Les outils *in situ* mis en place au cours de cette première étude ont été utilisés dans les sédiments colonisés par *Zostera noltii*. Ces expérimentations sur les sédiments végétalisés se sont avérées très complexes. Un travail original, mais encore préliminaire, sur la dynamique de l'oxygène dans la rhizosphère de cet herbier selon les cycles diurne et tidal est présenté dans la partie B de ce chapitre.

Le **Chapitre II** présente une étude de l'influence des herbiers sur la distribution des nutriments inorganiques dans les eaux porales des sédiments superficiels. Cette étude a été menée sur le platier intertidal de Germanan qui est colonisé par un herbier à *Zostera noltii* stable mais hétérogène (Fig. 10). La variabilité spatiale liée aux différentes couvertures foliaires rencontrées sur le site (Fig. 9) a été évaluée pendant la période de croissance de l'herbier (Avril et Juin 2010). Ce chapitre fait l'objet d'un article qui sera soumis à *Estuarine, Coastal and Shelf Science*.

Sur ce même platier intertidal de Germanan, un suivi saisonnier de l'impact des herbiers sur la biogéochimie benthique a été réalisé en tenant compte là aussi de la variabilité spatiale liée aux différentes couvertures foliaires de l'herbier (**Chapitre III**). La partie A de ce troisième chapitre compare deux types de mesures visant à mieux contraindre l'effet de la présence de l'herbier sur les concentrations en nutriments inorganiques dans les eaux porales des sédiments : (i) des mesures intégrant les possibles variations de plusieurs cycles diurnes et tidaux et donc adaptées à un tel suivi saisonnier ; (ii) des mesures ponctuelles plus classiques. La partie B traite de l'effet de l'interaction herbier-macrofaune benthique sur les flux totaux et diffusifs d'oxygène dissous à l'interface eau-sédiment. Cette deuxième étude se présente sous la forme d'un article qui sera soumis à *Marine Ecology Progress Series*,

Enfin, le **Chapitre IV** porte sur les variations interannuelles de la biogéochimie des sédiments d'une zone affectée par la régression des herbiers dans la partie Est du Bassin d'Arcachon (site de Cassy ; Fig. 10). Ce chapitre compare les données acquises en 2006 dans le cadre de la thèse de J. Deborde (2007) aux données acquises en 2010/2011 dans le

cadre de cette thèse pour caractériser les conséquences de la régression de l'herbier sur la biogéochimie des sédiments. Ce travail a été accepté pour publication dans *Aquatic Geochemistry*.

Ce manuscrit de thèse se termine par une conclusion générale présentant une synthèse des résultats ainsi que les perspectives résultant de ces travaux.

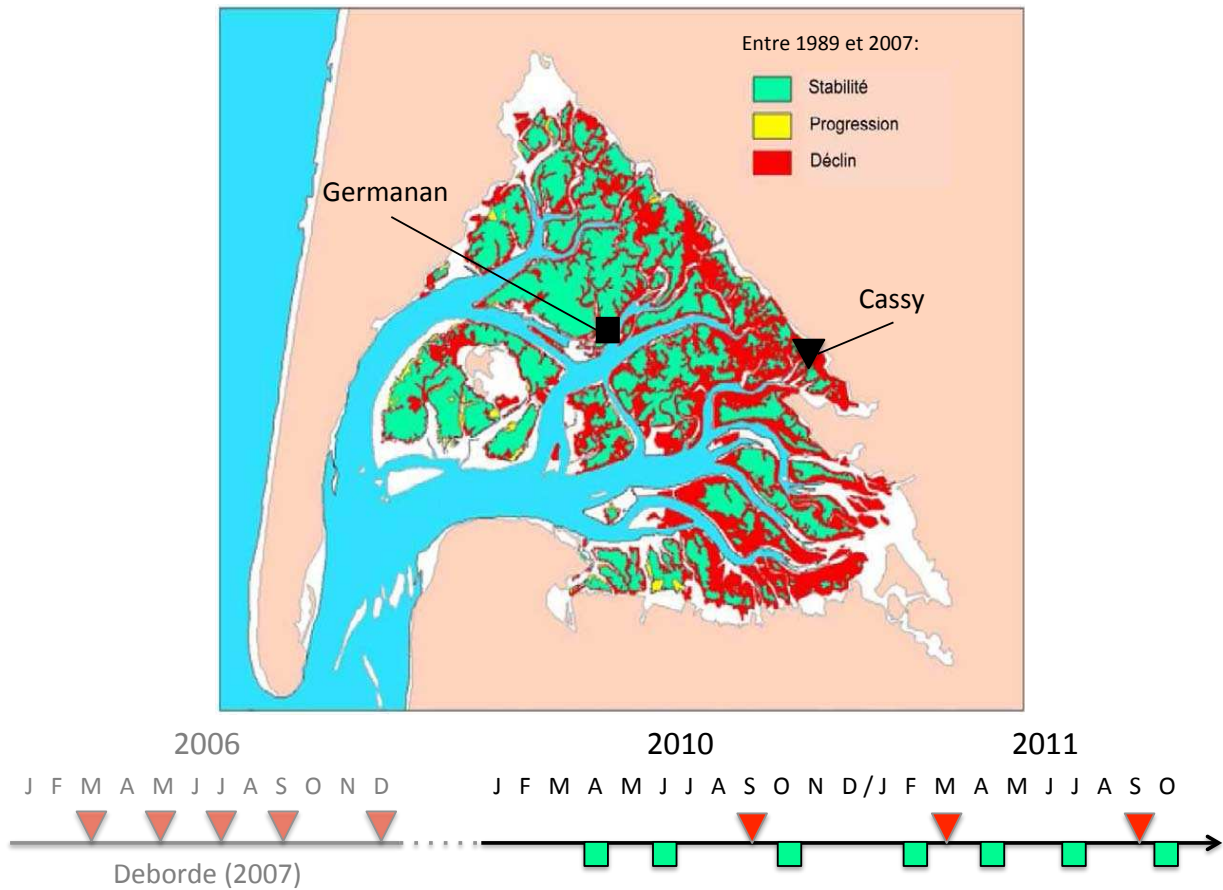


Figure 10 : Localisation des deux sites (Germanan■ , Cassy▼) étudiés au cours de cette thèse et chronologie des suivis réalisés sur chacun des sites.

Chapitre I. Biogéochimie des eaux porales : variations à courtes échelles spatiales et temporelles (mm/cm, cycles tidal/diurne)

A. *In situ* study of short-term variations of redox species chemistry in intertidal permeable sediments of the Arcachon lagoon

B. Dynamique de l'oxygène dans la rhizosphère de *Zostera noltii*

I. A. Etude *in situ* des variations à courts termes de la chimie des espèces redox dans les sédiments perméables intertidaux du bassin d’Arcachon

Résumé

Cette étude a été menée afin de caractériser les variations de la composition des eaux porales des sédiments intertidaux en réponse aux cycles tidaux et diurnes. Pour ce faire, nous avons déployé *in situ* un système de voltammétrie qui permet de mesurer des distributions verticales et des séries temporelles à une profondeur donnée de O₂, Mn(II), Fe(II) et S(-II) dans les eaux porales de sédiment perméables d’une plage protégée du bassin d’Arcachon. Des micro-profils de O₂ et de pH sont aussi présentés ainsi que les propriétés physico-chimiques du sédiment (carbone organique, fraction réactive du manganèse et du fer, porosité et perméabilité). Les résultats montrent qu’à marée basse, la dynamique de l’oxygène dans le sédiment de surface est principalement contrôlée par l’activité du microphytobenthos qui migrerait en profondeur juste avant la période d’immersion. Le forçage tidal semble influencer la dynamique de l’oxygène dans une faible mesure par le lessivage des eaux porales de la couche de sédiments de surface au début et à la fin de l’immersion. Les profils verticaux et les séries-temporelles ont montré que les distributions des espèces réduites variaient avec les marées. Bien que cette étude révèle que la couche de sédiment de surface est sujette à des variations redox, les changements des distributions verticales de ces espèces redox en réponse aux cycles tidaux et diurnes n’ont pas montré de cyclicité.

Mots clés : Biogéochimie benthique, platier intertidal, sédiment perméable, voltammétrie *in situ*, pompage tidal

I. A. *In situ* study of short-term variations of redox species chemistry in intertidal permeable sediments of the Arcachon lagoon

Cette partie fait l'objet d'une publication: Delgard ML, Deflandre B, Metzger E, Nuzzio D, Capo S, Mouret A, Anschutz P (2012) In situ study of short-term variations of redox species chemistry in intertidal permeable sediments of the Arcachon lagoon. *Hydrobiologia* 699, 69-84.

Abstract

We investigated the composition of pore- waters in intertidal sediments in response to the diurnal rise and fall of tides. For this reason, we deployed an *in situ* voltammetric system to measure vertical distribution and time-series at defined depths of O₂, Mn(II), Fe(II), and S(-II) in the porewater of permeable sediments from a protected beach in the Arcachon Bay. We also report microprofiles of O₂ and pH together with sediment properties (organic carbon, particulate reactive manganese and iron, porosity and permeability). Results shows that the oxygen dynamics in the upper sediment at low tide appeared to be mainly controlled by microphytobenthos activity, which may migrate downward just before immersion. The tidal forcing seemed to influence the oxygen dynamic in a minor way through flushing of the uppermost sediment porewater layer at the beginning and end of immersion. Vertical profiles and time-series measurements showed that the distributions of reduced species varied with tides. Although this work reveals that the upper sediment layer was subject to redox changes, the response of vertical distributions of redox species to tidal and night–day cycles did not have a cyclic pattern.

Keywords: Benthic biogeochemistry, Intertidal flat, Permeable sediment, *In situ* voltammetry, Tidal pumping

1. Introduction

Coastal lagoons are among the most productive environments of the ocean (Falkowski et al., 1998). Several studies have considered complex interactions between chemical and biological processes in coastal lagoons. For example, the impact of seagrass on the sediment biogeochemistry and associated fauna has been well documented (Viaroli et al., 1996; Azzoni et al., 2001; de Wit et al., 2001; Nielsen et al., 2001; Blanchet et al., 2004; Deborde et al., 2008a). Recent studies have also focused on biogeochemical processes in intertidal areas (Pringault et al., 1999; Böttcher et al., 2000; Jahnke et al., 2003; Billerbeck et al., 2006a, b; Deborde et al., 2008b; Rauch & Denis, 2008). However, reports on the influence of tidal cycles on the vertical distributions of redox species in intertidal sediments are sparse (Rocha & Cabral, 1998; Taillefert et al., 2007; Jansen et al., 2009).

It is well known that the tidal forcing generates transports of particulate and dissolved materials in permeable intertidal sediments (Huettel et al., 1998; Rusch & Huettel, 2000; Rusch et al., 2000). These advective processes concern the surface sediment (Rocha, 1998; Rusch et al., 2001) as well as the deep layers (Beck et al., 2008; Deborde et al., 2008b). Billerbeck et al. (2006b) suggested that two types of porewater transport may occur in intertidal permeable sediments. The first process is a slow 'body circulation' that would affect deeper sediment layers during low tide, implying longer flow paths and porewater residence times. This is likely driven by a pressure gradient between the porewater level and the low water level during ebb. The second process, termed as the 'skin circulation', is proposed to affect the uppermost sediment layer during inundation. It would be characterized by shorter flow paths and residence times with an immediate feedback to ecosystem (Billerbeck et al., 2006b; Jansen et al., 2009). Thus, these complex processes of water circulation in the permeable sediments may affect the vertical distributions of redox species in response to the tidal cycles.

Deborde et al. (2008b) demonstrated in the Arcachon Bay that the tidal pump generates a seeping of anoxic mudflat porewaters during ebb and an advection of porewaters in permeable sediments, becoming a major contributor of nutrient export to the water column. Based on an *ex situ* approach (i.e., sampling from sediment cores), this work clearly showed the effect of tidal forcing on the chemical composition of creeks at large spatial and temporal scales. However, transport mechanisms at small scales were not considered because traditional *ex situ* approaches that have been used to study biogeochemistry of the Arcachon Bay tidal flat are not suitable to study rapid variations of

the porewater chemistry at small spatial scales (Taillefert et al., 1999, 2007; Jansen et al., 2009).

Improving our understanding of the impact of tidal forcing on the biogeochemistry of permeable sediment thus requires multiple observations and quantifications of short-term variations of the sediment redox chemistry with a high spatial and temporal resolution. This is possible with in situ deployments of microelectrodes (Taillefert et al., 1999). Mono-specific micro-sensors were used *in situ* for O₂ or sulfide measurements in permeable sediments over whole tidal cycles (e.g. De Beer et al., 2005; Billerbeck et al., 2006a, b; Roy et al., 2008; Jansen et al., 2009). A voltammetric Au/Hg microelectrode developed by Brendel & Luther (1995) enabled to measure, simultaneously and *in situ*, the vertical distributions of several redox chemical species involved in diagenetic processes from continental margin sediments (e.g., Luther et al., 1999; Reimers et al., 2004) to deep-sea hydrothermal vents (e.g., Luther et al., 2001). More recently, Taillefert et al. (2007) used this innovative in situ voltammetric approach in salt marsh sediments (Skidaway, Georgia, USA), showing that tides drastically influenced the vertical distributions of redox species in intertidal salt marsh sediments, and yet characterized by low permeability.

In this article, we present results from *in situ* measurements of vertical distributions and time-series at defined depths of O₂, Mn(II), Fe(II) and S(-II) obtained with an innovative voltammetric system in an permeable sediment of the Arcachon lagoon. The voltammetric measurements were associated with microprofiles of O₂ and pH, and with sediment solid phase properties. The objective was to investigate *in situ* the short-term variations of the vertical distribution of key redox species [O₂, Mn(II), Fe(II), S(-II)] in response to the tidal and diurnal cycles in order to document the role of tidal forcing on the biogeochemistry of permeable sediments from the Arcachon lagoon.

2. Materials and methods

2. 1. Study site

The Arcachon Bay is a mesotidal, shallow lagoon of 180km², located on the French Atlantic coast (44°40' N, 1°10' W; Fig. 1). The tide is semi-diurnal, with an amplitude from 1.1 to 4.9 m (Gassiat, 1989). At low tide, in the inner lagoon (156 km²), tidal channels drain large tidal flats (115 km²). At high tide, surface water temperature fluctuates annually between 1 and 25°C, and surface water salinity between 22 and 32 (Deborde et al., 2008a). The landward part of the bay is affected by moderate river input and under-ground freshwater discharge (Rimmelin et al., 1998; Canton et al., 2010). The lower part of the intertidal zone

consists of muddy sediments (grain size: 15–40 μm), whereas the upper parts are made of permeable, sandy sediments (grain size: $\sim 250 \mu\text{m}$). Permeable, sandy sediments also crop out in the beds of the largest channels (Deborde et al., 2008b). The study site is located on a sloping sand flat (2.5 cm m^{-1}) in the southeast portion of Arcachon Bay (Fig. 1). The beach is covered for $\sim 3 \text{ h}$ during high tide. Measurements were performed in the lower part of the beach, where the sediment remained saturated with water at high and low tides. Salinity of the water was about 24 and the temperature varied from 14 to 18°C . The sediment consists of slightly silty (median grain size = $360 \mu\text{m}$ in the first centimeter; measured with a Malvern masterized laser granulometer) and permeable sand (permeability = $1.2 \times 10^{-11} \text{ m}^2$; measured with a permeameter according to the Darcy law).

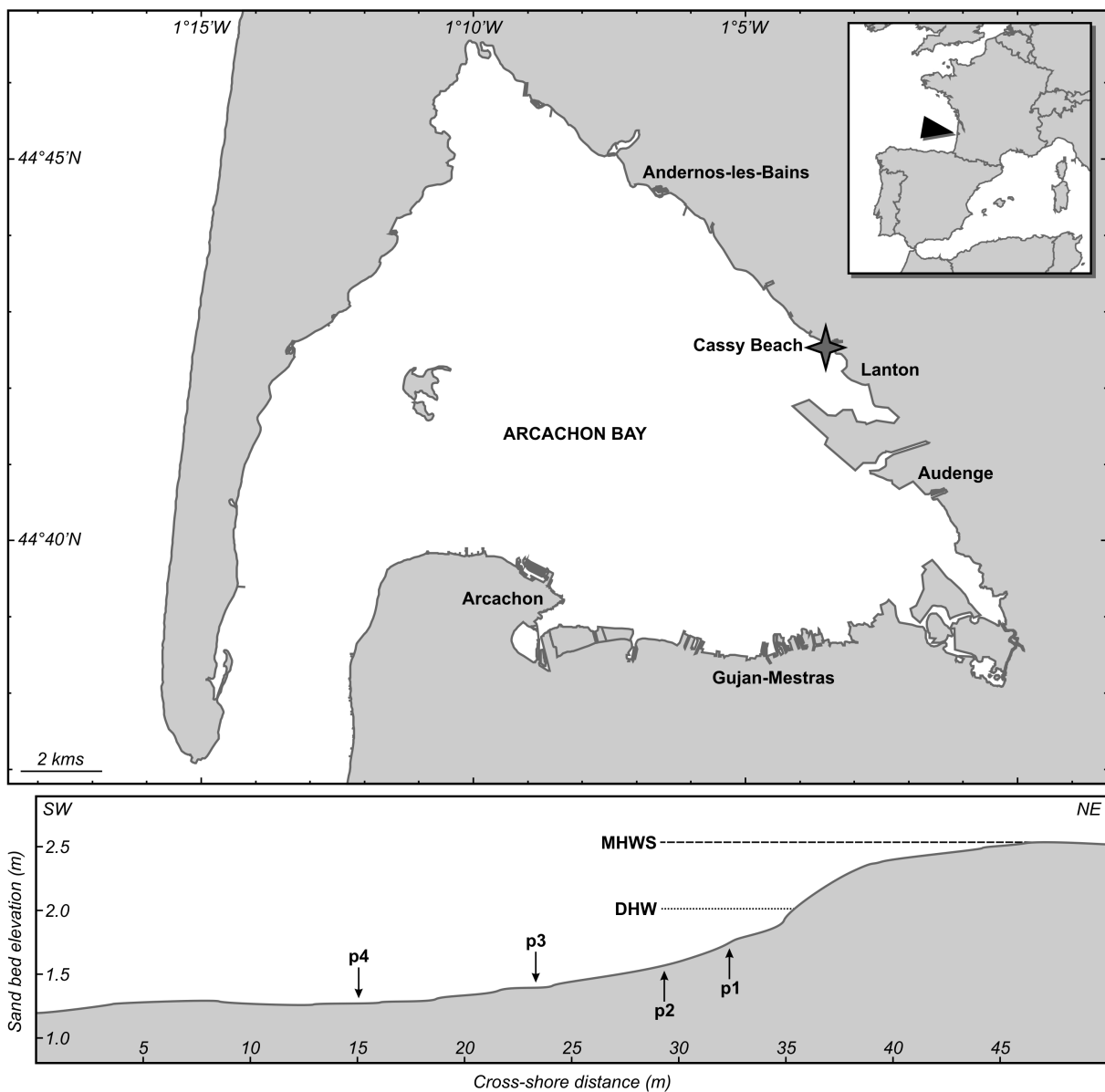


Figure 1: (a) Map of the Arcachon Bay, (b) Topographic profile of the cassy Beach indicating the ‘cross-shore’ transect used in this work. Arrows represent the site used for measurements. Mean high water level during spring tides (MHWS) and daily high water level (DHWL) are indicated.

2. 2. Sampling strategy

The vertical distribution of redox species of the studied area was characterized from vertical profiles performed with various *in situ/ex situ* approaches at several sites, P1–P4, located on a beach along a cross-shore gradient of about 20-m long (Fig. 1). Porewater composition was characterized *in situ* with voltammetric, Clark-type and pH sensors at sites P1, P2, and P4 on April 30, 2009. Sediment cores were collected in P2, P3, and P4 for additional analysis of the solid phase just after *in situ* profiling. Then, we used two different approaches based on *in situ* methodologies to characterize the short-term evolution of the sediment biogeochemistry. The first approach consisted of successive depth profiling over tidal cycles with voltammetric and Clark-type oxygen sensors at site P3 on April 7 and 8, 2009. The next day, continuous recordings of the composition of porewaters (time-series) were measured at the same site P3, at six fixed depths in the sediment with voltammetric sensors during 20 h.

2. 3. Methods

Voltammetric measurements:

Voltammetric measurements were obtained *in situ* with mercury-plated, gold (Au/Hg) microelectrodes. A three- electrode voltammetric system was used to measure dissolved O₂, Fe(II), Mn(II), and S(-II) (i.e., H₂S + HS⁻ + S²⁻, hereafter referred as Σ H₂S) concentrations, and to detect the presence of soluble Fe(III) and FeS molecular clusters (Brendel & Luther, 1995). The system consists of an Ag/AgCl reference electrode, the Au/Hg working electrode, and a Pt counter electrode, which is connected to a computer-operated DLK-100A potentiostat (Analytical Instrument Systems Inc., AIS). *In situ* voltammetric measurements were performed with a 50-m long cable (AIS) equipped with an amplifier, linking the electrodes to the potentiostat on the coast. Up to eight working electrodes were bundled together and scanned sequentially at each depth using a DLKMUX-1 electrode multiplexer (AIS).

In situ depth-profiles were conducted continuously over whole tidal cycles, with a lander equipped with a remotely controlled micromanipulator. For these measurements, a working electrode was pushed down with vertical increments varying from 500 μ m close to the surface to 1 cm below 9 cm depth. The position of the SWI was estimated visually at low tide, or at high tide, based on the abrupt decrease observed in the voltammetric noise upon reaching the sediment surface. *In situ* time-series data were collected using up to six gold amalgam electrodes (EP2–EP7) positioned at different depths in the sediment.

Sensors EP2 and EP3 were positioned 2 mm above the SWI and 7 mm below the SWI, respectively. Sensor EP2 recorded measurements only at high tide when the three-electrode system was closed (i.e., working, counter and reference electrodes). Two other sensors were placed in the suboxic zone, but they stopped running 1 h after the beginning of measurements because of a problem with waterproofing. The last two electrodes, EP6 and EP7, were placed at depths of 82 and 107 mm in the layer where sulfide was always detected throughout the depth-profile measurements. The electrodes were inserted using a solid plastic vertical holder in such a way that measurements were performed in the undisturbed sediments. However, the possibility that the vertical holder may have affected the local porewater circulation is not excluded.

Two types of gold amalgam working electrodes were manufactured, as previously described by Luther et al. (2008). Glass microelectrodes were used for depth profiling, whereas polyethyletherketone (PEEK) electrodes were specifically used for the time-series. Glass working microelectrodes were fabricated from a hollow glass tube pulled at one end under high temperature to form a tip of 0.5–1 mm in diameter and 3–5 cm in length. A 100 μm gold wire was sealed in the glass tip with an epoxy resin (West System) and contacted to the wire of a coaxial cable with Ag solder. PEEK working electrodes were built in the same way, encasing the gold wire in PEEK tubing. To ensure a waterproof seal, the top end of both kinds of working (micro)electrodes were coated with Scotchkote (3 M) electrical coating and Scotchfil (3 M) electrical insulation putty. Once constructed, each electrode tip was sanded with grit paper and polished successively with 15, 6, 1 and 0.1 μm diamond pastes. The gold disk was plated in a 0.1 M $\text{Hg}(\text{NO}_3)_2$ solution for 4 min at -0.1 V. The mercury/gold amalgam interface was conditioned at -9 V for 90 s in a 1 N NaOH solution, to strengthen the amalgam between the gold and the mercury. The electrode was then run in linear sweep mode to obtain a reproducible O_2 signal.

The counter electrode was a Pt wire that protruded from the glass tip by 1 to 2 cm. The reference sensor was a glass tube that was flared at one end to receive a small Ag sheet (0.5 x 1 cm), which was soldered to the wire of a coaxial cable and sealed into the glass tip with an epoxy resin (West System). The Ag plate was placed in a hypochlorite solution for several hours to coat the Ag wire/plate with AgCl.

Linear sweep voltammetry (LSV) was used exclusively to measure dissolved oxygen. Square wave voltammetry (SWV) was used to measure Mn(II), Fe(II), and H_2S . Cyclic voltammetry was used to detect $\text{FeS}(\text{aq})$ and soluble organic complexes of Fe(III) and H_2S . For all these techniques, the potential was scanned from -0.1 to -1.8 V. To maintain the reproducibility during analysis, a conditioning step can be used between each potential

scan. When O₂ was present, conditioning was not necessary. When H₂S or a soluble Fe(III) species were absent, a potential of -0.05 V for 5 s was applied to clean the electrode. When they were present, a potential of -0.9 V was used. Scan rates of 200 mV/s and 1,000 mV/s were applied for SWV and LSV/CV, respectively. Standardization and calibration of the working electrodes are well documented (Brendel & Luther, 1995; Luther et al., 2008).

Water from the site was collected to generate current versus concentration standard curves with standards for each species (Mn(II), Fe(II), H₂S, O₂), and for each electrode. Soluble organic-Fe(III) complexes and FeS(aq) cannot be quantified using external calibrations because the composition of these complexes is still unknown (Taillefert et al., 2007). These species are reported as voltammetric current intensities. Voltammetric data were processed using the VOLTINT program software (Bristow & Taillefert, 2008). Average and standard deviations reported represent from three to five measurements at every depth.

Oxygen and pH microprofile measurements:

Additional microprofiles of oxygen were measured at 100–200 µm depth increments with Clark-type sensors (Revsbech, 1989) manufactured by Unisense. The sensor tip diameter was 50–100 µm and the 90% response time was shorter than 7 s. Microelectrodes were connected to a high-sensitivity picoammeter (PA2000, Unisense) via an A/D converter. Linear calibrations were done between 100% air saturation in the water at high tide (the oxygen concentration was precisely determined by the Winkler titration), or in the air at low tide, and zero oxygen in the anoxic part of the sediment. Oxygen profiles were processed using the PRO2FLUX software (Deflandre & Duchêne, 2010). Up to six profiles were performed at each site. For documenting the O₂ dynamics in these sediments at low tide, up to 20 profiles were measured between 12:00 and 21:00 at site P3, within a small area of 6 cm². Following each profile, the electrode was moved 2–3 cm within a 6 cm² zone, in order to avoid artifacts due to modifications of the sediment related to the previous profiles.

Vertical profiles of pH were measured with microelectrodes manufactured by Unisense. The sensor tip diameter was 500 µm and had a response time of less than 60 s. A saturated calomel electrode was used as a reference electrode. Microelectrodes were connected to a high-impedance pH meter (pH-M210, Radiometer) via an A/D converter. Microelectrodes were calibrated according to the protocol SOP6 (Dickson & Goyet, 1996), with two pH standards in a seawater matrix (TRIS and AMP). One pH profile was measured for each site of the cross-shore transect.

These high-resolution measurements of O₂ and pH were conducted at low tide because the equipment was not waterproof. For these measurements, microelectrodes were mounted on a motor controlled micromanipulator (MC-232, Unisense) connected to a PC.

Sediment properties:

After *in situ* measurements, sediment cores were collected during low tide at sites P2, P3, and P4 for the determination of sediment parameters. Cores were sectioned in layers of 5–10 mm. Sub-samples were sealed in preweighed vials and immediately frozen for analysis of the solid fraction. All analyses of the solid sediment were carried out on freeze-dried samples and were corrected for the sea salt content using the measured salinities. The weight lost during freeze-drying was used to calculate water content and sediment porosity (Deflandre et al., 2000, 2002). The freeze-dried samples were homogenized and ground with an agate mortar.

An ascorbate reagent was used to remove the most reactive Fe(III) phases (Fe_{asc}), all Mn(III, IV) oxides and oxyhydroxides (Mn_{asc}), and associated phosphorous (P_{asc}) from the sediment (Kostka & Luther, 1994; Anschutz et al., 1998, 2005). A separate extraction was carried out with 1 M HCl to determine the acid soluble Mn and Fe (Fe_{HCl}, Mn_{HCl}). This reagent was used to dissolve amorphous and crystalline Fe and Mn oxides, carbonates, hydrous aluminum silicates, and associated phosphorous (P_{HCl}) (Kostka & Luther, 1994; Anschutz et al., 2005). For both extractions, 1,000 mg of sample was leached with a 10 ml solution for 24 h, while shaking continuously at room temperature. After each extraction, the samples were centrifuged and the supernatant was analyzed spectrophotometrically for Fe and P (Murphy & Riley, 1962; Stookey, 1970). Flame atomic adsorption spectrometry was used for Mn content determination. The estimated precision of replicates was ca. 5% for Mn and P, and 7% for Fe. The organic carbon (OC) content was determined from freeze-dried samples with infrared spectroscopy, using a LECO C-S125 gas chromatography analyzer, after removal of carbonates with 2 M HCl. The precision was better than 10%.

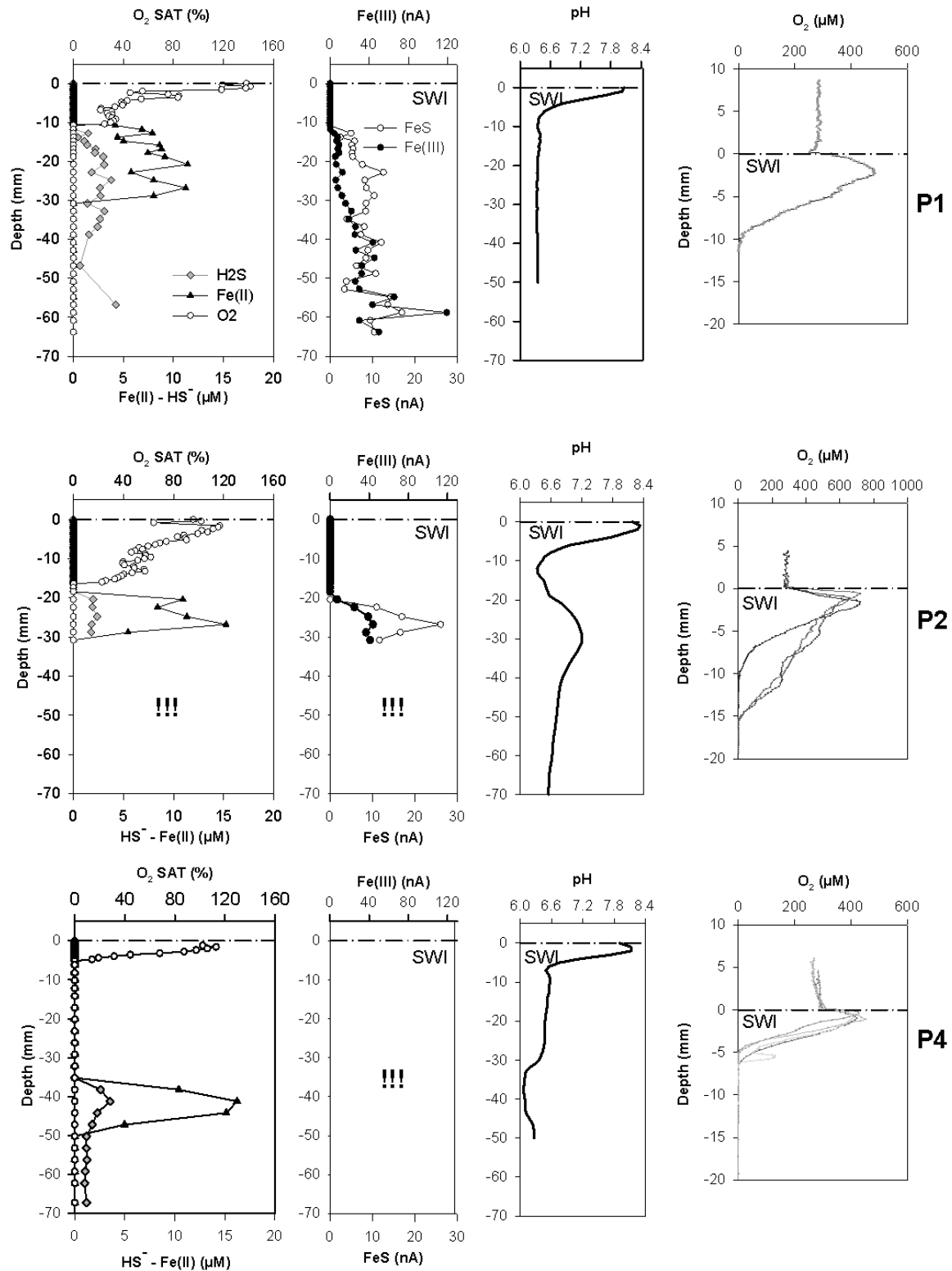


Figure 2: Depth profiles of O₂, Fe(II), Mn(II), Σ H₂S, FeS(aq) and Fe(III) in the sediment on the 'cross-shore' transect measured with Au/Hg microelectrode (April 30, 2009). Vertical distributions of O₂ concentration and pH measured with a Clark-type sensor and potentiometric electrode, respectively. Note that profiles with '!!!' were not treated at greater depth for technical reasons.

3. Results

3. 1. Spatial variability of the redox species

Results showed that the sediment profiles of redox species displayed the same global trend at all sites. Oxygen profiles performed with gold amalgam electrodes always displayed an oversaturation of dissolved oxygen under the sediment–water interface, which was associated with a slight increase in pH (Fig. 2). This oversaturation was recovered with better resolution on profiles measured with Clark-type sensors. Then, oxygen was consumed along a more-or-less smooth curve at each site. Oxygen penetration depths (OPD) ranged from 5 to 15 mm with high intra-site variability for P2 and P4. Voltammetric oxygen profiles displayed lower OPD, from 5.2 to 10.8 mm. These observations revealed a high lateral heterogeneity for sediments at cm scale, because the two kinds of sensors were only 10 cm apart.

In the suboxic and anoxic zone, Fe(II) and sulfide appeared successively on the dissolved species profiles (around 20 mm for P2 and 40 mm for P4), whereas iron oxide concentrations decreased (Figs. 2, 3). Deeper in the sediment, Fe(II) disappeared gradually, whereas sulfide concentration increased slightly. At sites P1 and P2, aqueous Fe(III) organic complexes and FeS(aq) appeared with sulfide and Fe(II), and their concentration increased with depth. At site P2, the presence of Fe(III) resulted in a broad signal on voltammograms, which complicated the treatment of the data. None of these species were observed at site P4. Mn(II) was not detected (detection limit of $\sim 15 \mu\text{M}$). Dissolved reduced species generally appeared deeper and in higher concentration along the cross-shore transect (i.e., from P1 to P4) (Fig. 2). In the sediment solid phase, reactive Fe and Mn contents decreased with depth. The thickness of the upper sediment layer, enriched in reactive Fe and Mn, became thicker from P2 to P4, and the stock of Mn increased along the transect.

3. 2. Temporal evolution of redox species

In situ depth-profile measurements were conducted over time at P3 to determine the effect of tidal forcing on the biogeochemistry of sediment porewaters. The distribution of dissolved oxygen concentration was obtained from a dozen of profiles, measured with a Clark-type microelectrode between 13:00 and 21:00, during the emersion of the beach (Fig. 4). Variations in oxygen concentration occurred on a shorter timescale. During daylight and before the immersion, an oversaturation of dissolved oxygen was observed in the uppermost layer of the sediment (between the SWI and ~ 4 mm depth), while the oxygen

penetration depth was about 7 mm. After immersion, and during the night, oxygen saturation was 100% at the SWI, decreasing rapidly with depth, down to 2 mm depth. During rising tide, the O_2 concentration started to decrease in the oxic zone greater more than an hour before the arrival of the water. The OPD decreased from 7 to 4 mm during this period, although illumination did not change. At ebb tide, an intrusion of oxygen into the anoxic layer occurred 1 h after the emersion of the beach (Fig. 4).

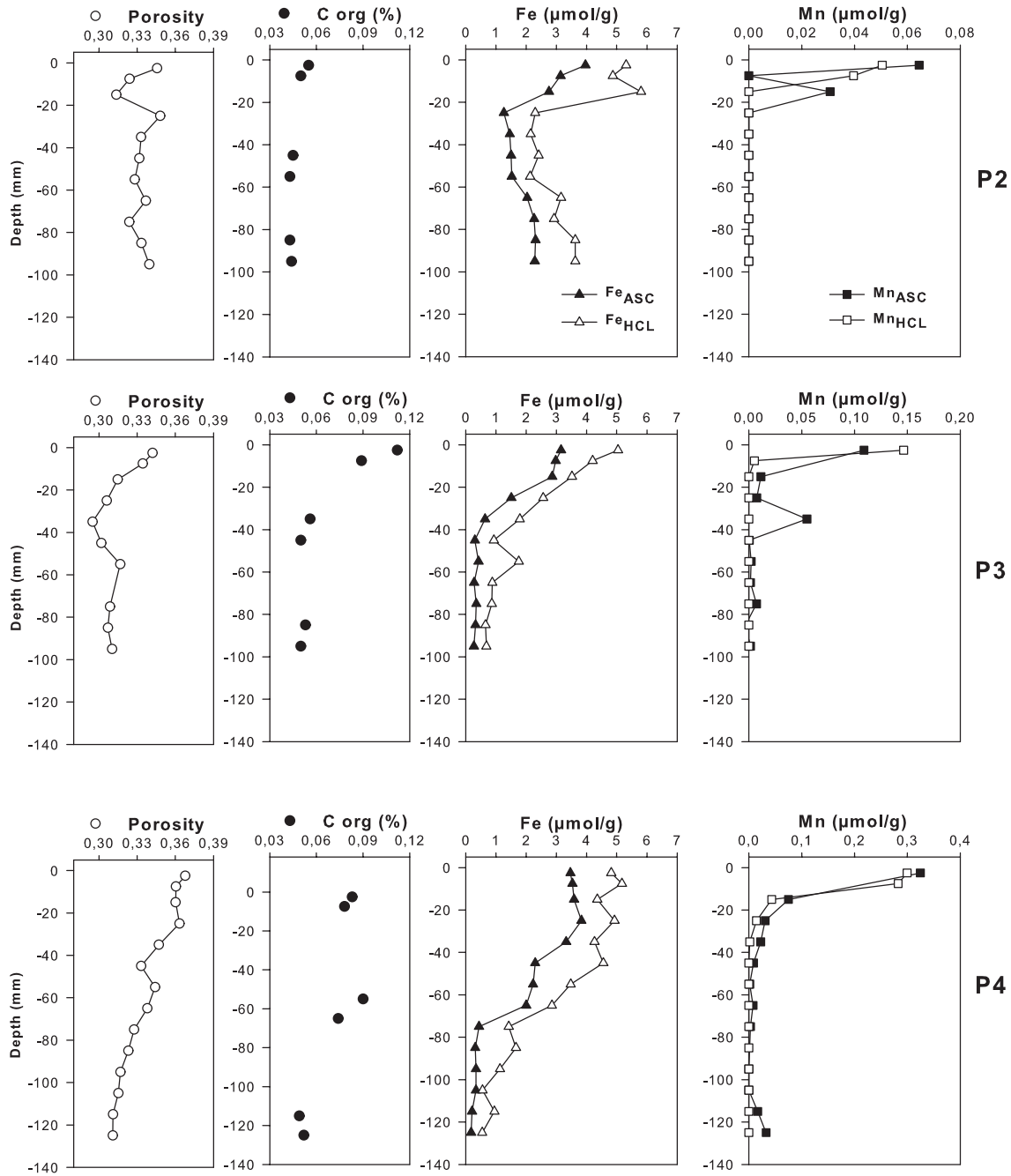


Figure 3: Depth profiles of porosity, organic carbon, and particulate Fe and Mn extracted by ascorbate and 1 M HCl. Note the different concentration scales for particulate Fe and Mn.

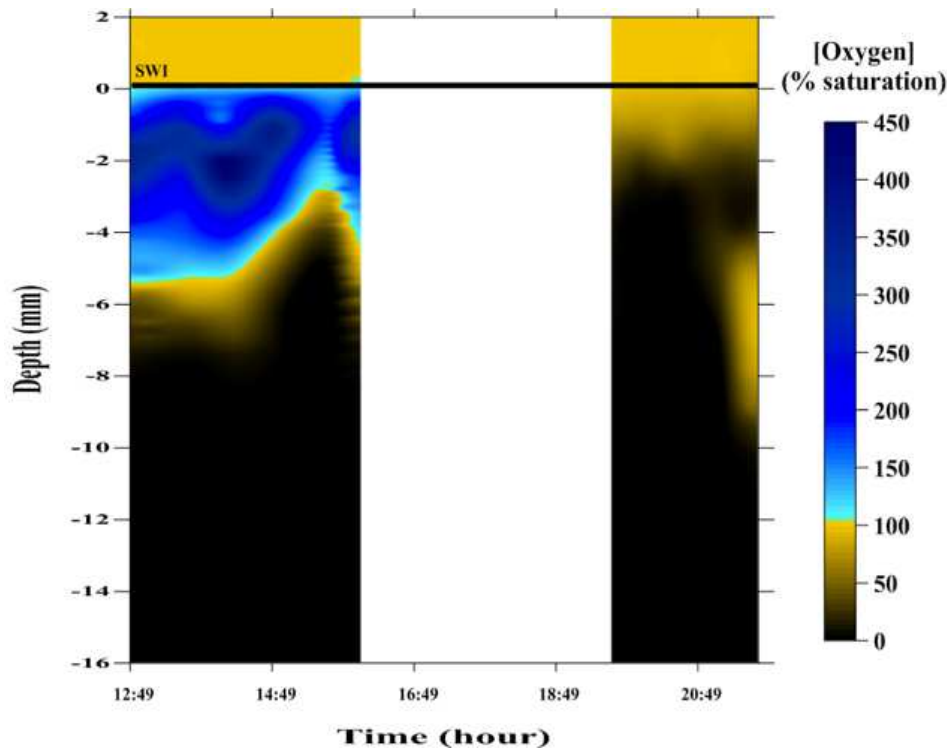


Figure 4: Temporal evolution of the vertical distribution of O₂ saturation in sediment at site P3 (February 25, 2009). This 2D map was built using the Krigging method with the software Surfer 9 from 12 profiles of dissolved oxygen, which were measured with a Clark-type microelectrode at low tide. The *white rectangle* refers to the period of immersion of the beach when measurements were not performed because the equipment was not waterproof. Note that the weather was nice with no clouds during the experiment.

In situ voltammetric depth-profiles performed over two tidal cycles are presented in Fig. 5. On each profiles, an arrow points the apparition depths of sulfide (ADS). ADS was defined as the depth of the first occurrence of sulfide detection during vertical profiling. ADS was higher at rising tide than at ebb and low tide. Sulfide seemed to appear shallower at the beginning of the immersion than during ebb and low tide. The difference between the ADS at rising and ebb tides was 14 and 8 ± 2.5 mm during the first and second immersion periods studied, respectively.

In situ time-series monitoring of redox species showed that oxygen saturation measured in the overlying water at high tide varied from 100 to 50–60% (Fig. 6). Below the SWI, variations in oxygen saturation at ~ 7 mm depth showed a similar pattern to those observed previously (Fig. 4). During emersion, the sediment was oversaturated in oxygen during the day and was anoxic overnight. As previously noted, the oxygen saturation decreased just before immersion, with a slight increase in oxygen at the beginning and at the end of immersion. In the anoxic zone, time-series measurements revealed the presence of dissolved sulfide, soluble organic-Fe(III), and FeS(aq). At 107 mm depth, soluble FeS did not show a significant relationship with tidal or diurnal cycles. Sulfide concentration was

relatively constant until rising tide when it decreased from 215 to 200 μM during more than an hour before returning to its initial value. This decrease occurred simultaneously with the appearance of sulfide at a detectable concentration at 82 mm depth. At this depth, sulfide increased slightly until 22:00, to a constant value of 1 μM . At that time, soluble FeS and organic-Fe(III) became detectable and increased up to 5 nA. At rising tide, sulfide was slightly removed at depth, and appeared simultaneously nearer the SWI.

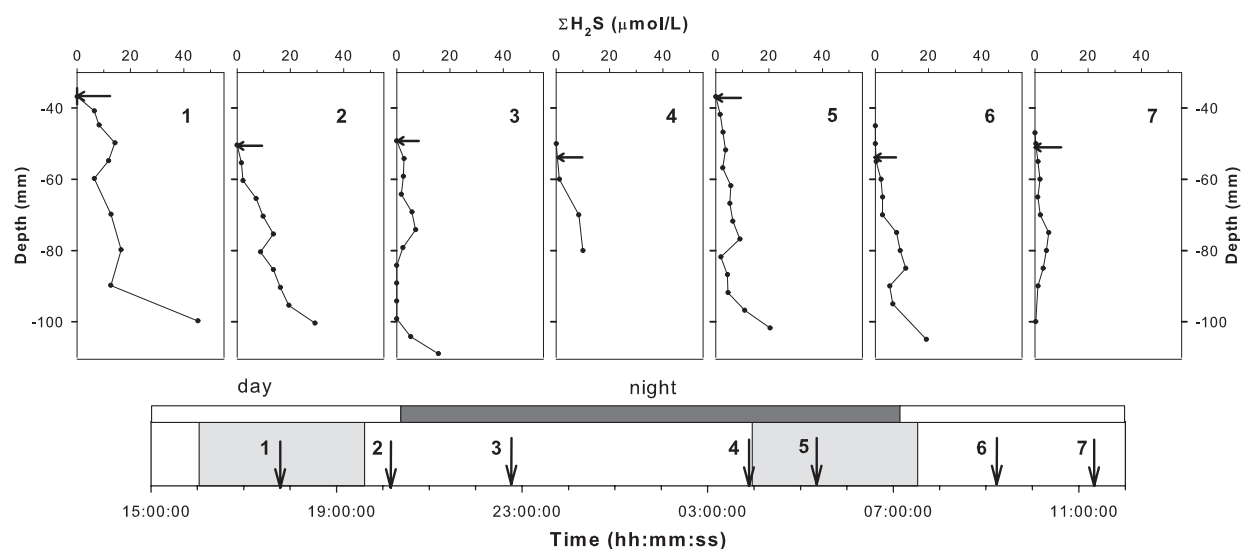


Figure 5: Temporal evolution of the sulfide appearance depth (arrow) estimated from 7 voltammetric *in situ* profiles, performed during a tidal cycle at station P3 (April 7-8, 2009). Gray zones refer to periods of immersion of the beach. Note that the weather was nice with no clouds during the experiment.

4. Discussion

4. 1. The vertical distribution of redox species

Depth-profiles along the cross-shore transect (Figs. 2, 3) reflect aerobic and anaerobic microbial activities. An oversaturation of oxygen under the SWI is typically associated with the photosynthetic activity of microphytobenthos (e.g., Epping et al., 1999), which produces O_2 and consumes protons, causing a slight increase in pH as observed in Fig. 2. Below the photosynthetic layer, profiles of redox compounds reflect benthic processes of organic matter mineralization. Oxygen was depleted within the first 15 mm (between 5 mm at P4 and 15 mm at P2) below the sediment–water interface. Oxidic respiration was restricted, therefore, to the upper 5-15 mm. Oxygen microprofiles measured with Clark-type sensors showed evidence of burrow irrigation at P2 and P4 (Fig. 2). The influence of faunal activity was also apparent in the overnight hours through the continuous recording carried out at site P3 (Fig. 4). The sediments of the Arcachon Bay mud flat are densely populated ($>20,000$ ind m^{-2}) by annelids and bivalves (Blanchet et al., 2004).

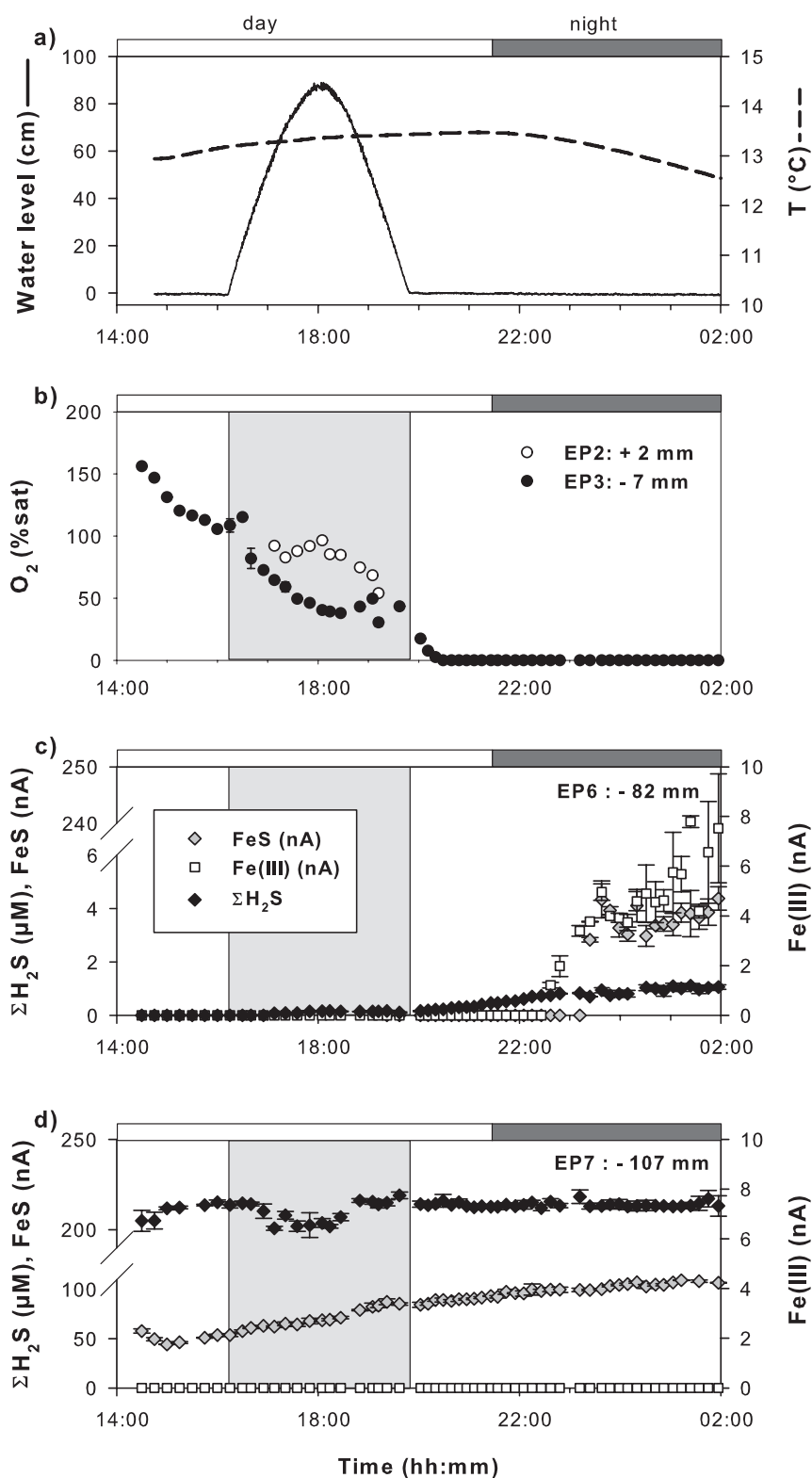


Figure 6: (a) Water level and temperature measured in a monitoring well by a pressure transducer. Temporal evolution of O_2 , ΣH_2S , FeS(aq), and Fe(III) measured in situ between 14:00 and 2:00 (April 8-9, 2009), with solid-state Au/Hg microelectrodes located at 4 different depths: (b) +2 mm and -7 mm, (c) -82 mm, (d) -107 mm. The gray zone indicates the period of immersion of the beach. Mn(II) was below detection limit (i.e., $\sim 15 \mu M$). Note that the weather was nice with no clouds during the experiment.

Below the oxic layer, anaerobic processes took place, with the reduction of manganese oxides, iron oxides, and sulfate according to the well-established processes of anaerobic organic matter mineralization described by Froelich et al. (1979). This led to the observed decrease in particulate Fe and Mn extracted with ascorbate, and an accumulation of Fe(II) and $\Sigma\text{H}_2\text{S}$ in the sediment porewater. Dissolved Mn(II) was not detected, likely because of the high detection limit of the voltammetric electrode and the low content of Mn in the sediment solid phase. Secondary redox reactions may have occurred between the products of primary respiration reactions (e.g., Fe(II) and $\Sigma\text{H}_2\text{S}$). Precipitation of Fe(II) with $\Sigma\text{H}_2\text{S}$ is evidenced by the presence of FeS(aq), which is an intermediate in pyrite formation (Theberge & Luther, 1997; Bull & Taillefert, 2001).

Oxidation of Fe(II) by hydrous iron oxides may produce soluble organic-Fe(III) in the presence of organic ligand when oxygen is not available. This reaction was studied at a pH <6 (Sulzberger et al., 1989; Suter et al., 1991), and it occurred presumably in acidic conditions only (Pronk & Johnson, 1992). However, the pH was always greater than 6 in the sediment porewater of the study area, which does not favor such a reaction. As soluble organic-Fe(III) can be found together with Fe(II), Taillefert et al. (2002) proposed that this organic compound could be an intermediate in the bacterial reduction of solid Fe(III), or could be formed by oxidation of organic-Fe(II) complexes.

The depth of the initial appearance of dissolved Fe(II) and $\Sigma\text{H}_2\text{S}$ increased between P1 and P4. This depth was always several mm below the OPD, which suggests that the primary oxidant for these compounds was not oxygen. Alternative oxidants may be nitrate, not measured here, or particulate Mn oxides (Hyacinthe et al., 2001), which were detected deeper at P4 than at P1. As expected in a coastal sediment, profiles were different from a site to another along the cross-shore transect. Differences were likely due to spatial and temporal changes. Dissolved species profiles were conducted between 10:45 and 21:00 from site 1 to site 4. Over this measurement period, environmental parameters such as luminosity and water level evolved. We observed also that the porosity increased from P1 to P4, reflecting probably variation in mud content of the sediment along the transect (Fig. 3). However, the relative distribution of redox compounds was qualitatively homogenous in all site studied, so that mechanisms inducing temporal evolution of the sediment biogeochemistry are expected to be qualitatively homogenous as well.

4. 2. Short-term evolution of redox species in the Arcachon lagoon sediments

The short-term variability of redox species sediment was studied over a complete tidal cycle at site P3, but processes encountered at this site could be generalized to that of the other sites. *In situ* depth-profiles and time-series highlight the short-term variability of redox species associated with tidal and daylight changes (Figs. 4, 5, 6). Therefore, the profiles of the cross-shore transect discussed in the previous section were only instantaneous pictures of transient distributions of dissolved species. The tides induced modifications of hydrostatic pressure in the sediment that may lead to porewater transport (Billerbeck et al., 2006b; Taillefert et al., 2007; Deborde et al., 2008b). Transport of interstitial fluid may influence biological processes, and thus may modify the spatial distribution of redox species over time. This is particularly true in permeable sediments for which advective transport processes become significant once permeability exceeds 10^{-12} m^2 (Huettel et al., 1998; Boudreau & Jørgensen, 2001). The studied sediment has a permeability of $1.2 \times 10^{-11} \text{ m}^2$. Therefore, the porewater flow resulting from the tidal forcing may induce transport of dissolved and suspended matter in the interstitial space. We observed, however, that the sediment surface remained water-saturated during emersion. This suggests that vertical movements of pore water were hindered during this period, probably because of the low slope of the beach. It is also possible that downward transport due to pressure gradient occurs during emersion, but the capillary forces may counteract the hydrostatic force so that sediments remain water-saturated.

4. 3. Linking tidal dynamics of oxygen with the microphytobenthic production

The oxygen dynamics at site P3 displayed temporal variations related to the diurnal cycle (Figs. 4, 6). The variations in irradiance influence the production by microphytobenthos, and the subsequent oxygen dynamics (Epping and Jørgensen, 1996; Bartoli et al., 2003). During day and night, this photosynthetic production and the anaerobic respiration controlled alternatively the oxygen saturation in the sediment.

Some variations of oxygen concentration are linked to the tidal cycles. At rising tide, the benthic oxygen saturation decreased right before inundation (Fig. 4). Similarly, Spilmont et al. (2007) and Migné et al. (2009) have previously observed that benthic primary production deduced from CO_2 uptake started to decrease about 100 min before the immersion of a muddy sand flat in the bay of Somme (eastern English Channel, France)

while irradiance was still increasing. Numerous studies indicated the possibility of a vertical migration of microphytobenthos in intertidal mudflats (Round & Palmer, 1966; Serôdio et al., 1997; Serôdio & Catarino, 2000), and intertidal sandy sediments (Easley et al., 2005; Jesus et al., 2009). Cells may migrate into deeper sediment before the incoming tide, resulting in a drastic decrease of the photosynthetic production. An upward movement of microalgae to the surface may occur during ebb tide. This migratory rhythm is endogenous, but the determinism of this behavior is not yet well understood (Serôdio et al., 1997; Guarini et al., 2000). The migration of microphytobenthos influences the photosynthetic production, which becomes limited by light (Walpersdorf et al., 2009). This phenomenon has likely caused the monitored diminution of the oxygen saturation in the sediment (Fig. 6).

At the beginning and at the end of the sand flat inundation, small increases in oxygen occurred at 7 mm depth (Fig 6). The tidal flushing and the currents moving over ripples, particularly, may have driven oxygenated water from the water column into the permeable sediments and may, therefore, explain these little variations of oxygen saturation (Huettel et al., 1998; De Beer et al., 2005; Billerbeck et al., 2006b; Jansen et al., 2009). During the night, oxygen appeared below the SWI in deeper zones, which were typically anoxic (Fig. 4). This suggests that the sensor crossed ventilated burrows. The occurrence of subsurface oxygen peaks showed that the animals in the burrows were actively pumping oxygen down for their respiration (Jørgensen et al., 2005).

4. 4. Influence of the tidal pump on the behavior of reduced species

In situ high-resolution time-series of reduced dissolved species reported here gives original information on the transient biogeochemistry of an intertidal sandy sediment. This unique data set enables characterization of the short-term variability of the distribution of reduced species throughout the tidal and the diurnal cycles. Time-series at 107 and 82 mm depth showed a different evolution for dissolved sulfide (Fig. 6). At 107 mm, the concentration remained high and constant during the whole monitoring except a small jump during the emersion of the studied beach when sulfide concentration increased at 82 mm and decreased at 107 mm. This suggests that an oscillation of the redox front occurred at high tide. At 82 mm, variations of reduced species concentrations were mainly linked to the diurnal cycle. During the night, oxygen was probably consumed rapidly resulting in a thinning down of the oxic layer and thus in an upward migration of reduced species. However, we cannot explain the simultaneous increase in soluble organic-Fe(III). The high concentration gradient between 8 (<1 μM) and 10 (<200 μM) cm depth suggests that

sulfides may be retained in deep layers of the sediment. During emersion, results suggest that this sulfide gradient is quite smaller than at low tide. The concentration gradient generates transport through molecular diffusion. The propagation of a gradient by diffusive processes occurs according to the Einstein-Smolouchowski equation (Boudreau, 1996: $x^2 = 2tD_s$, where x is distance, t is time, and D_s is the diffusion coefficient in the sediment porewater). The time required to move the sulfide gradient by molecular diffusion over 2 cm is on the order of 5 days (using $D_s = 0.45 \times 10^{-5} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ for H_2S at 12.5°C and a porosity of 0.33; Schulz & Zabel, 2006). Therefore, diffusive transport alone cannot explain the variation of the sulfide concentration gradient during high tide. In the studied area, it has been shown that porewaters seeped through the sediment, into channel waters during ebb tide, draining tidal flats (Deborde et al., 2008b). This flow of interstitial water toward the seepage zone is generated at ebb tide by a hydraulic gradient, resulting in an elevation difference between the porewater level in the upper sand flat and the water level in the tidal channel (Nielsen, 1990; Billerbeck et al., 2006a, b; Jansen et al., 2009). This seep transport may explain why sulfides could not penetrate the upper layers of sediment, resulting in the concentration gradient of sulfides between 10 and 8 cm depth. At rising tide, the pressure head is reversed and the sulfide-containing porewaters may migrate toward the surface sediments resulting in a quite smaller sulfide concentration gradient. However, further investigations are needed to make any conclusion about the mechanism that may explain such results. Data on sulfide concentration above and below 107 mm would help us to conclude.

Profiles measured *in situ* the day before the time-series monitoring at the same site also showed variations that may be linked to tidal cycles. The depth of initial sulfide appearance oscillated between 35 mm at the beginning of immersion and 55 mm at the end of immersion and during emersion (Fig. 5). At rising tide, sulfides seemed to migrate toward the SWI (Fig. 5) as suggested with results previously presented. Taillefert et al. (2007) also suggested that an advection of porewater at rising tide might push sulfides toward the SWI. However, this migration is not clear and profiles with larger depth and higher resolution should be performed in a future study.

The two different data sets suggest that the vertical distribution of sulfide may oscillate with tides. However, these data obtained on the same site during two consecutive days with two different methodological approaches are not consistent on some points. Sulfide was not detected at 8 cm in the time-series but it appeared at least at 5 cm depth in all the profiles. In addition, sulfide concentrations measured at 10 cm depth in time-series does not match with those measured at this depth in the profiles. These results from both

approaches clearly showed that tidal cycles influence the vertical distribution of redox species. Differences between the two data sets showed that this influence is not necessarily cyclic even though an effect of the sediment heterogeneity cannot be excluded. We need further investigations and longer time-series to give a mechanistic explanation of how tides induce redox front oscillations and change the porewater chemistry.

5. Conclusion

Tidal environments are transient. *In situ* voltammetry is a very promising technique to describe the short-term evolution of major redox components without sampling artifacts allowing to understand how redox reactions evolve with the tidal and day-night cycles. In addition, this innovative approach also enabled to observe *in situ* and in real-time the vertical migration of microphytobenthos from continuous measurements of oxygen saturation. Such monitoring may provide, in the future, new data for describing the consequences of various types of natural and anthropogenic forcing on coastal ecosystems. This is particularly important in the Arcachon lagoon where the sediment biogeochemistry must be constrained because of the present-day context of decrease in the *Zostera noltii* meadow surface (Dalloyau et al., 2009; Plus et al., 2010). The effect of tides on the biogeochemistry of intertidal sediments depends on sediment permeability, topography of the flat, hydrodynamics (waves and currents), and the activities of microphytobenthos. Variations in these factors can generate opposite effects on the dynamics of redox species, such as oxygen or sulfides. Further investigations are needed to determine which of these factors are dominant in the Arcachon Bay sediments.

Acknowledgments

We thank Dr. Henri Etcheber for particulate organic carbon analysis, Pr. Gérard Blanc and Dr. Jörg Schäfer for the access to the flame atomic adsorption spectrometer. Special thanks to the city of Lanton-Cassy and their help during this work. We also gratefully acknowledge Georges Oggian, Hervé Derriennic, Dominique Poirier, Vincent Hanquiez, and Marie Wawrzykowski for helpful support in the field and with sample analysis. This study was supported by the French National Research Agency (“ANR Blanche”) program Protidal, and the French INSU- EC2CO/PNEC program MOBISEA. M. L. D. received a special grant from la Région Réunion.

I. B. Dynamique de l'oxygène dans la rhizosphère de *Zostera noltii* (étude préliminaire)

1. Introduction

De nombreux facteurs biologiques ou physiques comme par exemple l'activité de la macrofaune (e.g. Wenzhöfer and Glud 2004, Shull et al. 2009), du microphytobenthos ou encore les cycles diurnes et tidaux (partie A de ce chapitre) peuvent influencer la chimie des sédiments côtiers peu profonds sur de courtes échelles spatio-temporelles. La présence d'herbier peut aussi fortement influencer la chimie des sédiments colonisés sur de petites échelles spatiales et temporelles. En particulier, les pertes radiales d'oxygène au niveau des racines de ces plantes, qui poussent dans des sédiments anoxiques, affectent localement les processus biogéochimiques des éléments majeurs tels que l'azote (Welsh et al. 2000), le soufre (Isaksen et Finster 1996, Hebert and Morse 2003), ou encore le phosphore (Holmer et al. 2006, Deborde et al 2008a). Cet oxygène, produit au niveau des feuilles par photosynthèse ou diffusant de la colonne d'eau vers les feuilles, est acheminé sous forme gazeuse vers le système racinaire via un réseau de lacunes de formes et de tailles variables (Penhale et Wetzel 1983, Greve et al. 2003). L'intensité des apports d'oxygène vers les racines ou des pertes d'oxygène dans le sédiment varient en fonction de la luminosité puisqu'elle dépend directement de l'activité photosynthétique de la plante (Pedersen et al. 1998, Connell et al. 1999, Borum et al. 2005).

Les sédiments du Bassin d'Arcachon sont en grande partie colonisés par des herbiers à zostères, *Zostera marina* et *Zostera noltii*, retrouvées en zones subtidale et intertidale, respectivement. Plusieurs études ont permis de caractériser la dynamique de l'oxygène au niveau du système racinaire des herbiers à *Zostera marina*. Pour cette espèce, les pertes d'oxygène se font uniquement au niveau de l'apex. Les pertes au niveau de la racine mature sont limitées par des substances spécifiques de la paroi des cellules optimisant ainsi l'approvisionnement en oxygène des racines jeunes en croissance (Jensen et al. 2005, Frederiksen and Glud 2006). Cependant, ces processus restent encore très peu étudiés pour *Zostera noltii*, espèce dont les lacunes aérifères n'ont pas encore été observées à ce jour. L'existence de fuite d'oxygène au niveau des racines de *Zostera noltii* a été suggérée pour expliquer des processus d'oxydation du phosphore, de l'azote ou du soufre. Dans les sédiments colonisés, ces processus ont lieu en effet à des profondeurs supérieures à celles de la pénétration diffusive de l'oxygène dissous (Isaksen et Finster 1996, Welsh et al. 2000, Deborde et al. 2008a). De plus, Jonkers et al. (2000) ont montré par des mesures *ex*

situ que la profondeur de pénétration de l'oxygène dissous à partir de l'interface eau-sédiment était plus élevée dans des sédiments du Bassin d'Arcachon colonisés par cette espèce que dans des sédiments nus. Selon cette étude, la profondeur de pénétration d'oxygène varie en présence d'herbier en fonction de la luminosité atteignant un maximum de 8 mm à la mi-journée alors qu'elle ne dépasse pas 2 mm dans les sédiments nus. Cependant, d'autres travaux portant sur des sédiments de cette même lagune ont mesuré des profondeurs de pénétration de l'oxygène dissous de 2 à 3 mm au maximum y compris en présence de *Zostera noltii* (mesures *in situ* citées dans Welsh et al. 2000, mesures *ex situ* dans Delgard et al. en préparation voir chapitre III partie B). Les mesures directes de l'oxygène au niveau des racines de cette espèce intertidale sont donc essentielles afin de mieux comprendre les processus biogéochimiques qui ont lieu dans les sédiments colonisés ainsi que leurs variations en fonction du cycle diurne mais aussi de celui des marées.

Il existe différentes méthodes pour mesurer l'oxygène au niveau du système racinaire des herbiers. Les flux d'oxygène des racines vers le milieu extérieur ont été mesurés sur des racines hors sédiment avec des électrodes cylindriques de platine (Connell et al. 1999), sur des racines placées dans du sédiment en aquarium avec des optodes planaires (Jensen et al. 2005, Frederiksen et Glud 2006), ou encore avec des microélectrodes de type Clark (Pedersen et al. 1998, Holmer et al. 2002, Jensen et al. 2005, Frederiksen et Glud 2006). Ces dernières sont aussi utilisées pour mesurer les concentrations en O_2 à l'intérieur de la plante, c'est-à-dire dans les racines ou les rhizomes (Borum et al. 2005, Holmer et al. 2009).

L'objectif de ce travail était d'initier une étude de l'histologie des organes de *Z. noltii* afin de décrire l'organisation des lacunes qui, à notre connaissance, n'a encore jamais été observée pour cette espèce. Il s'agissait ensuite d'utiliser des électrodes de type Clark afin de caractériser la dynamique de l'oxygène au niveau du système racinaire de *Z. noltii* en mesurant les concentrations en oxygène dans et autour des racines ainsi que leurs variations en fonction du cycle diurne et aussi du cycle tidal.

2. Matériels et méthodes

2. 1. Echantillonnage

Des carottes de sédiments végétalisés ont été prélevées au printemps 2011 sur l'herbier du platier intertidal de Germanan situé dans la zone centrale du Bassin d'Arcachon (Fig. 10, Introduction générale). Les échantillonnages ont été effectués à marée basse avec des tubes de différents diamètres (10 et 20 cm de diamètres) et de 30 cm de hauteur maximum. Les

sédiments ont été tamisés très délicatement avec un tamis en acier de 1 mm et de l'eau de mer pour récupérer des pieds de zostères intacts.

2. 2. Histologie des feuilles, rhizomes et racines de *Z. noltii*

Différents protocoles ont été testés sur les pieds de zostères naines récoltés afin de caractériser la morphologie des tissus de ses différents organes (feuille, rhizome, racine) et en particulier l'organisation des lacunes aérifères. Un protocole mis en place par le Pôle Imagerie du Végétal du Bordeaux Imaging Center (BIC) a été adapté à ce matériel fragile de très petite taille dans le cadre d'une collaboration avec Catherine Cheniclet (BIC, INRA). Le protocole nécessite l'inclusion en résine des organes étudiés (racines, rhizomes et feuilles de zostères) par des manipulations qui durent quatre jours. L'inclusion consiste à fixer le matériel cellulaire avec du glutaraldéhyde et de l'acide osmique, de déshydrater les échantillons avec des bains d'éthanol de plus en plus concentré. Pour finir, les échantillons sont positionnés dans des moules ou sur des lames puis imprégnés de résine *Epon* qui va lentement polymériser pendant 24h à 60°C. Les coupes des échantillons imprégnés ont été ensuite réalisées avec un microtome à couteau de verre. L'utilisation de cet appareil nous a permis de choisir l'orientation de l'échantillon (longitudinale ou transversale) et de faire des coupes très fines (1 ou 2 μm) sans perte de résolution. Les coupes ont été récupérées sur une lame, colorées au bleu de toluidine pendant une minute, montées sous lamelle et enfin observées au microscope Zeiss/Axiophot.

2. 3. Mesure de l'oxygène au niveau du système racinaire de *Z. noltii*

Les mesures d'oxygène dissous ont été réalisées avec des microélectrodes de type Clark (Revshech 1989) montées sur un micromanipulateur motorisé (*Unisense*). L'extrémité des capteurs avait un diamètre de 10 à 100 μm , une sensibilité au mélange inférieure à 1 %, et un temps de réponse inférieur à 10 secondes. La calibration des microélectrodes a été faite à partir de mesures dans de l'eau saturée en air et dans une solution anoxique (Na-Ascorbate + NaOH, 0.1M).

La plupart des études utilisant les microélectrodes de type Clark pour mesurer l'oxygène au niveau des racines d'herbier proposent de travailler sur des plants replantés dans des aquariums remplis de sédiment du site d'étude (e.g. Pedersen et al 1998, Jensen et al. 2005). Il s'agit ensuite de positionner l'extrémité de l'électrode à la surface de la racine à l'aide d'un microscope, l'observation se faisant soit à travers la paroi de l'aquarium, soit en découvrant la racine de sédiment puis en la recouvrant une fois l'électrode bien placée. Malgré de nombreux essais, il nous a été impossible d'effectuer de telles manipulations

avec les plants et le sédiment prélevés dans le Bassin d'Arcachon. Les particules étant très fines et le sédiment très cohésif, il était difficile de manipuler le sédiment sans faire bouger la racine et sans laisser de bulles d'air entre la racine et le sédiment. De plus, il était également difficile d'observer la racine à travers la paroi de l'aquarium du fait de sa petite taille ($<300\ \mu\text{m}$).

Afin de pouvoir localiser l'électrode par rapport à la racine de *Z. noltii*, nous avons choisi de transplanter des pieds de zostères dans un substrat artificiel (non toxique) translucide anoxique présentant des caractéristiques mécaniques proches de celle du sédiment. Nous avons opté pour un substrat à base de gel d'agarose (ou « agar-agar ») et d'eau de mer désoxygénée déjà utilisé pour l'observation des déplacements de polychètes annélides (vers marins) dans le sédiment (Jensen 1996, Maire O., communication personnelle). Des pieds de zostères ont été ainsi plantés dans du gel d'agar-agar coulé dans de petits aquariums en plexiglass de $4 \times 1,5 \times 4\ \text{cm}^3$ (L,l,H), (Fig. 1). Une fine couche de sédiments anoxiques déposés par-dessus le gel bloquait la pénétration d'oxygène par effet mécanique et biogéochimique.



Figure 1 : Pieds de zostères dans du gel d'agar-agar désoxygéné recouvert de sédiment.

Ce petit aquarium a été placé dans un plus grand aquarium d'eau de mer (capacité $> 100\ \text{L}$). Le niveau d'eau variait afin de simuler approximativement l'alternance émergence/immersion des cycles tidaux du platier intertidal où les plants furent prélevés: 4 h d'émergence puis 8 h d'immersion avec une hauteur maximum d'eau d'environ 20 cm au-dessus de la surface de sédiment. Ceci a été possible en utilisant des programmeurs, une pompe, un trop plein et un bac tampon d'eau de mer. Ce système était placé dans une pièce thermostatée et a été éclairé 12 heures sur 24 par trois néons (Arcadia FMW30) positionnés au-dessus de l'aquarium. Après une acclimatation de quelques jours, une

électrode a été placée dans le rhizome d'un pied de zostère, juste en dessous de l'insertion des feuilles afin de suivre l'évolution de la concentration en oxygène à l'intérieur de la plante à la lumière (environ $170 \mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ou à l'obscurité et en conditions d'immersion ou émergence.

3. Résultats et discussion :

3. 1 Description de l'organisation des lacunes de *Z. noltii*

Nous avons pu réaliser des coupes de feuilles, de rhizomes, de racines matures et de racines jeunes. La feuille présente un système de lacune (a) facilement identifiable (Fig. 2). Les lacunes organisées symétriquement par rapport au centre de la feuille ont des tailles comprises entre 30 et 70 μm de diamètre (mesurées sur les photos des coupes). Les lacunes observées dans le rhizome présentent une taille supérieure à celles des feuilles qui peut atteindre 150 μm de diamètre (Fig. 3). La surface des lacunes rapportées à la surface de la coupe est beaucoup moins importante dans le rhizome que dans les feuilles. Les lacunes de la racine mature sont plus difficilement identifiables mais semblent surtout présentes dans la partie externe de la racine juste sous une couche très dense et compacte de cellules (Fig. 4). Les lacunes localisées dans la partie la plus externe présentent des tailles inférieures à 30 μm tandis que celles de la partie la plus interne se réduisent à des méats d'un diamètre inférieur à 1 μm (méat : espace intercellulaire formé par 3 cellules d'un même plan noté « m »). Dans la racine jeune, les coupes montrent que les lacunes ne sont plus visibles à ce niveau de la plante (Fig. 5). On retrouve toutefois quelques méats dans la partie interne de la coupe.

Cette étude a ainsi permis l'obtention des premières observations de l'organisation des lacunes des différents organes (feuille/rhizome/racine) de *Zostera noltii*. Cette espèce, comme les autres espèces formant des herbiers (voir l'article de synthèse de Kuo et den Hartog 2006) possède un système de lacunes permettant d'acheminer l'oxygène produit par la photosynthèse vers les racines. Les résultats suggèrent que la surface de la coupe occupée par les lacunes diminue du rhizome vers l'apex racinaire comme déjà observé par exemple pour *Halophila ovalis* (Connell et al. 1999). Cette tendance pourrait être quantifiée précisément en mesurant la porosité de chaque organe par un traitement d'image assisté par ordinateur (Moller et Sand-Jensen 2008).

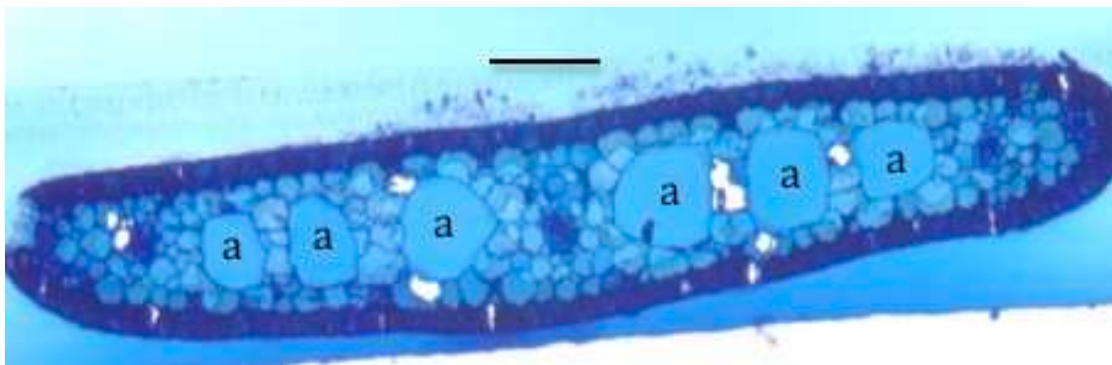


Figure 2 : Coupe transversale d'une feuille de *Z. noltii*. (a : lacune, barre = 72 μ m)

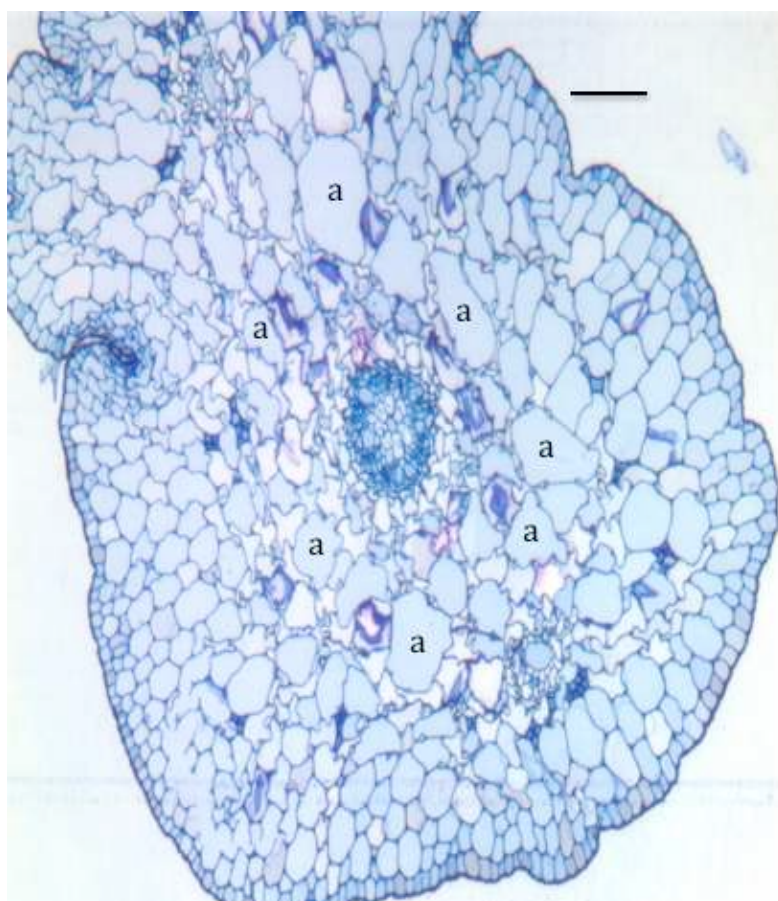


Figure 3 : Coupe transversale d'un rhizome de *Z. noltii*. (a : lacune, barre = 72 μ m)

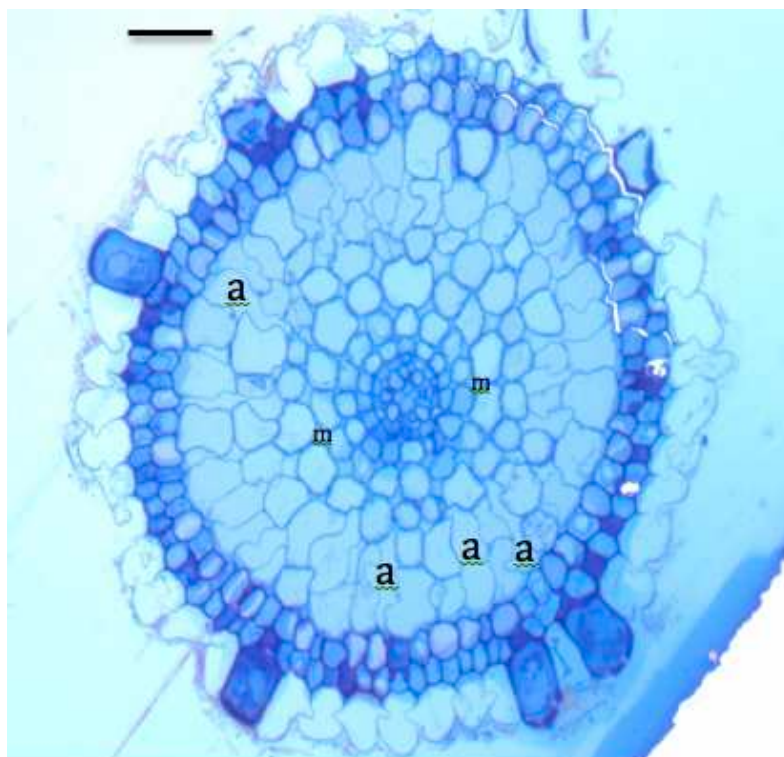


Figure 4 : Coupe transversale d'une racine mature de *Z. noltii*. (a : lacune, m : méat, barre = 36 μm).

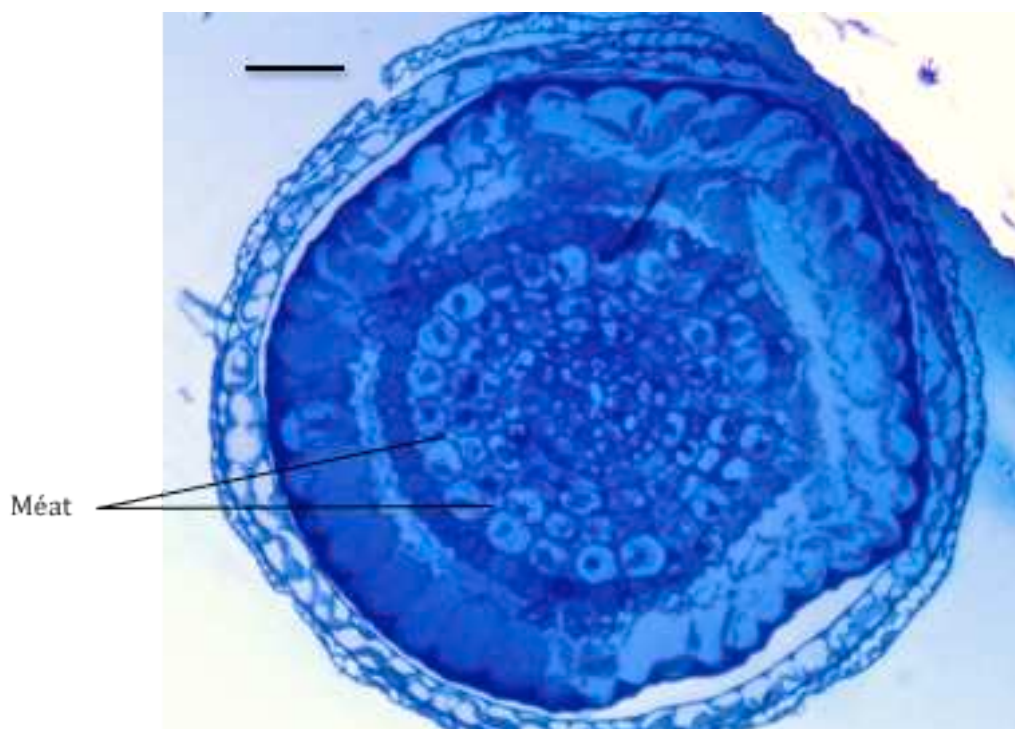


Figure 5 : Coupe transversale d'une racine jeune de *Z. noltii*. (c : cylindre central, barre = 36 μm).

3. 2. Dynamique de l'oxygène dans les lacunes de *Z. noltii* à l'échelle des cycles tidal et diurne

Les concentrations en oxygène à l'intérieur du rhizome ont varié de 61 $\mu\text{mol/L}$ à 8 $\mu\text{mol/L}$, maximum et minimum relevés en émergence respectivement à la lumière et à l'obscurité (Fig. 6). Lorsque le pied était immergé, les teneurs en oxygène restaient entre ces deux extrêmes avec des valeurs globalement plus fortes à la lumière qu'à l'obscurité. Comme montré pour l'espèce tropicale *Thalassia testudinum* (Borum et al. 2005, Holmer et al. 2009), les concentrations en oxygène à l'intérieur de ces plantes aquatiques sont contrôlées par l'activité photosynthétique de la plante et varient donc fortement avec la lumière. La dynamique de l'oxygène à l'intérieur de ces phanérogames serait à l'origine de variations associées au cycle diurne des concentrations en oxygène dans le sédiment situé à proximité des racines (Pedersen et al. 1998, Jensen et al. 2005, Frederiksen et Glud 2006). Une étude *ex situ* a montré que de telles variations affectent les sédiments du Bassin d'Arcachon colonisés par *Zostera noltii* avec des profondeurs de pénétration d'oxygène dissous plus élevées le jour que la nuit (Jonkers et al. 2000).

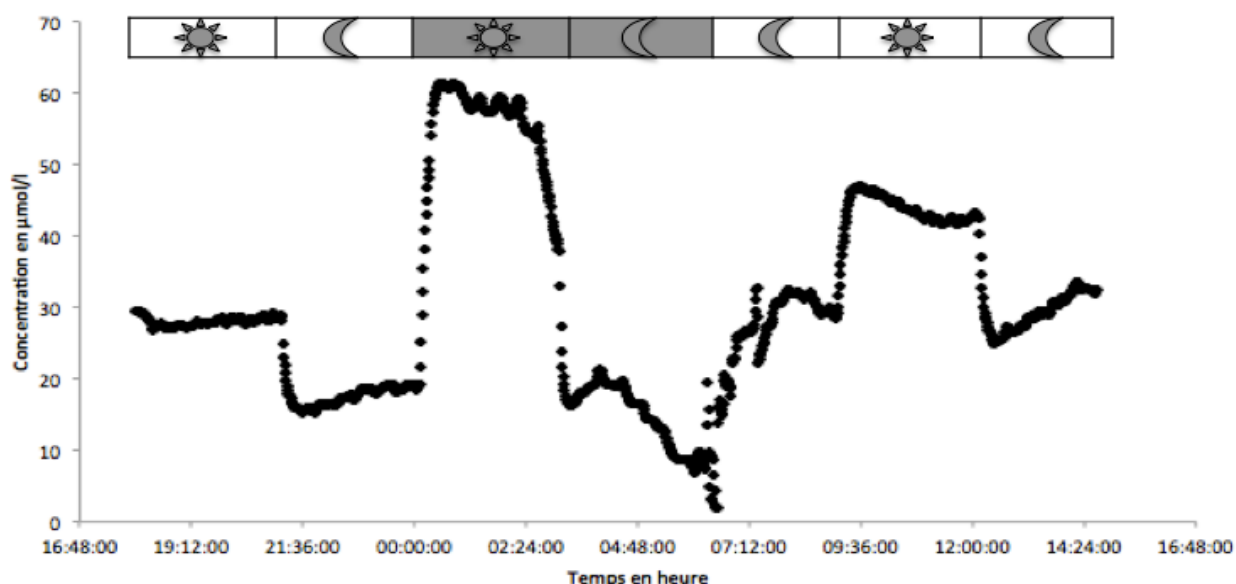


Figure 6 : Evolution temporelle de la concentration en O_2 ($\mu\text{mol/l}$) dans le rhizome d'un pied de *Z. noltii* mesurée à la lumière (soleil) ou à l'obscurité (lune) et en immersion (carré blanc) ou émergence (carré grisée) du pied.

A notre connaissance, cette dynamique de l'oxygène selon le cycle tidal n'a été étudiée pour aucune espèce d'herbier. Les résultats obtenus ici suggèrent que les concentrations évoluent entre l'émersion et l'immersion. Il a été montré par des mesures *in situ* de flux de carbone à l'interface eau-sédiment que le métabolisme de *Z. noltii* présente des variations avec le cycle des marées avec une production photosynthétique plus élevée pendant la période d'immersion (Clavier et al. 2011, Ouisse et al. 2011). Toutefois, Silva et al. (2005) et Polsenaere et al. (2012) ont montré que la production photosynthétique des herbiers à *Z. noltii* était plus élevée en émersion qu'en immersion. Ces derniers résultats s'accordent avec les concentrations mesurées à la lumière plus élevées pendant l'émersion que pendant l'immersion (Fig.6). A l'obscurité, les teneurs en oxygène relevées dans le rhizome étaient au contraire globalement plus élevées pendant l'immersion que pendant l'émersion comme déjà observé par des mesures *in situ* de respiration (Clavier et al. 2011, Ouisse et al. 2011). La dynamique de l'oxygène dans le système racinaire et à proximité des racines des herbiers intertidaux peut être influencée par de nombreux paramètres tels que la diffusion des gaz plus rapide dans l'air ou bien encore l'exposition des feuilles à la lumière (feuilles couchées à marée basse).

4. Conclusion

L'étude histologique réalisée sur *Zostera noltii* a décrit pour la première fois le réseau de lacunes de cette espèce servant au transport de l'oxygène des feuilles vers les racines. Les images obtenues constituent une première étape dans l'analyse des structures internes de la plante. D'autres techniques telle que la microscopie électronique pourront maintenant être utilisées pour améliorer la compréhension des échanges de gaz entre la plante et son environnement.

Les mesures d'oxygène à l'intérieur de la plante suggèrent des variations avec le cycle diurne mais aussi avec le cycle tidal. Il serait intéressant de poursuivre cette étude préliminaire afin de mieux caractériser ces variations au sein même de la plante. Il s'agira aussi d'évaluer leur impact sur l'oxygénation des sédiments situés à proximité des racines de *Z. noltii*. La mesure d'oxygène à proximité des racines avec l'utilisation seule des microélectrodes de type Clark n'a pas été possible ici puisqu'elle nécessite une manipulation des racines et du sédiment qui s'est avérée complexe pour l'espèce et la nature du sédiment étudiés. Les optodes planaires permettent de mesurer la distribution en 2D de l'oxygène dans des sédiments végétalisés sans manipulation des racines ou du sédiment. L'utilisation de ces optodes planaires en aquarium et en mode *in situ*

permettrait de mesurer les flux d'oxygène des racines vers le sédiment et ainsi caractériser finement l'impact, encore très peu étudié, de cette espèce sur les conditions redox des sédiments intertidaux colonisés.

Il serait alors intéressant d'étudier les variations de l'oxygène dans le système racinaire de *Z. noltii* (à l'intérieur et à proximité des racines de la plante) avec les cycles tidal et diurne mais aussi saisonnier ainsi que les variations spatiales liées aux caractéristiques du sédiments (sableux ou vaseux) ou au niveau tidal. L'utilisation de la voltammétrie *in situ*, technique mise en place dans l'étude présentée dans la partie A de ce chapitre, permettrait de mesurer les concentrations dans la rhizosphère de l'oxygène mais aussi d'espèces réduites telles que les sulfures, espèces très présentes dans les sédiments végétalisés mais toxiques pour les herbiers (Holmer et al. 2005, Marbà et al. 2007).

Chapitre II. Biogéochimie des eaux porales : variabilité spatiale pendant la période de croissance

Impacts of *Zostera noltii* meadows on inorganic nutrient porewater profiles in a temperate intertidal mudflat (Arcachon lagoon): study of biomass patterns during the growth period

II. Impact d'un herbier à *Zostera noltii* sur les profils de nutriments inorganiques dans les eaux porales de sédiments d'un platier intertidal (Bassin d'Arcachon): Etude des variations avec la biomasse pendant la période de croissance

Résumé

Les eaux porales du sédiment sont considérées comme les sources majeures de nutriments pour la croissance des herbiers. Cette étude a été menée dans le Bassin d'Arcachon afin de caractériser l'effet de ces macrophytes sur la distribution des nutriments des eaux porales dans les sédiments superficiels. Les distributions verticales de NH_4^+ , DIP, TCO_2 et Si(d) ont été mesurées dans les eaux porales de sédiments nus et de sédiments faiblement ou fortement colonisés par des herbiers. Les profils de concentrations mesurées ont été utilisés pour calculer des taux de production et des flux diffusifs à l'interface eau-sédiment de ces nutriments inorganiques majeurs. Les résultats montrent que la présence d'herbiers a une forte influence sur les concentrations en nutriments dans les eaux porales, influence qui était dépendante de la biomasse végétale. Les concentrations dans les eaux porales des sédiments nus présentaient une augmentation globale avec la profondeur. Les sédiments non végétalisés produisaient des nutriments inorganiques via la minéralisation de la matière organique qui peuvent être libérés vers la colonne d'eau. Dans les sédiments végétalisés, les concentrations en NH_4^+ , DIP et TCO_2 des eaux porales ont montré une forte zonation verticale avec des couches successives présentant des taux de production ou de consommation souvent plus élevés que ceux mesurés dans les sédiments nus. Cette zonation reflète l'évolution verticale de l'équilibre entre la production de nutriment résultant de l'exsudation de matière organique labile par les parties souterraines de la plante (source) et le pompage de ces nutriments par les racines (puits). Les résultats suggèrent que les concentrations en Si(d) ont aussi été affectées par la présence des herbiers. Cette étude montre l'existence d'un fort pompage par les racines de *Zostera noltii* de N et P inorganiques et, dans une plus faible mesure, de TCO_2 et Si(d), soulignant la capacité des herbiers à tamponner les stocks de nutriments des zones côtières.

Mots clés : nutriments, eaux porales, herbier, *Zostera noltii*, biogéochimie, Bassin d'Arcachon, biomasse

II. Impacts of *Zostera noltii* meadows on inorganic nutrient porewater profiles in a temperate intertidal mudflat (Arcachon lagoon): study of biomass patterns during the growth period

Cette partie fait l'objet d'une publication, en préparation pour une soumission à *Estuarine Coastal and Shelf Science*, dont les auteurs sont M. L. Delgard, B. Deflandre, C. Charbonnier, F. Cesbron, P. Anschütz.

Abstract

Sediment porewater is considered to be the main source of nutrients for seagrass growth. This work was conducted in a *Zostera noltii* meadow of the Arcachon Bay (France) to characterize the effect of these macrophytes on porewater nutrient distributions in superficial sediments. The vertical distributions of NH_4^+ , DIP, TCO_2 and Si(d) were measured in porewater of bare sediments and in sediments sparsely and heavily colonised by seagrasses. The measured concentration profiles were used to calculate production rates and diffusive fluxes at the sediment-water interface of these major inorganic nutrients. Results indicate the presence of seagrasses had a profound effect on porewater concentrations of nutrients depending on the plant biomass. Porewater concentrations measured in bare sediments increased with depth overall. Unvegetated sediments produced inorganic nutrients through the organic matter mineralisation that may be released to the water column. In vegetated sediments, porewater concentrations of NH_4^+ , DIP and TCO_2 exhibited a strong vertical zonation with successive layers of production or consumption rates often higher than those of bare sediments. This zonation reflects the depth evolution of the balance between nutrient production stimulated by the root exudation of labile organic matter (source) and the root uptake of nutrients (sink). Results suggest that porewater concentrations of Si(d) were also affected by the presence of seagrasses. This work clearly shows the evidence of high uptakes of inorganic N and P by the *Z. noltii* roots and, in a minor way, of TCO_2 and Si(d), emphasizing the capacity of seagrasses to buffer the nutrient stocks of coastal zones.

Keywords : nutrients, porewater, seagrass, *Zostera noltii*, biogeochemistry, Arcachon Bay, biomass

1. Introduction

Shallow coastal lagoons shelter very high biological production and play a key role for economy. They are sensitive to nutrient loading from human activities (Havens et al. 2001, Nixon et al. 2001). High nutrients inputs may lead to severe eutrophication problems increasing primary production and light attenuation. In coastal ecosystems, alteration of the nutrients dynamics and nutrients ratios such as Si:N may also affect the taxonomic composition of phytoplankton communities (Conley and Malone 1992 ; Justic et al. 1995) and modify trophic pathways (Turner et al. 1998). In these environments, and more particularly in intertidal zones, cycles of major nutrients (C, N, P, Si) are highly controlled by benthic biogeochemical processes. In sediment porewaters, early diagenesis produces inorganic nutrients that may be transported to the overlying water column (Jahnke et al. 2003, Sakamaki et al. 2006, Holmer and Nielsen 1997).

Seagrasses grow in these shallow marine waters and may affect nutrients dynamics at the sediment-water interface. They export high amounts of photosynthates via roots that fuel microbial benthic mineralisation (Khaldy et al. 2006, Papadimitriou et al. 2006) and enhance inorganic nutrient release in sediment porewaters (Holmer and Olsen 2002, Opsahl and Benner 1993). Contrary to other marine macrophytes, seagrasses have an extensive root and rhizome system. They can also act as efficient sinks for nutrients in both sediment porewaters and water column (Pedersen and Borum 1992, Hemminga et al. 1994, Nielsen et al. 2006, Deborde et al. 2008a). Major inorganic N sources for seagrasses are NO_3^- and NH_4^+ but the nitrate assimilation is energetically costly (Lara et al. 1987, Turpin 1991). Ammonium is often considered as the main source of N for seagrasses whereas the main P source is PO_4^{3-} (Lee et al. 2007). Similarly, total dissolved inorganic carbon (TCO_2) is largely assimilated by plant for their photosynthetic needs. The CO_2 uptake occurs by passive diffusion but seagrasses have also adapted strategies to utilize HCO_3^- for C fixation (Beer and Rehnberg 1997, Invers et al. 2001). There is increasing evidence that dissolved silica is an essential nutrient for plants (Epstein 1994, Epstein 2009, Cooke and Leishman 2011). The dissolved silica content may contribute to cell and plant strength and improve resistance to mechanical stresses like storm events (Ma and Takahashi 2002) and tidal action (Schoelynck et al. 2010). It may also enable plants to increase plant fitness in light interception, pathogen resistance and many others ecological aspects (Cook and Leishman 2011). The uptake of dissolved silica has been studied for several submersed freshwater plants (Schoelynck et al. 2010, Struyf et al. 2005) and for at least two halophyte species (*Spartina* species in Querné et al. 2012, Hou et al. 2010).

Processes controlling dynamics of nitrogen, phosphorus, carbon and also silicon in lagoon sediments have to be characterized to assess the impact of human activities on the ecology of these coastal ecosystems. Seagrasses could affect both production and consumption of these nutrients, particularly in their inorganic forms. Thus, it is important to predict the net effect of seagrasses on nutrient export or retention in coastal lagoons. Inorganic nutrient exchanges at the sediment-water interface have been estimated using benthic chamber incubations over seagrass meadows (e.g., Thouzeau et al. 2007, Clavier et al. 2011, Ouisse et al. 2010, 2011). It is also possible to characterize the nutrients dynamics in sediments using diffusive fluxes calculations based on chemical gradients near the sediment-water interface. However, this approach has only been scarcely used in vegetated sediments (Zimmerman et al. 1985, Miyajima et al. 2001, Qu et al. 2005). Several studies investigated the effect of seagrass on sediment porewaters nutrients content focusing on the biogeochemistry of ammonium and/or dissolved inorganic phosphorus (e.g. Fourqurean et al. 1992, Lillebo et al. 2006, Hebert et al. 2007, Deborde et al. 2008a). Nevertheless, the seasonal dynamics of dissolved inorganic carbon and dissolved silica in vegetated sediments according to vegetation density still has poorly been evaluated to date (e.g. Burdige and Zimmerman 2002, Devereux et al. 2011, Querné et al. 2012).

The aim of the present study is to investigate the benthic biogeochemistry of a *Zostera noltii* meadow in the intertidal zone of the Arcachon lagoon. Particularly, we evaluate how *Zostera noltii* affects porewater nutrient distributions and diffusive fluxes of the major inorganic nutrients, i.e. NH_4^+ , DIP, TCO_2 and Si(d). Given the complexity of seagrass-sediment interactions and the heterogeneity of the *Z. noltii* bed studied, we examined the spatio-temporal variability of these effects by comparing a dense and a sparse meadow during the two growing seasons (spring and summer).

2. Materials and Methods

2. 1. Study site and sampling procedures

The Arcachon Bay is a mesotidal (tidal range = 0.8 -4.6 m) lagoon of 174 km² located on the French Atlantic coast. It communicates with the ocean with a 3 km large channel. Most of the intertidal flats (117 km²) are colonised by *Zostera noltii* while the subtidal sector (57 km²) is partly occupied by *Zostera marina*. The study site located in the middle of the lagoon was in a heterogeneous *Zostera noltii* meadow. Sediments from unvegetated station (N) and vegetated stations consisting in patches with low (Z1) and high (Z2) densities of *Zostera noltii* were sampled. The average emersion time of the three stations was about 3 h

45 min. Sediment cores were collected manually at low tide and at noon in late April and in late June 2010. Triplicate cores were sliced on the field at 0.5 cm intervals down to 2 cm, at 1 cm intervals from 2 to 10 cm depth then at 2 cm intervals down to 20 cm. While slicing, the depth maximum penetration depth of roots and rhizomes were recorded. For each level, two sediment sub-samples were sealed under N₂ atmosphere, one in a pre-weighed vial and the other in a 50 ml polypropylene centrifuge tubes. Sub-samples were brought to the laboratory within two hours. The pre-weighed vials were frozen for porosity and solid-phase composition analyses. Sediment pore water samples were obtained by centrifugation under N₂ atmosphere (15 min, 2280 x g) of the 50 ml tubes. These samples were filtered through acetate cellulose membrane (0.2 µm), partitioned among a number of plastic and glass vials and treated according to the type of analysis to be performed. An aliquot of filtered interstitial water was acidified with a 1% equivalent volume of concentrated HNO₃ for dissolved Fe and inorganic phosphorus determinations. These subsamples were kept refrigerated until analysis. Pore water samples for ammonium and silicate analysis were transferred to 12 mL polyethylene vials and frozen immediately. Pore water samples for TCO₂ were stored in gas-tight vials at 5°C. Dwarf-grass samples were randomly collected at Stn Z with cores of 9.1 cm diameter and 15 cm length. The plant material was washed on a 1 mm sieve and then separated into leaves and root-rhizomes fractions. Plant materials were then dried at 70 °C in order to estimate dry biomasses. In late June, one additional sediment core per station was collected and sliced vertically for X-ray radiography.

2. 2. Chemical analysis

Sediment was freeze-dried and the weight loss was used to calculate porosity. Particulate organic carbon (POC) was measured on freeze-dried samples by infrared spectroscopy (LECO 125 C-S analyzer) after removal of carbonates with 2M HCl from 100 mg of powdered sample (Etcheber et al. 1999). The reproducibility of these measurements was better than 8 %. An extraction with an ascorbate reagent (pH = 8) was performed on dried sediment to leach the most reactive Fe(III) phases (Fe_{asc}) (Kostka and Luther 1994) and the associated phosphorus (P_{asc}) (Anschutz et al. 1998). Fe_{asc} can partly result from the oxidation of FeS during sample freeze-drying (Anschutz et al. 2007). About 100 mg of dried sediment was leached with 10 ml solution during 24 h. After the extraction, the Fe and P contents of the supernatant were determined by colorimetric procedures in a mixture of reagents adapted for the sample matrix (Anschutz et al. 2007). The reproducibility estimated from replicates was better than 5 and 7 % for P and Fe, respectively.

The dissolved inorganic phosphorus (DIP) concentrations in interstitial waters were measured with spectrophotometric methods (Murphy and Riley 1962, Stookey 1970) after bubbling with N₂ to remove H₂S. Total dissolved inorganic carbon (TCO₂) concentrations were determined by Flow Injection Analysis (Hall and Aller 1992). Ammonium and silicate were analyzed by colorimetric procedures with a Quattro-SEAL Analytical (Solorzano 1969, Koroleff 1969, Truesdale and Smith 1976).

2. 3. Data processing

The numerical model developed by Berg et al (1998) was used to calculate the depth-integrated production or consumption rates and diffusive fluxes at the sediment-water interface of Si(d), DIP, NH₄⁺ and TCO₂ from the depth profiles of concentration measured on each core. Positive fluxes are directed toward sediment. The sediment molecular diffusion coefficient (D_s) was assumed to be equal to $D_s = \frac{D_0}{(1+3(1-\Phi))}$ (Rasmussen and Jørgensen, 1992) where Φ is the sediment porosity and D_0 is the diffusion coefficient in water (Boudreau 1997) at *in-situ* temperature. In summer, concentrations of TCO₂, NH₄⁺ and Si(d) in the first three samples of cores collected in station N were not measured. As a consequence, diffusive fluxes for this station are not available in summer.

3. Results

3. 1. Sediment characteristics

The major part of the sediment consisted of silty-mud material with mean porosity of 0.76 ± 0.09 (n=285) and particulate organic content (POC) of 2.5 ± 1.1 % (n=227) (data not shown). The first 2 cm of mud was mixed with very fine and fine sand. In bare sediments, variations of porosity and POC content occurred in this upper layer between spring and summer. Mean porosity and POC content of this layer decreased respectively from 0.84 ± 0.01 and 3.2 ± 0.2 % in spring to 0.55 ± 0.06 and 0.6 ± 0.1 % in summer. In vegetated sediments, porosity and POC content showed on the contrary an increase in summer but only in the first cm. Mean porosity and POC content increased from about 0.59 ± 0.03 to 0.79 ± 0.06 and from about 0.7 ± 0.1 to 2.1 ± 0.7 % between spring and summer. Note that surface water temperature and salinity increased respectively from 18 to 23.5°C and from 29 to 31 between late April and late June.

3. 2. Seagrass characteristics

During both sampling periods, root-rhizome biomasses were comparable in the two vegetated stations with mean values ranging from 98 to 147 g DW m⁻². However, X-Ray scans showed that roots penetrated much deeper in Z2 than in Z1 (Fig. 1a). Rhizomes were found in the first 2 cm of sediments. Due to the dark colour and the small size of sediment particles, it was difficult to evaluate visually the maximum penetration depth of roots. Most of roots penetrated in the sediment up to 5 cm depth although we observed a few roots deeper. Stations Z1 and Z2 were significantly different in their leaf biomasses (Fig. 1b). In spring and summer, above ground biomasses measured in Z2 was respectively twice and four times higher than in Z1. Except one core collected in summer in Z2, the ratio of above-ground to below-ground biomass remained below 1 over the sampling period.

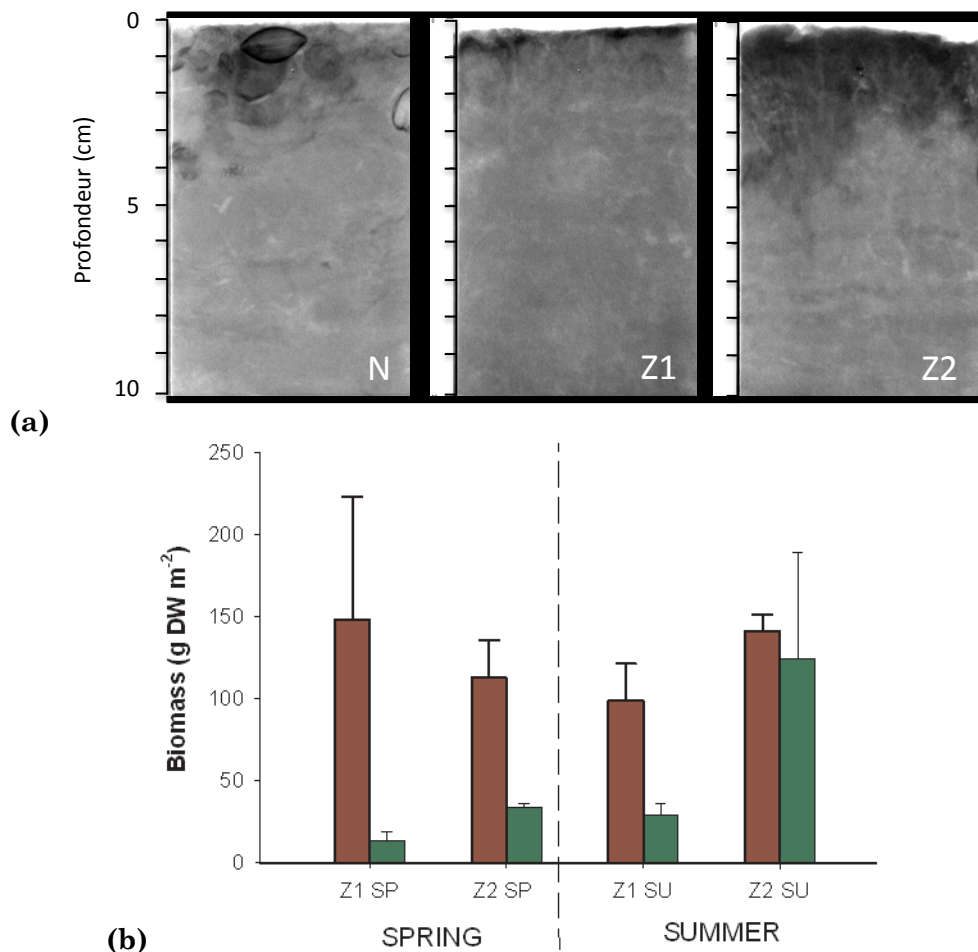


Figure 1: (a) X-ray radiographies of cores collected in bare sediment (N), in sparse (Z1) and in dense (Z2) meadows in summer. (b) Seagrass leaves (above-ground, green) and root-rhizome (below-ground, brown) biomasses measured at vegetated stations Z1 and Z2 in late april (spring SP) and late june (summer SU). Biomasses are given as mean ($\pm$ SE) of 3 measurements.

The spatial heterogeneity that may be induced by bioturbation and seagrass activity was investigated by triplicates measurements of each parameter in each station. We observe that differences between depth profiles of the same station were low compared to differences between stations (Fig. 2 and Fig. 4-6). Variability of porewater inorganic nutrient concentrations in relation to presence of seagrass with various leaves biomasses could thus be identified.

3. 3. Benthic biogeochemistry of inorganic nutrients

The depth profiles of NH_4^+ concentrations showed high differences between vegetated and bare sediments (Fig. 2.a). In both stations, the depth patterns of concentration profiles did not vary during the sampling periods. In bare sediments, NH_4^+ concentrations gradually increased with depth, reaching concentrations of ca. $800 \mu\text{mol L}^{-1}$ at 18 cm depth in spring and in summer. In vegetated sediments, NH_4^+ concentrations increased in the upper rooted zone then decreased substantially before increasing again deeper in the core.

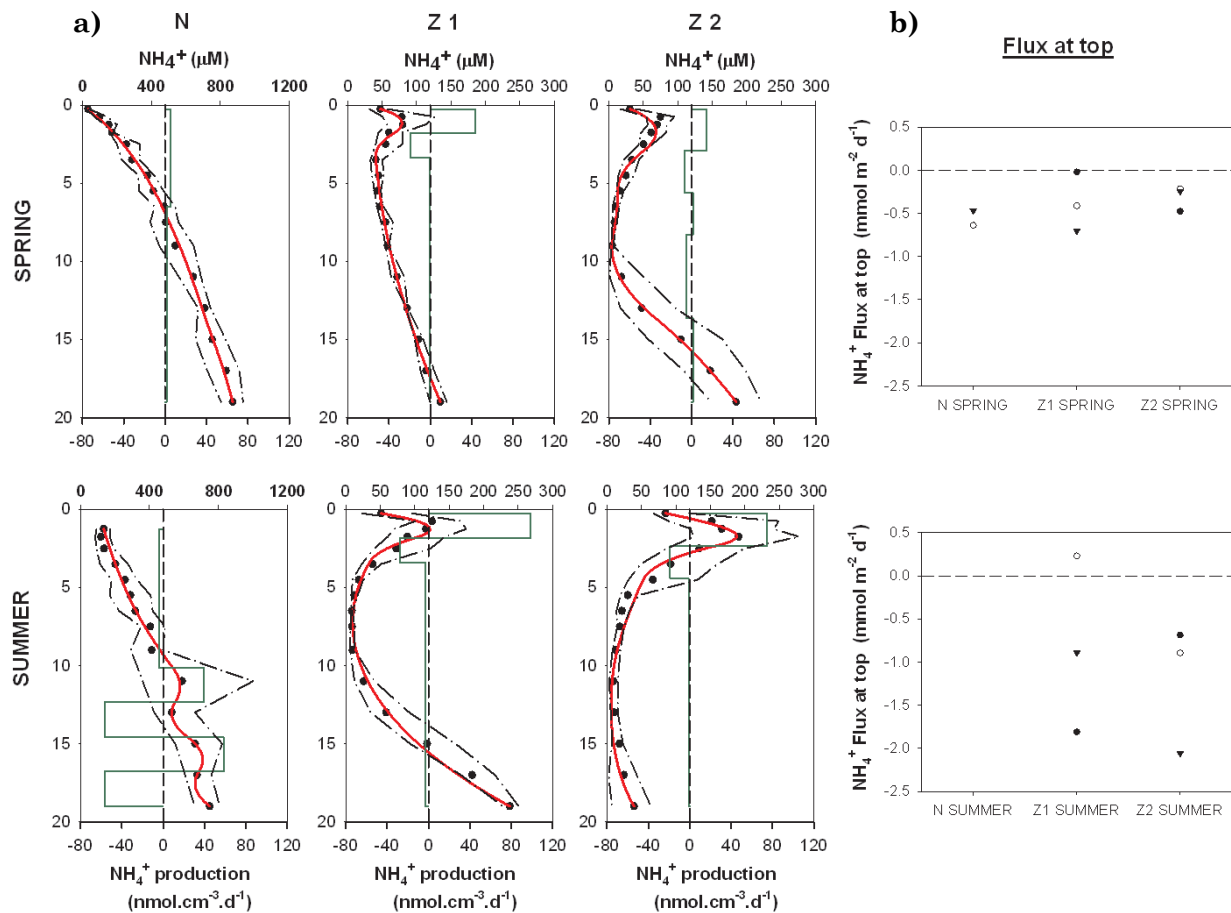


Figure 2. (a) Measured porewater concentrations of NH_4^+ (Each point is the average of 3 sediment cores $\pm$ range, dotted line), best-fitting calculated concentration profiles (red line) and the connected production profiles (green line) in bare sediments (N) and in sparse (Z1) and dense (Z2) meadows. (b) Diffusive fluxes across the sediment-water interface calculated from porewater concentrations of triplicate cores for each station. Positive fluxes are directed towards sediment.

Concentrations did not exceed $250 \mu\text{mol L}^{-1}$. Highest concentrations measured in the root zone were at least doubled between spring and summer in both vegetated stations with mean concentrations of ca. $80 \mu\text{mol L}^{-1}$ in Z1 and Z2 in spring, and 120 in Z1 and $190 \mu\text{mol L}^{-1}$ in Z2 in summer. Profiles of production calculated from concentrations measured at stations Z1 and Z2 show successively a zone of production within the top sediment, and zones of NH_4^+ consumption below. Values calculated at vegetated stations were much higher than in bare sediments. At both seasons, these two zones were slightly thinner at Z1 (1.5 cm) than at Z2 (2 to 2.5 cm) but higher rates were calculated in Z1. Production rates measured in the upper rooted layer increased between spring and summer from 44 to $99 \text{ nmol cm}^{-3} \text{ d}^{-1}$ at Z1, and from 14 to $74 \text{ nmol cm}^{-3} \text{ d}^{-1}$ at Z2. Consumption rates just below this production zone exhibit the same trend between both periods with values increasing from 19 to $28 \text{ nmol cm}^{-3} \text{ d}^{-1}$ and from 7 to $19 \text{ nmol cm}^{-3} \text{ d}^{-1}$ at stations Z1 and Z2, respectively. Except for one core, diffusive fluxes at sediment-water interface were directed toward the water-column in vegetated and non-vegetated sediments (values ranging from -2.1 to $0.2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, Fig. 2.b). Results seems to indicate that fluxes were higher in summer compared to spring but no well-defined difference occurred between bare and vegetated sediments.

Concentrations of ascorbate extractable P and Fe showed enrichment maximum just below the SWI in both vegetated and unvegetated sediments. Below this upper layer, concentrations were steady until the bottom of core with similar values at all stations, ca. $5 \mu\text{mol g}^{-1}$ and $0.8 \mu\text{mol g}^{-1}$ for Fe_{asc} and P_{asc} , respectively. Mean maximum concentrations measured in spring were higher in bare sediments ($46 \mu\text{mol g}^{-1}$ for Fe_{asc} and $2.4 \mu\text{mol g}^{-1}$ for P_{asc}) than in vegetated sediments (23 and $28 \mu\text{mol g}^{-1}$ for Fe_{asc} and 1.3 and $1.0 \mu\text{mol g}^{-1}$ for P_{asc} measured at Z1 and Z2, respectively) (Fig. 3.a). In summer, the upper rooted layer showed, on the contrary, particulate P and Fe contents at least twice higher than those found in the surface layer of station N (Fig. 3.b). The depth profiles of particulate P and Fe then measured at Z2 showed other small peaks (e.g., up to $50 \mu\text{mol g}^{-1}$ for Fe_{asc}) between 2 and 5 cm depth whereas values remained constant in this zone at Z1.

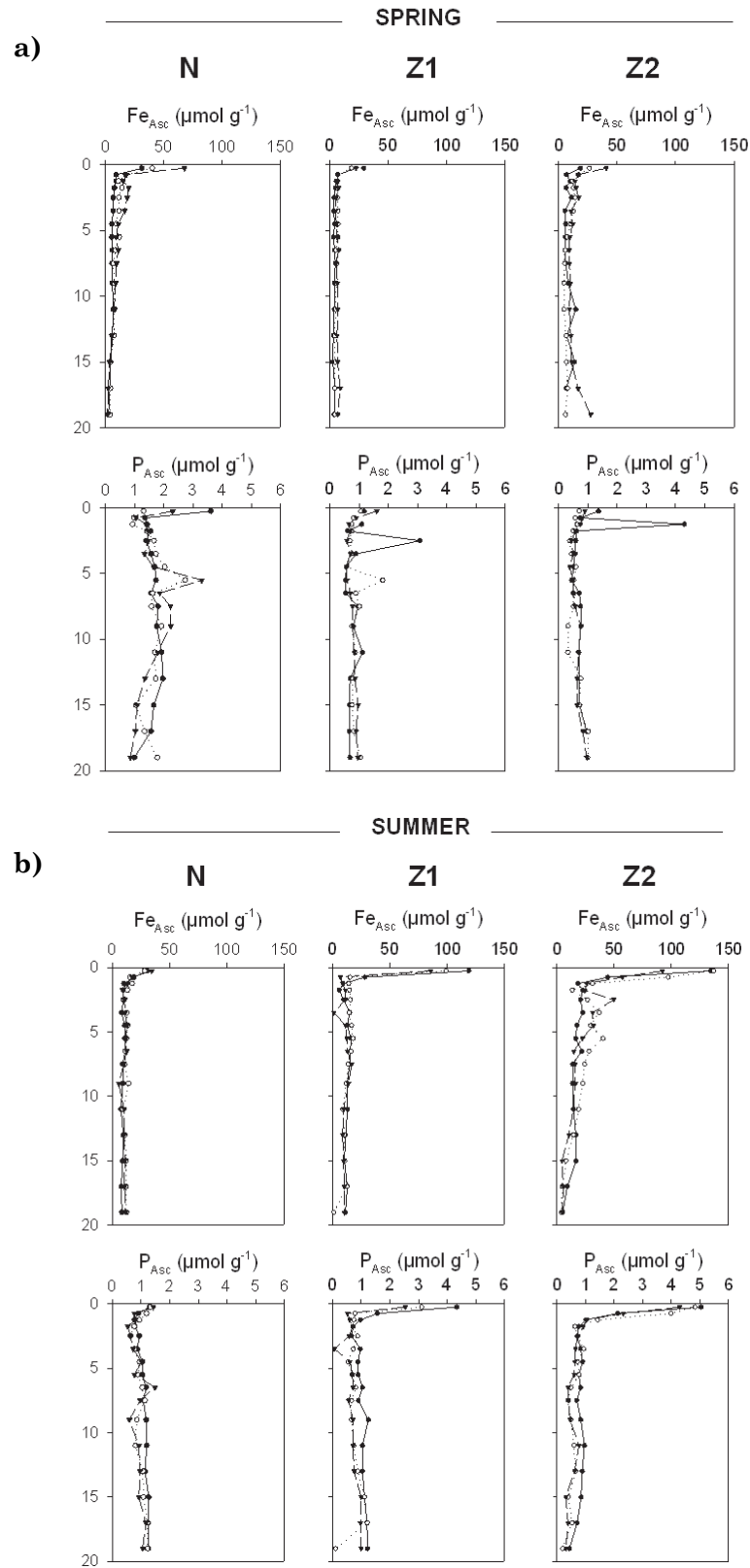


Figure 3: Triplicate depth profiles of ascorbate extractable iron and phosphorus (Fe_{Asc} and P_{Asc}) in unvegetated (N) and vegetated (Z1 and Z2) sediments in spring **(a)** and in summer **(b)**.

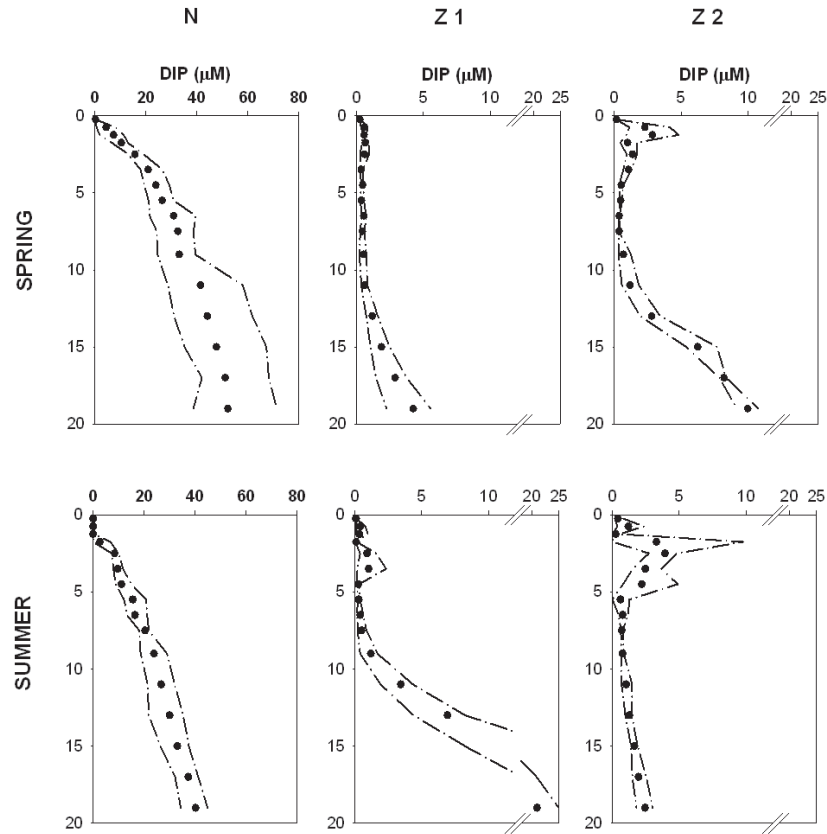


Figure 4: Measured porewater concentrations of DIP (Each point is the average of 3 sediment cores $\pm$ range, dotted lines) in bare sediments (N) and in sparse (Z1) and dense (Z2) meadows.

Dissolved inorganic phosphorus concentrations increased gradually with depth in bare sediments to reach mean bottom concentrations of 50 and 40 $\mu\text{mol L}^{-1}$ in spring and summer, respectively (Fig. 4). In vegetated sediments, concentrations increased slightly and irregularly with depth but mean values did not exceed 21 $\mu\text{mol L}^{-1}$ at 18 cm depth. Concentrations in the root zone showed a slight peak of concentrations at 2 cm depth with lower value at Z1 compared to Z2 and in spring compared to summer. The highest values in this zone were thus measured at Z2 in summer with concentrations up to 4 $\mu\text{mol L}^{-1}$ that are twice lower than those measured in bare sediments at a similar depth. Because of the complex depth pattern in the rooted layer, PROFILE failed in modelling concentration profiles of DIP in vegetated stations, diffusive fluxes and profiles of production rate are thus not available.

Total dissolved inorganic carbon increased gradually with depth in bare sediments from ca. 3 mmol L^{-1} at the SWI to 11.5 and 8 mmol L^{-1} in spring and summer, respectively (Fig. 5). In sediments of station Z1, TCO_2 concentration decreased in the first 2 cm then it increased to reach bottom concentrations lower than bare sediments. The production profiles at station Z1, calculated from mean measured concentrations, showed a zone of

high consumption rates in the first 3 cm of sediments (0.24 and $0.30 \mu\text{mol.cm}^{-3}.\text{d}^{-1}$ in spring and summer, respectively). Concentrations measured at station Z2 in spring exhibited almost the same pattern observed at Z1 but the zone of consumption was thicker and with a much lower rate ($0.04 \mu\text{mol.cm}^{-3}.\text{d}^{-1}$). In summer, TCO_2 increased up to 9 mmol L^{-1} at 9 cm depth, then decreasing to a mean concentration of 6 mmol L^{-1} at 18 cm depth. Triplicate diffusive fluxes were directed towards the water-column in bare sediments and at station Z2 in summer and were directed towards sediments at Z1 in both seasons and at Z2 in spring. During this season, fluxes calculated from concentrations measured at Z1 were higher in absolute values than those of Z2 with mean absolute values measured at Z1 and Z2 of 4.4 and $1.1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectively.

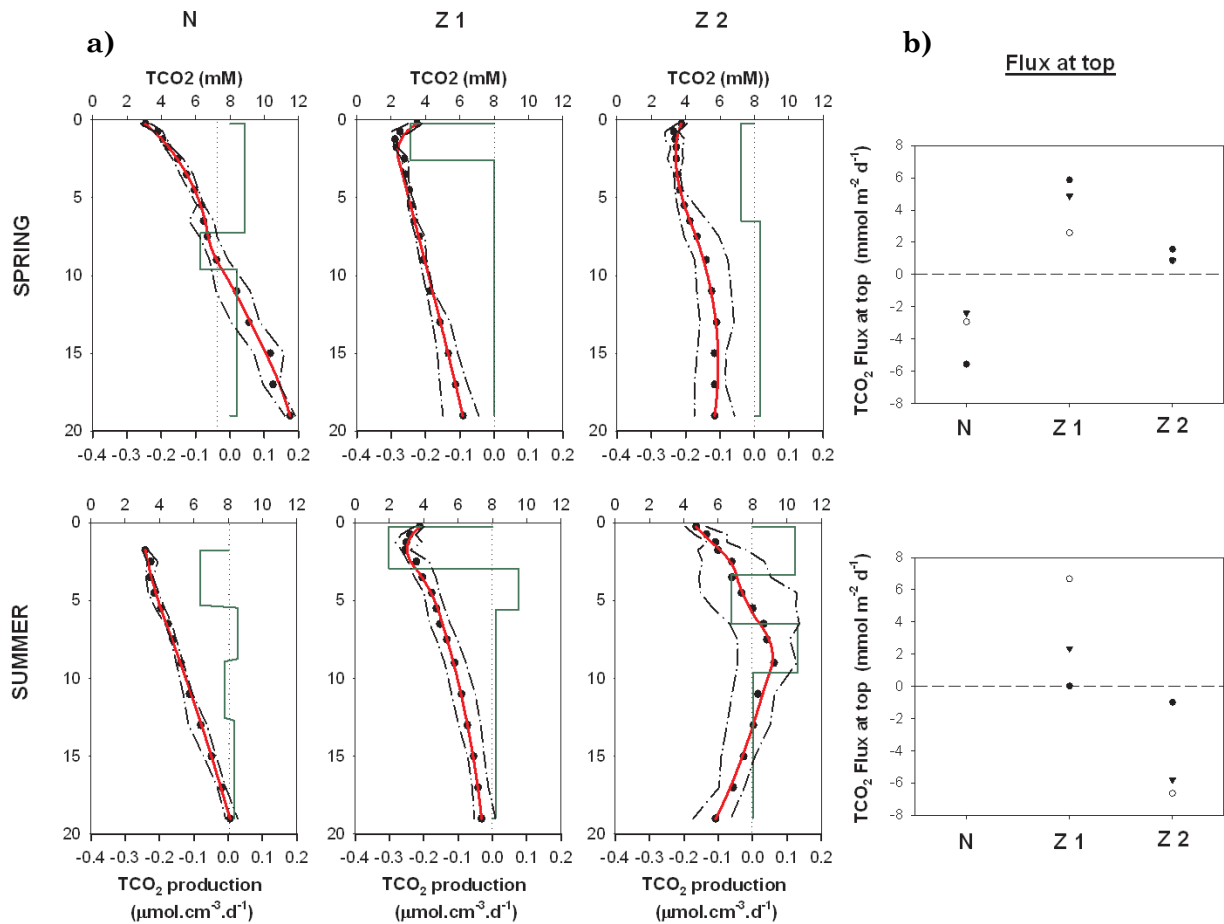


Figure 5: (a) Measured porewater concentrations of TCO_2 (Each point is the average of 3 sediment cores $\pm$ range, dotted line), best-fitting calculated concentration profiles (red line) and the connected production profiles (green line) in bare sediments (N) and in sparse (Z1) and dense (Z2) meadows. (b) Diffusive fluxes across the sediment-water interface calculated from porewater concentrations of triplicate cores for each station. Positive fluxes are directed toward sediment.

Porewater Si concentrations increased with depth in sediments of all stations with bottom concentrations ranging from about 400 to 800 $\mu\text{mol L}^{-1}$ (Fig. 6). Diffusive fluxes at SWI were always directed towards the water-column (negative values) overall. In spring, triplicate diffusive effluxes to the water-column tended to be higher in unvegetated than in vegetated sediments (-0.5, -0.17 and -0.08 $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$, mean values measured at stations N, Z1 and Z2 respectively). These effluxes calculated for station Z2 were globally lower than those of station Z1. One value of diffusive fluxes calculated for Z2 in summer was even positive, i.e. flux from water-column to sediment.

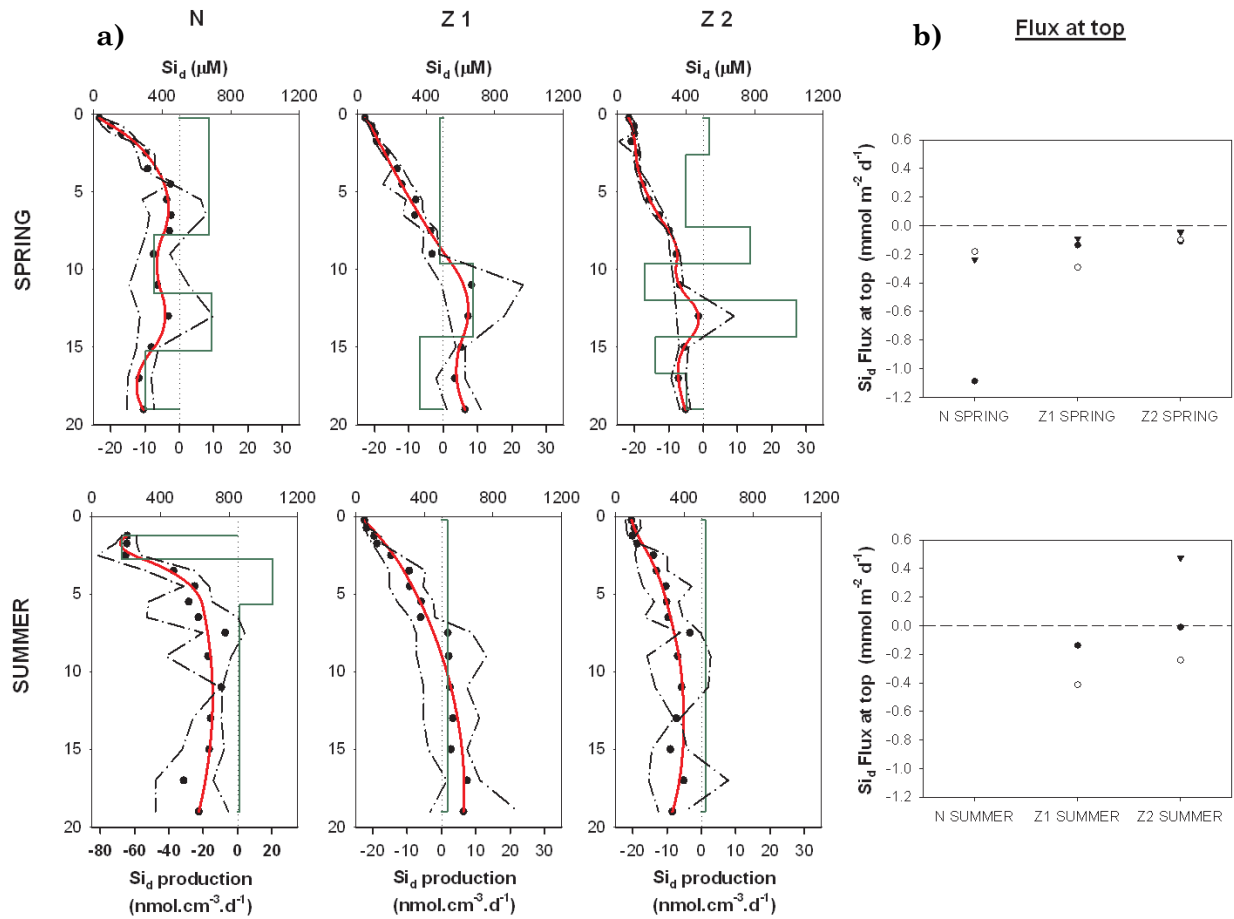


Figure 6: (a) Measured porewater concentrations of Si_d (Each point is the average of 3 sediment cores $\pm$ range, dotted line), best-fitting calculated concentration profiles (red line) and the connected production profiles (green line) in bare sediments (N) and in sparse (Z1) and dense (Z2) meadows. Positive fluxes are directed toward sediment. (b) Diffusive fluxes across the sediment-water interface calculated from porewater concentrations of triplicate cores for each station. Positive fluxes are directed toward sediment.

4. Discussion

The seagrass meadow investigated in the Arcachon Bay is highly heterogeneous and representative of a large part of meadows that suffered a wide-scale decline between 2005 and 2007 (Dalloyau et al. 2009, Plus et al. 2010). In 2007, as much as 62 % of the *Zostera noltii* meadow consisted of more or less scattered patches of plants with various leaves densities (Plus et al. 2010). Biomasses recorded at station Z2 are similar to those measured in other meadows colonizing silty sediments of the Arcachon Bay (e.g. Auby and Labourg 1996, Deborde et al., 2008a). In contrast, we measured lower biomasses at station Z1 in comparison to these previous works in the lagoon.

4. 1. General trends of porewater nutrient profile:

Nutrient concentrations of pore waters measured in vegetated and unvegetated sediments showed different depth patterns. In sediments without macrophytes, concentrations of Si(d), TCO₂, NH₄⁺ and DIP showed quite simple depth patterns. Dissolved silica is most likely produced in relation to the dissolution of biogenic silica debris in unsaturated porewater (Canfield 2005). The maximum concentrations of dissolved silica remained below the solubility of biogenic silica (Van Cappellen and Qiu 1997). Dissolved silica in sediments can be both produced and consumed, and the effect of the precipitation reactions on the pore water levels depends critically on the availability of aluminum (Van Beusekom et al. 1997). Products of microbial organic matter mineralisation, i.e. TCO₂, DIP and NH₄⁺, were released in bare sediments with various production rates from the SWI to 18 cm depth (Fig. 2, 4 and 5). These unvegetated sediments regenerated inorganic nutrients that may be released to the water-column depending on concentrations gradients at the SWI (Fig. 2.b and 5.b). Organic matter mineralisation also induced reduction of iron oxides, which have a strong adsorption capacity for P (Lijklema 1980, Anschutz et al. 1998). Such reduction occurred in the upper layer of unvegetated sediments, and induced the release of dissolved iron and associated dissolved inorganic phosphorus. We propose that dissolved iron was trapped by sulphur deeper in the sediment as it was under the detection limit from 5 cm depth (data not shown) whereas DIP accumulated with depth. In vegetated sediments, porewater nutrient concentrations showed different trends and exhibited a strong vertical zonation. It consisted in successive layers of production or consumption rates often higher than those of bare sediments. These complex depth patterns seems to be linked to *Zostera noltii* activity that may affect the nutrient dynamic described in bare sediments. Seagrasses are known to stimulate organic matter mineralisation by exudation

of photosynthetates, resulting in a production of nutrients (Kaldy et al. 2006, Papadimitriou et al. 2006). On the other hand, they also consume these nutrients by their root-rhizome system (Zimmerman et al. 1987, Lee and Dunton 1997).

Total dissolved inorganic carbon. Carbon constitutes from 30 to 40 % of seagrass tissue dry weight (Duarte, 1990; Fourqurean et al. 1997, Lee and Dunton 1999). Thus, dissolved inorganic carbon can be assimilated by seagrasses. Nevertheless, TCO₂ dynamics over vegetated sediments has been much less studied compared to dissolved inorganic N and P for instance. The C:N ratio in sediments can be deduced from the calculated ratio of added TCO₂:NH₄⁺ concentrations. Added TCO₂ is the TCO₂ concentration measured in pore waters minus the value measured in the water above the SWI (typically 2.2 mM, Deborde et al. 2008b). Except in the first 5 mm below the SWI, the C:N ratios of unvegetated sediments was 12 ± 4.9 in spring and 7.5 ± 1.6 in summer in agreement with the C:N ratio of 10.7 ± 1.0 of sedimentary organic material of the sediment of the Arcachon Bay (Dubois 2012). This suggests that organic C and N were mineralised congruently during early diagenesis. At the top of the core, the C:N ratio was much higher than 10, i.e. from 22 to 33, because of low concentrations of ammonium. Indeed, the main dissolved inorganic N species in this upper zone is nitrate, which is difficult to measure because it was confined within the first 5 mm (data not shown). As a consequence, no concentration gradient was measured with the resolution of core slicing. We also calculated such high C:N ratios at the top of vegetated sediments but they were > 10 and highly variable in the rest of sediments. It was much lower than 10 in Z1 (minimum values close to 0) between 0.5 and 2 cm depth and far above 10 in the remaining root zone. Just below 0.5 cm depth, the low C:N ratios reflect TCO₂ consumption and deeper in the root zone, high C:N ratios reflect NH₄⁺ consumption. Dissolved inorganic carbon in porewater sediments results from diffusion from water column and production of CO₂ and HCO₃⁻ by mineralisation processes. TCO₂ concentrations should thus be higher in the rooted zone than in bare sediments since mineralisation processes were stimulated by exudates of labile organic matter. This was the case only at Z2 in summer when a strong increase in TCO₂ concentrations was measured in the rooted zone as previously reported by Devereux et al. (2011) in a *Thalassia testudinum* meadow. Nevertheless, we observe a net consumption of TCO₂ in the first 2 cm of vegetated sediments when the leaves biomass was quite low (Z1 and Z2 in spring and Z1 in summer;), what was not measured in bare sediments. These results clearly suggest that TCO₂ was consumed in this zone, and this TCO₂ consumption exceeded its production at the period of sampling. During photosynthesis, seagrass is able to utilize HCO₃⁻, which is present in higher concentration than CO₂ in seawater (Madsen and Sand-jensen 1991, Invers et al. 2001). However, free dissolved CO₂ is more easily used by

seagrasses (Björk et al. 1997, Invers et al. 1999). Laboratory experiments showed that some submersed freshwater rooted plants are able to use dissolved CO_2 in sediments (Winkel and Borum 2009). This CO_2 can be transported from roots to shoot via well-developed air lacunae (Madsen et al. 2002) also present in seagrasses (e.g. Greve et al. 2003). Oxygen transport to below-ground tissues in order to support their respiration has been well documented for several seagrass species (Borum et al. 2006). It has also been showed for *Zostera marina* that excess oxygen may diffuse at least at the root tip (Jensen et al. 2005, Frederiksen and Glud 2006). We hypothesize that a potential transport of CO_2 from roots to leaves may exist and explain the lower concentrations of TCO_2 observed in the upper sediment layer. As the CO_2 uptake by submersed plant seems to increase in areas with low shoot to root ratio (Winkel and Borum 2009), such uptake may occur for the *Zostera noltii* meadow studied here. Indeed, shoot to root biomass ratios are most of the time below 1 in the Arcachon Bay (Auby and Labourg 1996, this study). The decrease in TCO_2 observed at the bottom of Z2 cores in summer is most likely due to precipitation of secondary carbonates, which is favoured when sulphate reduction occurs. However, the CO_2 reduction to methane cannot be ruled out since the methane production was measured in surface sediments of the Arcachon Bay (Deborde et al. 2010).

Ammonium and dissolved inorganic phosphorus. NH_4^+ and PO_4^{3-} DIP are respectively the main source of nitrogen and phosphorus for seagrasses (Lee et al. 2007). The very low concentrations of these nutrients measured in vegetated compared to bare sediments suggest that a strong impact of seagrass on the chemistry of NH_4^+ and DIP. The N:P ratio as deduced from NH_4^+ :DIP profile showed a value close to 20 at the bottom of cores studied. This ratio is supposed to reflect the N:P ratio of the organic matter that was mineralised at depth. However, the ratio was much higher in the first 2 cm of sediments. This may result from low concentrations of DIP measured in these layers but most likely because of a higher buffer capacity of these sediments for phosphorus. The buffer capacity depends on pH, temperature and reactive iron oxide content of the sediment (Sundby et al., 1992). The most reactive Fe(III) phases and the associated phosphorus (Kostka and Luther 1994, Anschutz et al. 1998) were determined from an ascorbate extraction as previously described. We observed in each cores a maximum in Fe_{asc} , which was concomitant with a maximum P_{asc} value that may explain low concentration in DIP. In the root zone between 2 and 10 cm depth, DIP concentrations remained low as observed with NH_4^+ whereas TCO_2 concentrations increased. This suggests a high root uptake of both N and P compounds that has been already investigated in several studies (Lee et al. 2007 and references there

in). However, to our knowledge, the vertical zonation of NH_4^+ and DIP concentrations in the rooted zone emphasized in this work has not been observed in other studies. Such zonation could be hidden by bioturbation inducing a high spatial heterogeneity or by a low vertical resolution of profiles. Actually, previous investigations of the vertical distribution of ammonia and phosphate in vegetated sediments often dealt with vegetated carbonate sandy sediments. In these sediments, porewater extraction was more difficult and limited the vertical resolution (e.g. Fourqurean et al. 1992, Erftemeijer and Middelburg 1993, McGlathery et al. 2001, Devereux et al. 2011). As observed in this work, a decrease in DIP concentrations in the rooted zone was reported in another meadow of the Arcachon Bay (Deborde et al. 2008a). However replicate depth profiles were more heterogeneous so that vertical zonation was much less pronounced than in this study. Concentration profiles of these chemical species represent the evolution with depth of the balance between production of inorganic nutrients and their consumption. Results obtained here suggests that nutrients uptake was compensated by production in the upper layer of vegetated sediments leading to a net production of NH_4^+ and DIP between the SWI and about 3 cm depth (Fig. 2.a and 4). This was not the case deeper in the rooted zone where a net consumption was recorded. Both rhizomes and roots may release exudates and stimulate nutrients production. However rhizomes may have a minor role in ammonium and phosphate uptake compared to actively growing roots (Barnabas 1991, Stapel et al. 1996). As rhizomes were abundant in the first two cm (Fig. 1a), nutrient uptake may have been lower in this upper layer than deeper in the root zone. This leads to the succession of a high production zone followed deeper by a high consumption zone.

Silicate. No depth patterns in the dissolved silica production profiles linked to the rooted zone localization were observed in vegetated sediments (Fig. 6.a). However, the presence of seagrasses seemed to affect concentrations of surface sediment layers leading to lower diffusive fluxes at the SWI in vegetated than in bare sediments (Fig. 6.b). Results suggest that, similarly to other nutrients, *Z. noltii* may uptake Si(d) by roots as previously indicated for submerged freshwater plants (Schoelynck et al. 2010). Reports on the effect of this uptake in sediments are sparse. Querné et al. (2012) observed a small depletion of Si(d) in sediments colonised by *Spartina alterniflora*. In the Arcachon Bay, dissolved silica uptake by seagrasses may increase their rigidity and survival chances as described for freshwater plants in other such dynamic environments (Sangster et al. 2001, Street-Perrott and Barker 2008). As dissolution of silica is enhanced in unsaturated porewater, our data suggest that the uptake of Si(d) by roots may be continuous and more rapid than

the dissolution process. This would result in maintaining a lower diffusive efflux of dissolved silica to the water column in vegetated sediments than in bare sediments.

4. 2. Potential importance of leaves in nutrient biogeochemistry of vegetated sediments

Depth profiles of nutrients measured in vegetated sediments showed a roughly similar depth pattern in comparison with bare sediments. However, we observe some differences in porewater concentrations of nutrients between sparse (i.e. Z1) and dense (i.e. Z2) meadows. Seasonal variations were also recorded in vegetated sediments compared to those of bare sediments except for Si(d), which showed almost no changes between both sampling periods. These spatio-temporal evolutions may be related to leaves biomass variations as root biomass did not show significant variations (Fig. 1) but changes in abiotic parameters such as temperature cannot be excluded. Roots-rhizomes and leaves biomass maxima are not concomitant in the Arcachon Bay. Below-ground biomass maximum is usually observed in spring even if the seasonal evolution is not important whereas the maximum value of leaves biomass occurred in summer (Auby and Labourg 1996). This temporal separation lead to almost no variation measured here in root and rhizome biomasses between spring and summer whereas these periods corresponded to high growth of leaves.

The increase of leaf biomasses between stations Z1 and Z2 may induce a stimulation of the production of exudates that are derived from photosynthesis. In dense meadow (i.e. Z2), the release of mineralisation products such as TCO_2 , DIP and NH_4^+ may thus have been stimulated in the rooted zone. If we consider TCO_2 first, higher release in dense compared to sparse meadows was likely strengthened by a decrease in root uptake of CO_2 with higher shoot to root ratios as previously indicated. These processes resulted in higher concentrations of TCO_2 in the root layer and a lower SWI flux towards sediment in dense compared to sparse meadow. These fluxes were even directed towards the water-column at station Z2 in summer (Fig. 5.a and b).

Enhanced production of DIP in the rooted zone with leave biomasses may also be related to changes in the particulate redox-sensitive P and Fe pools (P_{asc} and Fe_{asc}) between sparse and dense meadow (Fig. 3). The available P and Fe stocks in the rooted zone (0-6 cm) can be estimated for each vegetated station. Fe_{asc} stocks increased with leave biomass from 269 (± 39) to 593 (± 227) mmol m^{-2} and from 686 (± 71) to 1531 (± 226) mmol m^{-2} respectively in spring and in summer. This enrichment in reactive oxides iron is in relation with the

occurrence of meadows, and it may be a consequence of the radial oxygen loss from roots to sediment. This phenomenon of internal transport of oxygen between leaves and below-ground tissues is well known in other aquatic plants such as *Zostera marina* (Borum et al. 2006, Frederiksen and Glud 2006). The oxygen transfer from leaves to roots may enable rising leave biomasses to stimulate the formation of a Fe_{asc} stock as previously indicated by Deborde et al. (2008a). However, our results show that Fe:P stock ratios were higher at station Z2 than at Z1, i.e. 22 and 11 in spring, and 30.5 and 21.5 in summer respectively for stations with dense and sparse meadow. This suggests an under saturation of iron oxides for phosphorus adsorption sites that may be explained by higher root uptake of DIP in dense meadow. Thus, even if porewater concentrations of DIP increased with leaves biomass, the root uptake of DIP seemed to be higher in dense meadows (Fig. 4).

The rising leaves biomasses may also enhance the release of ammonium. Touchette and Burkholder (2000) indicated that ammonium can be transported from roots to leaves, increasing leaves biomasses that directly induce higher consumption of inorganic nutrients in sediment porewaters. These both effects seemed to compensate and led to almost no change of ammonium concentrations in the rooted zone between sparse and dense meadows (Fig. 2). Nevertheless, as leaves biomasses may influence root penetration depth (Fig. 1), results suggest that seagrass with low leaves biomasses affected porewaters concentrations on a thinner zone. This local effect should have led to higher concentrations gradient with depth and thus higher rates of production or consumption in sparse seagrass meadow.

Variations of dissolved silica fluxes at SWI between Z1 and Z2 suggests that the dynamic of this nutrient was also influenced by leaves biomasses. It seemed that a transfer from roots to leaves may occurred and increased the uptake of Si(d) by roots as leaves biomass increased (Fig. 6).

Between spring and summer, the leaves growth seems to affect the balance between production and consumption of nutrients as described above. In addition, microbial processes and plant photosynthetic activity may have been stimulated in relation to environmental changes like temperature and daylight period (Lee et al. 2007). An increasing release of the mineralisation products were thus recorded in the rooted zone between the two sampling periods, as revealed by higher production rate and/or concentrations of NH_4^+ , TCO_2 and DIP in this zone in summer compared to spring (Fig. 2, 4 and 5).

5. Conclusion

This study clearly indicates that the presence of seagrass highly influenced nutrient concentrations in interstitial waters. The interpretation of porewater profiles showed how *Zostera noltii* affected diffusive fluxes of nutrients and production/consumption rates in sediments. In bare sediments, organic matter mineralisation produced inorganic C, N and P species that diffused upward or downward depending on concentration gradients, or were adsorbed on particles. In vegetated sediments, a part of these products were assimilated by *Zostera noltii* and trapped in a new organic matter pool consisting of seagrasses. During the growth period, *Zostera noltii* consumed large amount of nutrients derived from mineralisation but also from other processes for N and P (nitrogen fixation; Welsh et al. 1997, 2000) and phosphorus desorption (Holmer et al. 2006, Deborde et al. 2008a). This work shows that the effect of these macrophytes on porewater nutrient concentrations varied in function of leaf biomass. We have demonstrated that these effects were more noticeable for TCO₂ and DIP than for NH₄⁺ and Si(d). Seagrasses highly influence nutrient retention and thus play an important role in the 'coastal filter' as previously indicated by McGlathery et al. (2007). Our results emphasize the capacity of *Zostera noltii* to buffer the porewater nutrient stocks, which is often considered much more larger than the stock in overlying waters.

Chapitre III. Biogéochimie des eaux porales et échanges benthiques d'oxygène : Evolution saisonnière et Variabilité spatiale

A. Impact d'un herbier à *Zostera noltii* sur la biogéochimie des eaux porales : mesures intégratives et ponctuelles acquises sur un suivi saisonnier et le long d'un gradient de biomasse

B. Benthic oxygen exchanges related to macrophytic and macrofaunal distributions in a *Zostera noltii* meadow: seasonal variations and biomass-density patterns

III. A. Impact d'un herbier à *Zostera noltii* sur la biogéochimie des eaux porales : mesures intégratives et ponctuelles acquises sur un suivi saisonnier et le long d'un gradient de biomasse

1. Introduction

En milieu tempéré, les prairies d'herbier montrent de fortes variations saisonnières au niveau de la morphologie mais aussi la physiologie de la plante. La croissance de *Zostera noltii* suit un cycle unimodal avec des changements de biomasses parmi les plus élevés observés dans les herbiers tempérés (Duarte 1989, Perez-Llorens et Niell 1993, Vermaat et Verhagen 1996). Ces variations suivent celles de la lumière et de la température avec un développement net du printemps à la fin de l'été où la biomasse est maximale. A partir de l'automne, la chute massive des feuilles entraîne une forte diminution de la biomasse jusqu'en hiver (Veermat and Verhagen 1996, Auby et Labourg 1996). Ces changements morphologiques s'accompagnent de modifications des capacités photosynthétiques de ces herbiers tempérés (Plus et al. 2005, Alcoverro et al. 1998), des teneurs en nutriments des tissus (Duarte 1990, Vermaat et Verhagen 1996, Plus et al. 2001, Papadimitriou et al. 2006) et des réserves en carbone (stocks de carbohydrates) (Alcoverro et al. 2001, Vermaat et Verhagen 1996).

Plusieurs travaux ont montré que ce cycle de croissance des herbiers jouait un rôle important dans la dynamique saisonnière de la biogéochimie des sédiments végétalisés, notamment sur le métabolisme benthique (e.g. Plus et al. 2001, Ouisse 2010) ou encore sur la dynamique de l'azote et du phosphore dans ces sédiments (Welsh 2000, Asmus et al. 2000, Deborde et al. 2008a). Dans ces précédentes études, l'évolution saisonnière a été caractérisée par des prélèvements ou des mesures ponctuelles effectués sur différentes périodes de l'année. Chaque prélèvement (de sédiment ou d'eaux porales) ou mesure *in situ* (ex. mesure de flux par cloche benthique) a alors été considéré comme représentatif de la période (saison ou mois) au cours de laquelle il ou elle a été effectué(e).

Dans un environnement aussi dynamique que le bassin d'Arcachon, de nombreux facteurs biotiques ou abiotiques (i.e. bioirrigation, bioturbation, remise en suspension par les cycles de marées ou par les tempêtes) sont susceptibles d'influencer la biogéochimie des sédiments à des échelles de temps allant de la minute au mois. Dans les herbiers à *Zostera noltii* des platiers intertidaux de cette lagune, de par l'activité photosynthétique de ces macrophytes, la variabilité liée au cycle diurne se superpose à celle liée à la marée. L'étude de la saisonnalité de la biogéochimie des sédiments colonisés par l'herbier nécessite une

technique intégrant les changements à courts termes (cycle diurne et tidal) et permettant de mettre en évidence les effets des variations à plus long termes (saisons). Les *peepers* (Hesselein 1976, Teasdale et al. 1995) ou dialyseurs d'échantillonner les eaux porales par diffusion ionique à travers une membrane jusqu'à équilibration entre l'eau porale et l'eau d'une logette du *peeper*. Cette équilibration des *peepers* dure environ 3 semaines et les concentrations ainsi obtenues intègrent les variations de plusieurs cycles diurnes et tidaux. Cette technique paraît donc tout à fait adaptée à un suivi de la chimie des eaux porales sur de longues échelles temporelles (e.g. saisons). Elle a été largement utilisée dans des lacs et rivières (Song et Müller, 1999, Davison et al. 2000) ainsi que dans des estuaires et des lagunes côtières (Mortimer et al. 1999, Bally et al. 2004, Rigaud et al. 2013) mais n'a encore jamais été déployée dans un herbier en zone intertidale.

L'objectif de cette étude était d'évaluer *in situ* l'impact des herbiers sur la dynamique saisonnière de la biogéochimie benthique des nutriments. Pour ce faire, nous avons déployé des *peepers* dans des sédiments végétalisés et non végétalisés à chaque saison sur un cycle annuel complet afin de suivre l'évolution des concentrations en carbone inorganique dissous, ammonium, phosphate et silicate dans les eaux porales.

2. Matériels et méthodes

2. 1. Site d'étude

Le suivi saisonnier a été réalisé de décembre 2010 à juillet 2011 sur un platier intertidal situé dans la partie centrale du Bassin d'Arcachon (estran de Germanan, Fig. 10 de l'introduction générale). Ce site d'étude était émergé environ 3 h 45 min à chaque marée basse. Il était largement colonisé par un herbier à *Zostera noltii* stable (dans le contexte de régression de ces macrophytes, Plus et al. 2010) mais hétérogène. Cette hétérogénéité spatiale était surtout visible à la fin de la période de croissance (été et automne), période pendant laquelle l'herbier formait des patchs (environ 3 m²) avec différentes densités de pieds et/ou de couvertures foliaires. Des sédiments avec et sans herbier (station N) ont été échantillonnés en décembre 2010 puis en février, avril et juillet 2011 (automne 2010 à été 2011). Dans les sédiments végétalisés, trois patchs de couverture foliaire croissante (stations Z1, Z2, Z3) ont été échantillonnés en juillet 2011 afin d'évaluer la variabilité spatiale liée à la biomasse/densité de feuilles de ces sédiments colonisés. Pour les autres mois, seul un patch avec une couverture foliaire moyenne (station Z2) a été échantillonné. Pour chaque station, un *peeper* a été déployé avec un temps d'équilibration de 3 semaines. Une carotte de sédiment a aussi été prélevée à quelques m du *peeper* 2 à 3 jours avant ou

après avoir retiré celui-ci du sédiment. En avril 2011 (Printemps 11), des duplicats de carotte et de *peeper* ont été échantillonnés à la station Z2 (Z2 A et Z2 B) afin de confirmer le fait qu'un temps d'équilibration de 3 semaines était adapté à notre site d'étude. Les deux *peepers* ont été insérés en station N en février 2011 (Hiver 11) et ont été laissés 23 et 30 jours dans le sédiment (N-23j et N-30j).

2. 2. Echantillonnage

- Echantillonnage au moyen de *peepers*

Un premier prélèvement des eaux porales a été réalisé *in situ* avec des *peepers* ou dialyseurs mis au point par Hesslein (1976). Cette technique permet d'échantillonner l'eau interstitielle et aussi l'eau suprabenthique après équilibration entre cette eau et l'eau d'une logette du *peeper* par diffusion à travers une membrane poreuse.

Les *peepers* utilisés ici se composent de deux plaques en méthacrylate (base et couvercle, Fig. 1a). La base comporte deux séries de 51 logettes d'un volume de 5 mL, disposés côte à côte tous les centimètres. Le couvercle permet de plaquer la membrane en polycarbonate (porosité 0,22 μm) sur la base. Avant utilisation, ces deux parties du *peeper* ont été lavées dans un bain d'HCl 5% et rincées après 3 jours à l'eau dé-ionisée puis à l'eau MilliQ. Chaque logette a alors été remplie à ras-bord avec de l'eau MilliQ avant d'y déposer la membrane puis de fixer le couvercle. Les *peepers* ont ensuite été dégazés sous azote dans une mallette étanche (Pelicase 1630) munie d'une valve de surpression et saturée en humidité. Ce dégazage a duré au moins 15 jours pour éliminer l'oxygène dissous dans l'eau des logettes.

Les *peepers* ont été insérés, à marée basse, manuellement au 4/5 dans le sédiment (Fig. 1 a) où ils ont été laissés 3 semaines comme recommandé par Carignan (1984) et Bally et al.

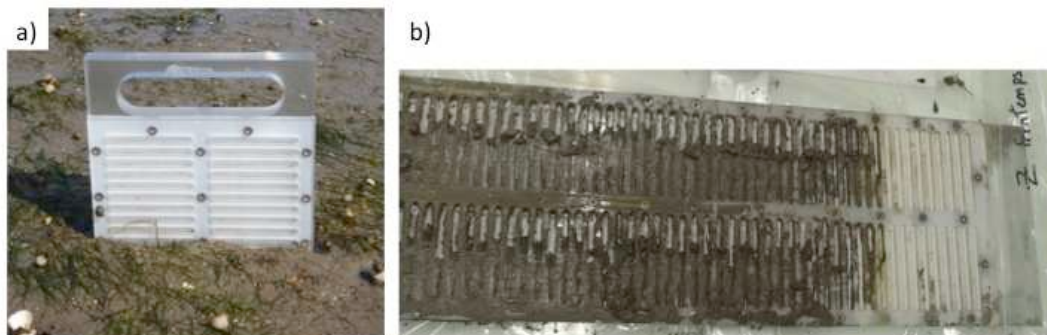


Figure 1 : Photographie d'un *peeper* (a) déployé dans des sédiments et (b) après le prélèvement des eaux des logettes.

(2004). Après ce temps d'équilibration, les *peepers* ont été récupérés juste après l'émersion du site en prenant soin de garder une couche de sédiment sur les logettes qui s'y trouvaient. Les *peepers* ont aussitôt été remplacés sous azote et ramenés au laboratoire. Dans l'heure qui suivait, le contenu des logettes a été prélevé en les perçant avec une seringue après avoir retiré au dernier moment la couche de sédiment (Fig. 1 b).

- Echantillonnage par découpage de carotte de sédiments

Les carottes de sédiments ont été collectées manuellement à marée basse à l'aide des tubes en plexiglass de 10 cm de diamètre et de 30 cm de long. Les carottes ont été découpées rapidement au laboratoire avec une résolution verticale de 0,5 cm de la surface à 2 cm de profondeur puis de 1 cm de 2 à 10 cm de profondeur et enfin de 2 cm de 10 à 20 cm. Pour chaque couche de sédiment, un sous-échantillon a été placé dans un pilulier pré-pesé puis congelé (-20 °C) pour mesurer la porosité et pour des analyses sur la fraction solide. Un autre sous-échantillon a été placé dans un tube de 50 mL et centrifugé sous azote à température du site pendant 15 min à 4500 tr/min afin d'extraire les eaux porales.

Les eaux porales ainsi récupérées via les *peepers* ou les carottes ont été filtrées à 0,2 µm et conditionnées pour différentes analyses. Un premier aliquote a été acidifié (1 % HNO₃, pourcentage volumique) puis conservé au réfrigérateur pour des analyses du fer dissous (Fe_d) et des phosphates associés (DIP) ; un deuxième a été congelé (-20 °C) pour les analyses d'ammonium et de silicate ; un dernier aliquote a été réfrigéré pour l'analyse du carbone dissous total (TCO₂).

Afin d'estimer la biomasse et la densité de macrophytes, des échantillons ont été prélevés sur chaque station végétalisée avec des tubes en plexiglass de 10 cm de diamètre (4 à 6 répliqués). Les plantes ont été récupérées en tamisant sur une maille de 1 mm les échantillons de sédiments colonisés. Les feuilles de zostères ont été séparées des parties souterraines (racines et rhizomes) et le nombre de pieds a été estimé pour chaque prélèvement. Les biomasses sèches de feuilles (vivantes) et de racines-rhizomes (morts ou vivants) ont été déterminées après séchage (jusqu'à poids constant) à l'étuve à 70 °C.

2. 3. Analyses chimiques

L'ammonium et les silicates ont été dosés à l'aide d'un auto-analyseur colorimétrique à micro-flux QUAATRO-SEAL Analytical (Solorzano 1969, Koroleff 1970 pour l'ammonium et Truesdale and Smith 1976 pour les silicates). Les phosphates ont été analysés par colorimétrie (Murphy and Riley 1962). Le dosage du TCO₂ a été réalisé par conductivité par injection en flux continu (FIA, Hall et Aller 1992).

3. Résultats et discussion

3. 1. Biogéochimie des sédiments nus

Les profils verticaux des espèces recyclées (Si(d) , TCO_2 , DIP et NH_4^+) montrent des concentrations faibles et constantes dans la colonne d'eau puis une augmentation globalement progressive de ces concentrations avec la profondeur dans le sédiment (Fig. 2). La silice dissoute a vraisemblablement été produite dans le sédiment suite à la dissolution de débris de silice biogénique dans les eaux porales sous-saturées (Canfield 2005). La minéralisation microbienne de la matière organique dans le sédiment se fait par respiration aérobie dans les premiers mm puis par respiration anaérobie plus en profondeur (Froelich et al. 1979). Cette minéralisation libère des espèces recyclées (TCO_2 , DIP et NH_4^+) qui diffusent vers l'interface eau-sédiment ou sont impliquées dans des réactions secondaires dans le sédiment (ré-oxydation, précipitation, etc.).

Nous avons noté une certaine saisonnalité des concentrations relevées en profondeur (20-25 cm) en TCO_2 , NH_4^+ et DIP avec des valeurs globalement plus faibles en hiver que pendant les autres saisons. En effet, l'intensité de la minéralisation de la matière organique peut varier avec la température induisant une augmentation des concentrations de ces produits de réactions de l'hiver à l'été (Aller 1980, Klump et Martens 1989, Burdige 2006).

Les mêmes tendances ont été observées entre les méthodes de mesures ponctuelles (carotte) et intégratives (*peeper*). Les gradients de concentration ont été similaires dans les sédiments superficiels (0-5 cm environ). Sous cette couche, en revanche, ils ont été souvent plus élevés pour les données issues des carottes que pour celles des *peepers*, en particulier pour le TCO_2 et la Si(d) . Cependant, les concentrations en NH_4^+ et DIP relevées en été 2011 ont été similaires ou plus élevées dans les *peepers* que dans les carottes.

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer ces différences de concentrations entre les mesures ponctuelles et les mesures intégratives. Un temps d'équilibration trop court pourrait expliquer les concentrations plus faibles mesurées dans les *peepers* que dans les carottes. Le temps d'équilibration des *peepers* peut varier selon le site d'étude, les propriétés du sédiment et les espèces dissoutes étudiées (Carignan 1984, Hong et al. 1995), le design du *peeper* (Brandl and Hanselmann 1991) et l'activité biologique (Montgomery et al. 1996). Bally et al. 2005 ont montré qu'un temps d'équilibration de 21 jours était suffisant pour des sédiments cohésifs intertidaux semblables à ceux étudiés ici. Les *peepers* déployés en station N en hiver avec des temps d'équilibration de 23 et 30 jours montrent

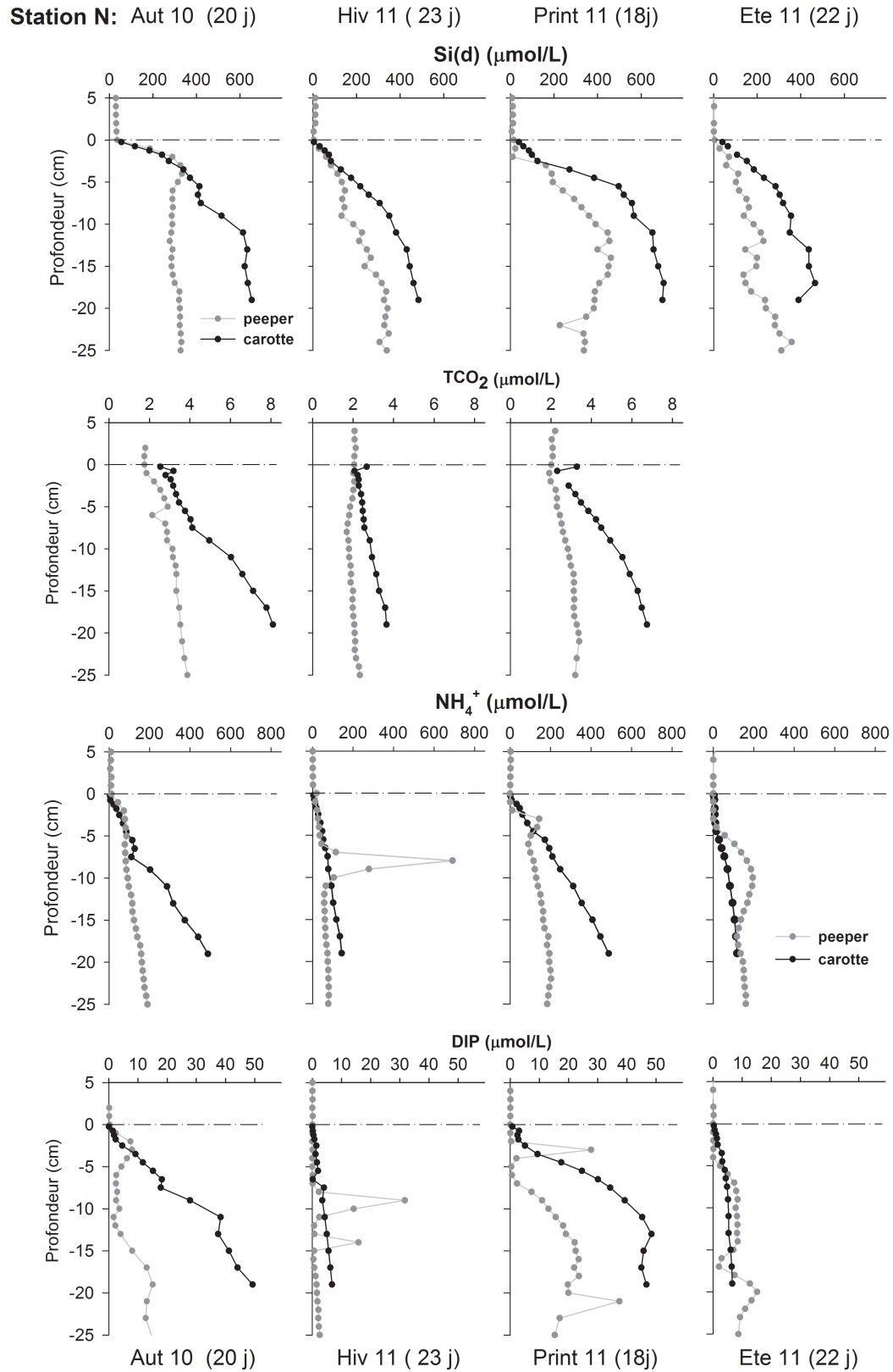


Figure 2 : Distribution verticale des concentrations en Si(d), TCO₂, NH₄⁺ et DIP dans les sédiments nus (Station N) mesurées dans des carottes ou avec des *peepers*. Le temps d'équilibration des *peepers* est indiqué pour chaque saison.

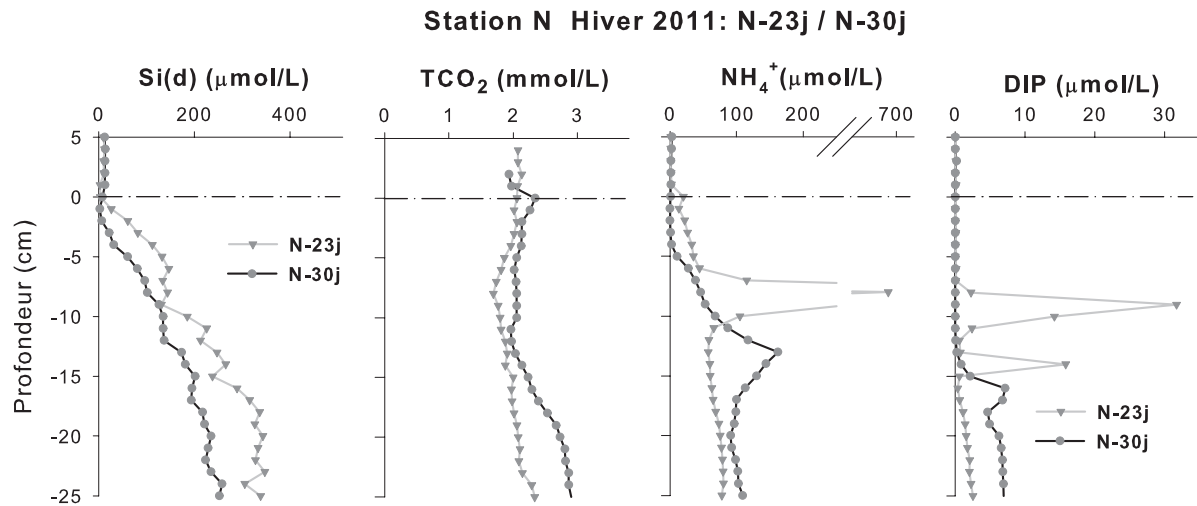


Figure 3 : Distributions verticales des concentrations en Si(d), TCO₂, NH₄⁺ et DIP dans les sédiments nus (Station N) mesurées sur des *peepers* déployés en même temps en hiver 2011 mais retirés après des temps d'équilibration de 23 (N-23j) et 30 jours (N-30j).

des concentrations très similaires (Fig. 3). Les teneurs en TCO₂ ont légèrement augmenté avec le temps d'équilibration mais il n'en est rien pour la Si(d) dont les concentrations sont plus faibles dans le *peeper* mis à équilibrer pendant 30 jours. Il semblerait donc que le temps d'équilibration ne puisse pas expliquer toutes les différences entre les mesures ponctuelles et les mesures intégratives.

Les plus fortes concentrations relevées dans les carottes que dans les *peepers* peuvent aussi être due aux différentes méthodes d'extraction des eaux porales. En effet, la centrifugation des sédiments est plus destructive et peut induire une libération plus élevée d'éléments dans les eaux porales issus des carottes que celles obtenues avec les *peepers* (Bally et al. 2005). Ces différences pourraient aussi être en partie liées aux volumes d'eaux porales pris en compte par ces deux méthodes de mesures. La diffusion des ions dans les logettes du *peeper* se fait sur une surface de 5 x 1 cm² alors que les eaux porales sont extraites à partir d'une couche de sédiment de 0,5 à 2 cm d'épaisseur et de 69,3 cm². Des variations de concentrations liées aux cycles tidaux et diurnes pourraient être intégrées dans les données issues des *peepers* mais pas dans celles issues d'une mesure ponctuelle par prélèvement de carottes de sédiment.

Des investigations plus approfondies permettraient de mieux comprendre les différences entre les deux méthodes de mesures. Il serait intéressant de comparer des données issues des *peepers* à celles d'autres méthodes d'échantillonnage des eaux porales par diffusion avec un temps d'équilibration plus court (i.e. les gels DET avec une équilibration de quelques heures) afin d'appréhender les processus à plus courtes échelles temporelles (marée, cycle diurne). Cependant, les deux outils utilisés ici nous apportent des données

qui montrent les mêmes tendances quant à l'évolution des concentrations des espèces redox étudiées ici en fonction de la profondeur de sédiment et en fonction des saisons pour la station N.

3. 2. Biogéochimie des sédiments colonisés par *Zostera noltii*

A la station Z2, les feuilles ont montré une courbe de croissance classique avec un maximum de biomasse atteint en fin d'été et un net déclin en période hivernale (Fig. 4). Les biomasses de racines-rhizomes ont toujours été supérieures à celles des feuilles comme déjà décrit pour *Zostera noltii* dans le bassin d'Arcachon (Auby et Labourg 1996). Cependant, ces biomasses des parties souterraines intègrent du matériel mort et vivant et leurs variations saisonnières doivent donc être interprétées avec précaution. Une augmentation des biomasses de feuilles et de racines-rhizomes a été mesurée de la station Z1 à la station Z3.

La comparaison des données de la station N et de la station Z2 permet d'évaluer l'impact de la présence de l'herbier sur la biogéochimie des eaux porales. Cet herbier présentant une forte variabilité temporelle et aussi spatiale pendant la période de croissance, son impact est susceptible de varier dans le temps et en fonction de la biomasse de feuille.

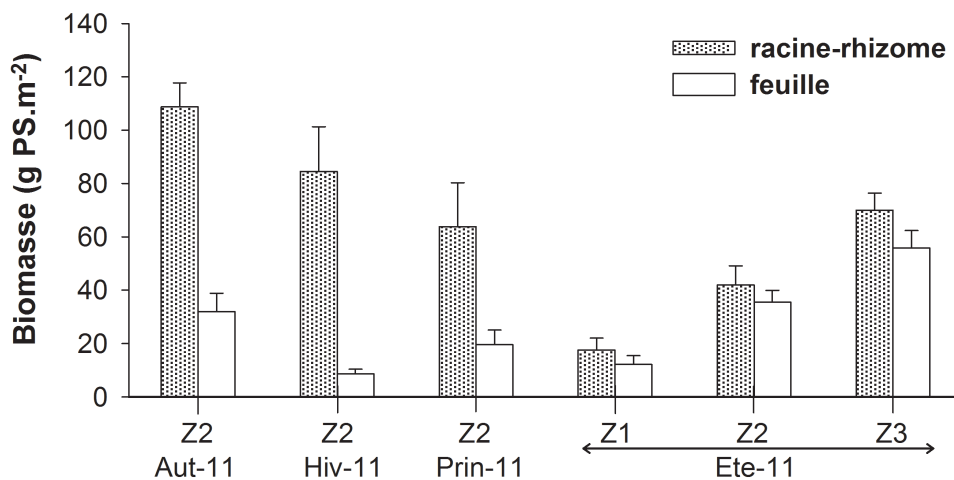


Figure 4 : Evolution saisonnière de la moyenne ($\pm$ écart-type, $n= 4$ à 6) des biomasses de feuilles et racines-rhizomes mesurées dans les sédiments végétalisés (Station Z2). Evolution de ces paramètres le long d'un gradient de biomasse de la station Z1 à Z3 en été 2011.

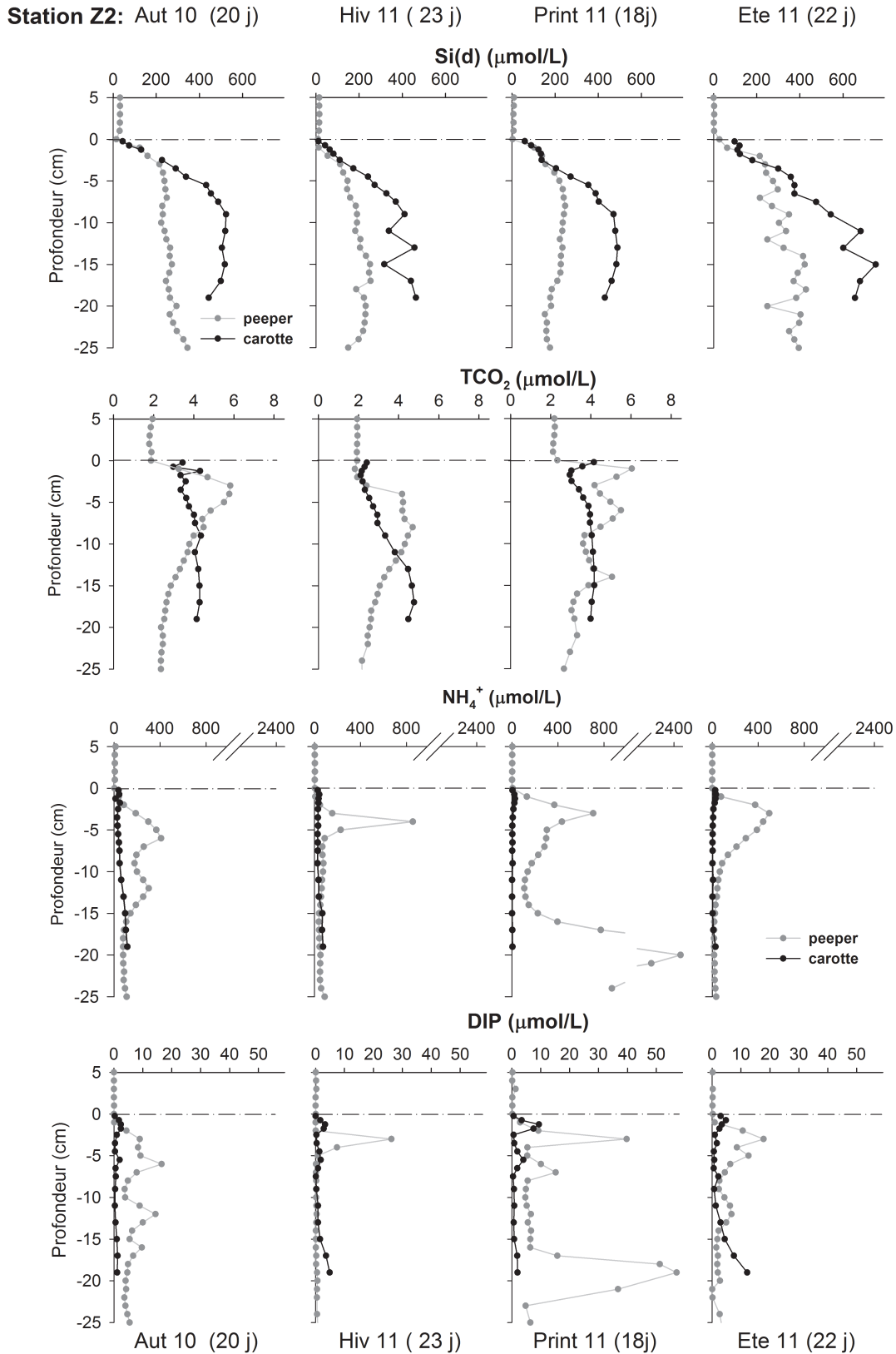


Figure 5 : Distributions verticales des concentrations en TCO₂, NH₄⁺, DIP, Si(d) dans les sédiments végétalisés (Station Z2) mesurées dans des carottes ou avec des *peepers*. Le temps d'équilibration des *peepers* est indiqué pour chaque saison.

Les concentrations en Si(d) présentent la même tendance dans les sédiments nus et végétalisés indiquant une influence certainement très faible de l'herbier sur cet élément (Fig. 2 et 5). L'étude menée dans le chapitre II avec des réplicats de carottes de sédiment prélevés pendant la période de croissance a montré que *Zostera noltii* pourrait pomper de la silice par les racines. Cet élément pourrait augmenter leur rigidité et leur chance de survie dans un environnement dynamique tel que le platier intertidal de Germanan (Bassin d'Arcachon) (voir Chapitre II). Une étude avec plus de réplicats serait ici nécessaire afin de mieux évaluer la saisonnalité de l'impact de *Zostera noltii* sur la silice dissoute des eaux porales.

Comme observé pour la station N, les concentrations en TCO_2 , NH_4^+ , DIP augmentent dans le sédiment par rapport à la colonne d'eau en lien avec la minéralisation de la matière organique (Fig. 5). Cependant, les concentrations mesurées dans les logettes des *peepers* ont été globalement plus élevées que celles mesurées à partir des carottes de sédiments avec des évolutions avec la profondeur très différentes selon les méthodes. Contrairement à ce qui a été montré pour les sédiments non végétalisés, il apparaît ici que les données issues des mesures ponctuelles et des mesures intégratives n'apportent pas les mêmes informations quant à l'influence des zostères sur les concentrations en TCO_2 , NH_4^+ , DIP (Fig. 5). Les herbiers peuvent affecter la dynamique des nutriments de par le pompage de ceux-ci par les racines (Lee et Dunton 1997, Lee et al. 2007). Il a aussi été montré que les herbiers stimuleraient la minéralisation de la matière organique par exsudation de photosynthétats activant ainsi la production de nutriments (Kaldy et al 2006, Papadimitriou et al. 2006).

Les concentrations mesurées à partir des carottes suggèrent que les sédiments de la station Z2 sont appauvris en NH_4^+ et DIP par rapport à ceux de la station N à toutes les saisons. Les teneurs en NH_4^+ relevées sous 15 cm de profondeur étaient au moins deux fois plus faibles en Z2 qu'en N (Fig. 2 et 5). Ces mesures ponctuelles indiquent que le pompage de ces nutriments par les racines serait largement supérieur ou au mieux équivalent à la stimulation de leur production. L'existence d'un pompage de CO_2 par les racines de *Zostera noltii* a été proposée dans le chapitre 2. Les concentrations en TCO_2 mesurées dans les sédiments de la station Z2 ont été aussi globalement plus faibles que dans ceux de la station N. Les tendances relevées pour le NH_4^+ et le DIP semblent donc aussi s'appliquer pour le TCO_2 .

Au contraire, les données issues des *peepers* montrent des concentrations en produits de minéralisation de la matière organique (TCO_2 , NH_4^+ , DIP) bien plus élevées dans les sédiments superficiels colonisés par l'herbier que dans les sédiments nus. Des pics de

concentrations de ces trois espèces dissoutes ont été relevés dans les 5 premiers cm de sédiments, c'est-à-dire dans la zone racinaire avec des teneurs bien plus élevées pendant la période productive que pendant l'hiver. Pour l'ammonium par exemple, les concentrations relevées dans les *peepers* sur les 5 premiers cm ont atteint 600 à 800 $\mu\text{mol L}^{-1}$ en station Z2 alors que celles relevées en station Z n'ont pas dépassé 200 $\mu\text{mol L}^{-1}$. Les mesures intégratives semblent ainsi indiquer que la stimulation de la production de sels nutritifs inorganiques compenserait largement le pompage de ces éléments par les racines. Selon ces données, cette balance positive engendrerait un stock élevé de nutriments dans les eaux porales qui présenterait une saisonnalité marquée.

Les profils verticaux de NH_4^+ obtenus en été 2011 montrent des concentrations dans les *peepers* beaucoup plus faibles en Z1 qu'en Z2 et Z3 alors que celles des carottes sont légèrement plus élevées en Z1 qu'en Z2 et Z3 (Fig. 6). Les variations de biomasse de zostères semblent influencer la dynamique de ces nutriments mais là encore des tendances opposées sont observées en fonction des deux types de mesures. Les profils verticaux de NH_4^+ obtenus en été 2011 montrent des concentrations dans les *peepers* beaucoup plus

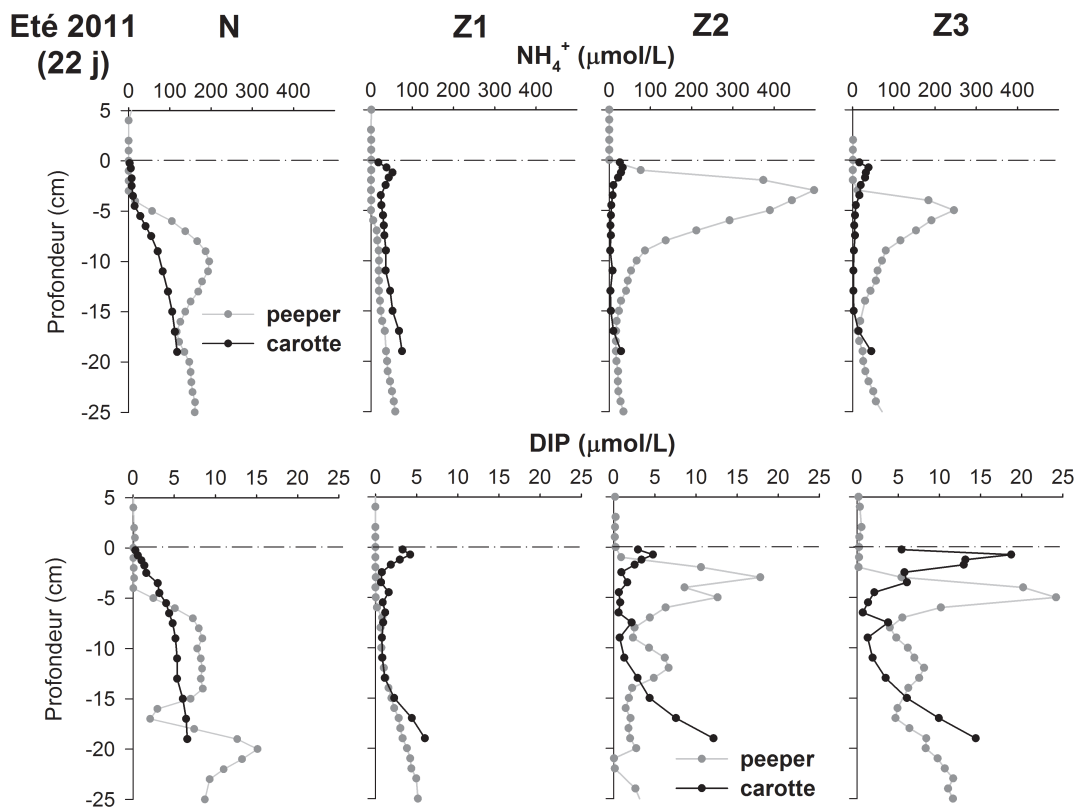


Figure 6 : Distributions verticales des concentrations en NH_4^+ et DIP dans les sédiments nus (station N) et des sédiments végétalisés avec des biomasses de feuilles croissantes (stations Z1 à Z3) mesurées dans des carottes ou avec des *peepers* en été 2011.

faibles en Z1 qu'en Z2 et Z3 alors que celles des carottes sont légèrement plus élevées en Z1 qu'en Z2 et Z3 (Fig. 6). Les variations de biomasse de zostères semblent influencer la dynamique de ces nutriments mais là encore des tendances opposées sont observées en fonction des deux types de mesures. En Z2 et Z3, des pics de concentrations en DIP ont été relevés dans les profils verticaux issus des carottes et des *peepers* mais à des profondeurs différentes et avec des valeurs globalement plus élevées dans les *peepers*. Pour ce nutriment, les deux types de mesures s'accordent et indiquent un enrichissement dans les sédiments superficiels des stations avec des biomasses de feuilles élevées.

Le *peeper* et la carotte d'une même station étant prélevés à quelques mètres de distance, la différence entre les tendances observées via ces deux méthodes pourrait en partie être liée à l'hétérogénéité spatiale des sédiments colonisés par les herbiers. Les réplicats réalisés au printemps 2011 en station Z2 révèlent des données similaires pour les 2 *peepers* d'une part et les 2 carottes d'autre part (Fig. 7). L'hétérogénéité spatiale ne pourrait donc pas expliquer la totalité des différences obtenues entre ces deux méthodes.

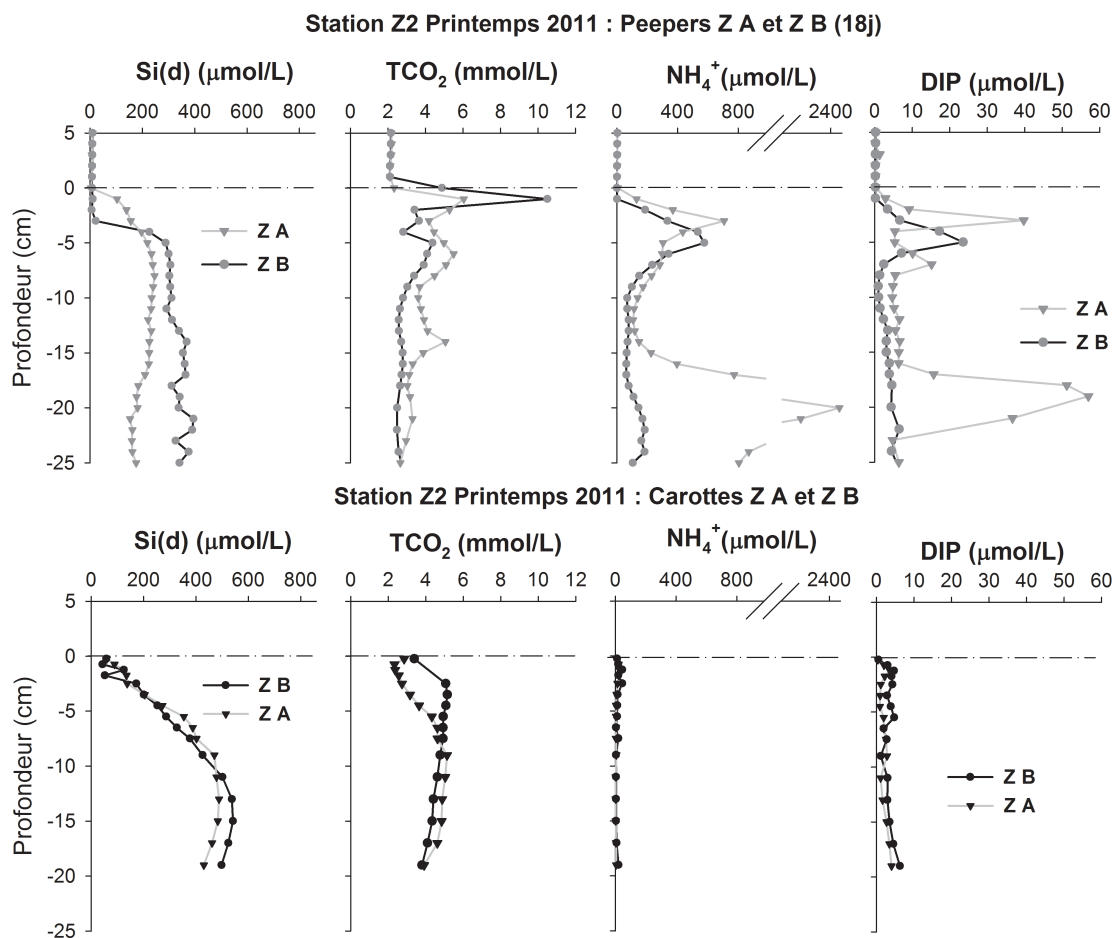


Figure 7 : Distribution verticale des concentrations en Si(d), TCO₂, NH₄⁺, DIP, dans les sédiments végétalisés (station Z2) mesurées en duplicata (A et B) dans des carottes ou avec des *peepers* (temps d'équilibration des *peepers* de 18 jours).

4. Conclusion

Ainsi, alors que les mesures intégratives et ponctuelles apportent globalement les mêmes conclusions quant à la saisonnalité des profils verticaux des sels nutritifs dans les eaux porales des sédiments nus, des tendances opposées apparaissent pour les sédiments colonisés. La mesure intégrative via les *peepers* suggère un enrichissement en sels nutritifs dans la zone racinaire alors que selon la mesure ponctuelle, cette zone serait appauvrie en nutriments. De plus, les données acquises sur le suivi saisonnier et le long d'un gradient de biomasse de *Z. noltii* en été 2011 laissent supposer que les différences de concentrations issues des *peepers* et des carottes diminuent avec la biomasse de feuilles. Il apparaît donc que les divergences observées entre ces deux types de mesures sont liées en partie à l'activité de l'herbier. Des études plus approfondies pourraient permettre d'expliquer ces divergences et d'évaluer le réel impact de la présence des herbiers sur la dynamique saisonnière des sels nutritifs dans les eaux porales. D'autres méthodes de prélèvements d'eaux porales devraient être testées en multipliant le nombre de répliques.

Les mesures ponctuelles sur les carottes restent un instantané de la chimie des eaux interstitielles. Cependant, la diffusion moléculaire est un processus lent et cet instantané traduit une histoire biogéochimique longue en relation avec la composition de la fraction solide et les paramètres physiques et biologiques de l'environnement. Les eaux interstitielles extraites des carottes sont donc des témoins fiables des processus biogéochimiques. Les *peepers* partent d'un état initial (eau-milli-Q) très différent de l'état final (eaux interstitielles). Elles intègrent donc une période d'équilibration entre ces deux états différents. A cet équilibre recherché en 3 semaines de déploiement s'ajoute la non-stationnarité du milieu. Ceci induit le fait que l'interprétation des résultats issus des *peepers* met en jeu un nombre de variables plus important que les résultats issus des eaux porales des carottes. Notre étude montre ici que le contrôle de toutes ces variables n'est pas bien compris pour un sédiment intertidal, c'est pour cela que pour la suite, nous nous sommes focalisés sur les résultats issus des carottes.

III. B. Echanges benthiques d'oxygène en relation avec les distributions de macrofaune et de macrophytes dans un herbier à *Zostera noltii*: saisonnalité et variations avec la biomasse/densité

Résumé

L'objectif de cette étude était d'évaluer comment la présence d'herbier affecte les échanges benthiques d'oxygène d'un platier intertidal du Bassin d'Arcachon colonisé en partie par un herbier à *Zostera noltii*. Sur un cycle saisonnier complet (d'octobre 2010 à octobre 2011), les flux totaux et diffusifs d'oxygène ont été mesurés sur des sédiments nus et végétalisés respectivement par incubations *ex situ* de carottes et avec des microélectrodes. Les flux totaux de O₂ ont été mesurés à l'obscurité et à la lumière ainsi que les caractéristiques de la macrofaune et/ou de l'herbier (biomasse, abondance/densité et richesse spécifique de la faune). Les taux de respiration et de production associés aux distributions de la macrofaune et/ou des macrophytes ont été estimés dans l'herbier et dans les sédiments nus. L'hétérogénéité spatiale des flux totaux d'oxygène a été explorée dans les sédiments végétalisés par des mesures le long d'un gradient de couverture foliaire pendant les périodes de biomasses maximum d'herbier. Les résultats suggèrent que les flux diffusifs de O₂ n'étaient pas affectés par la présence d'herbier alors que les flux totaux présentaient de fortes différences entre les sédiments nus et ceux végétalisés et montraient de plus fortes variations saisonnières et spatiales. Des corrélations deux à deux et des régressions multiples des taux de respiration et de production ont montré que ces taux métaboliques étaient fortement contrôlés par la biomasse de feuille alors que l'influence de la macrofaune était faible dans l'herbier. Même dans les sédiments nus, l'effet de la macrofaune était non significatif et le microphytobenthos semblait être le facteur qui contraignait le mieux les variations du métabolisme benthique de ces sédiments. Les résultats suggèrent que la couverture foliaire et la température apparaissent comme les variables les plus pertinentes à utiliser pour évaluer précisément les taux métaboliques annuels des sédiments végétalisés du Bassin d'Arcachon. En considérant l'évolution de la couverture de l'herbier entre 2005 et 2007, nous avons estimé l'effet de la régression de l'herbier de la lagune en calculant des taux métaboliques des sédiments végétalisés et nus à l'échelle de l'écosystème. Nous avons montré que cette régression a mené à des baisses, respectivement, de 20% et 28% des taux moyen annuels de respiration et de production de toute la zone intertidal du Bassin d'Arcachon.

Keywords : flux benthic d'oxygène, herbier, *Zostera noltii*, macrofaune benthique, platier intertidal, Bassin d'Arcachon.

III. B. Benthic oxygen exchanges related to macrophytic and macrofaunal distributions in a *Zostera noltii* meadow: seasonal variations and biomass-density patterns

Cette partie fait l'objet d'une publication, en préparation pour une soumission à *Marine Ecology Progress Series*, dont les auteurs sont Delgard ML, Deflandre B, Bernard G., Richard M, C. Charbonnier, F. Cesbron, E. Metzger, A. Grémare et P. Anschutz

Abstract

The aim of this study was to evaluate how the presence of seagrass affects benthic oxygen exchanges in a tidal flat of the Arcachon Bay partially colonised by the seagrass *Zostera noltii*. Over a complete seasonal cycle (from October 2010 to October 2011), total and diffusive oxygen fluxes were measured in bare and vegetated sediments using *ex situ* cores incubations and microsensors respectively. Total O₂ fluxes were measured in dark and light along with macrofauna and/or seagrass characteristics (biomass, abundance/density and species richness for fauna). Respiration and production rates associated to macrofaunal and/or macrophytic distributions were estimated in seagrass beds and in bare sediments. Spatial heterogeneity of total O₂ fluxes was explored in vegetated sediments with measurements along a leaf cover gradient during periods of maximum seagrass biomass. Results suggest that diffusive O₂ fluxes were not affected by the presence of seagrass whereas total fluxes highly differed between bare and vegetated sediments. In the presence of seagrass, respiration and production rates were higher than those of bare sediments and exhibited stronger seasonal and spatial variations. Pairwise correlations and multiple regressions of respiration and production rates showed that the spatio-temporal variations of these metabolic rates were highly controlled by leaf biomass whereas the influence of macrofauna was weak in seagrass bed. Even in bare sediments, the effect of macrofauna was not significant and microphytobenthos might be the component that better constrained the variations of benthic metabolism in these sediments. Results suggest that leaf cover and temperature appeared to be the most relevant variables that may give an accurate annual budget of metabolic rates of colonised sediments in the Arcachon Bay. Based on the evolution of seagrass cover between 2005 and 2007, we estimated the effect of seagrass regression in the lagoon calculating annual metabolic rates of vegetated and bare sediments at the ecosystem scale. We showed that this regression led to 20 and 28 % decreases in mean annual rates of respiration and production of the total intertidal area of the Arcachon Bay, respectively.

Mots clés : benthic oxygen fluxes, seagrass, *Zostera noltii*, benthic macrofauna, tidal flat, Arcachon Bay

1. Introduction

Seagrass beds constitute a fundamental biological compartment of marine coastal ecosystems playing a noticeable ecological role in these environments (Orth et al. 2006, Waycott et al. 2009, Fourqurean et al. 2012, Duarte et al. 2010). Seagrass beds also play a fundamental role in the cycling of essential elements such as carbon, nitrogen or phosphorus, and are among the most productive ecosystems in the world (Duarte et al. 2004, Mateo et al. 2007, Fourqurean et al. 2012). Recently, Waycott et al (2009) reported the ongoing decline of seagrasses worldwide that is comparable to loss reported for mangrove or coral reefs. It has been showed that seagrasses have been disappearing at a rate of $110 \text{ km}^2 \text{ yr}^{-1}$ since 1980 with an acceleration since 1990. The two major causes of seagrass loss were (i) direct impacts from coastal development and dredging activities, and (ii) indirect impacts from declining water quality. This decline is expected to modify the metabolic status, as a carbon sinks of the coastal zones that sheltered these macrophytes (Fourqurean et al. 2012). In order to prevent the consequences of this decline on overall coastal ecosystem production, we must know precisely how seagrass affect the metabolism of these regions by comparing the influence of seagrass beds to bare sediments.

The presence of seagrass may affect benthic metabolism directly through its own activity or indirectly by modifying biotic and abiotic sediment characteristics. Seagrasses may enhance organic matter cycling by entrapment of seston (Ward et al. 1984; Wilkie et al. 2012) or by the decomposition of dissolved roots exudates or senescent plant material (Holmer et al. 2001; Fourqurean et al. 2012). They also provide habitat for a diversity of fauna (Hemminga and Duarte 2000, Frederiksen et al. 2010) and primary producers like benthic micro- and macroalgae or epiphytic algae (McRoy and McMillan 1977). Several studies suggested that epiphytes photosynthesis might be a significant component on production of seagrass beds (Mazzella and Alberte 1986, Hasegawa et al. 2007, Ouisse et al. 2010). However, only few studies investigated the influence of macrofauna on benthic metabolism of vegetated sediments (Thouzeau et al. 2007). These organisms may enhance O_2 uptake through their respiration and by creating burrows that represent secondary oxic surfaces within the sediment (Kristensen 1985, Rasmussen and Jørgensen 1992).

Benthic metabolism is often investigated by measurements of the dynamic of oxygen at the sediment-water interface. Benthic O_2 availability regulates many important biogeochemical processes and has crucial implications for the biology and ecology of benthic communities (Rasmussen and Jørgensen 1992). The dynamic of oxygen is thus a key measure when quantifying mineralization and primary production of marine sediments

(Glud 2008). Several studies have investigated benthic total oxygen exchange rates in seagrass beds by *ex situ* (e.g. Welsh et al. 2000, Hansen et al. 2000), in situ incubations (e.g. Viaroli et al., 1996, Plus et al. 2001, Santos et al. 2004, Thouzeau et al. 2007, Yarbro and Carlson 2008) or more recently with eddy correlation technique (Hume et al. 2011). In these previous works, benthic oxygen fluxes measurements were related to seagrass biomass but only one study also considered the biomass of macrofauna (Thouzeau et al. 2007). The measure of total oxygen fluxes is an integrative measure of diffusive, advective and fauna-or flora-mediated O₂ exchanges (Archer and Devol 1992, Glud et al. 1994). To our knowledge, diffusive oxygen fluxes have never been estimated in sediments colonised by seagrasses and their contribution to total fluxes is still unknown.

This work aims to study how the presence of seagrass influence benthic oxygen exchanges considering the two benthic community that should mostly affect oxygen fluxes: macrofauna and macrophytes. In the Arcachon Bay (France), we measured diffusive oxygen fluxes, oxygen uptake and production in bare and in sediments colonised by *Zostera noltii*. The seasonal variability of these oxygen exchanges was investigated in both types of sediments. In vegetated sediments, we studied how these fluxes varied along a gradient of increasing leaf coverage.

2. Materiels and methods

2. 1. Study area and sampling procedures

The Arcachon Bay is a mesotidal (tidal range = 0.8 - 4.6 m) lagoon of 174 km² located on the French Atlantic coast. It is connected to the Atlantic Ocean by a narrow channel (2-3 km wide). The intertidal area (117 km²) of the lagoon consists in mudflats partly occupied by beds of *Zostera noltii* and oyster parks. Adjacent to the mudflats, the subtidal sector (57 km²) is partly colonised by seagrass beds of *Zostera marina*. The study was conducted in an intertidal flat located in the middle part of the lagoon and widely colonised by a heterogeneous *Zostera noltii* bed. The spatial heterogeneity was noticeable at the end of the growth period (summer and autumn) when the seagrass bed consisted of patches of about 3 m² with different leaf cover or shoot density. Unvegetated (station N) and vegetated sediments were sampled over two days every 3 months from October 2010 to October 2011. In vegetated sediments, three vegetated patches with increasing leaf cover (stations Z1, Z2, Z3) were sampled in October 2010 and in July 2011 in order to constrain the spatial heterogeneity linked to leaf biomass/density in these colonised sediments. Only one patch of medium leaf cover visually chosen at each season (station Z2) was sampled

during the three others sampling periods. The average emersion time of the study site was about 3 h 45 min.

Six to eight sediment cores per station or per patch were collected manually at low tide and at noon using *Plexiglas* core tubes and transported to the laboratory within 1 h. The cores were transferred into a large tank containing *in situ* water and were stored for about 4 h before the experiments. All further measurements were conducted in a thermostated laboratory kept at *in situ* temperature.

2. 2. Total oxygen fluxes

Sediment incubations under light and dark conditions were performed on 5 or 6 replicate sediment cores sealed with a waterproof cap. During light incubations, natural light was supplied by fluorescent tubes (Arcadia FMW30). In cores, the irradiance at the surface sediment was around 170 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Overlying water was constantly stirred at about 30 rpm with a Teflon coated magnetic stirring bar. Water samples were collected at the beginning and at the end of the incubation from each core. Samples were analysed for dissolved oxygen by Winkler titration (Grasshoff et al. 1983). Incubation time was adjusted between 2 and 4 h according to season so that the oxygen concentration did not decrease by >20-30%. Total oxygen fluxes (F) were calculated according to:

$$F_{\text{dark/light}} = ((C_0 - C_T) \times V) / (A \times T)$$

where C_0 and C_T are oxygen concentrations at the beginning and at the end of the incubation, respectively, V is the volume of the water column, A the sediment surface area and T the incubation time.

Total respiration rate ($R = - F_{\text{dark}}$) measured in darkness was added to net apparent production rate ($\text{NPR} = F_{\text{light}}$) measured on the same core under light conditions to calculate the gross production rate ($\text{GPR} = \text{NPR} - R$).

2. 3. Diffusive oxygen fluxes

Oxygen microprofiles were measured using Clark type microelectrodes (Revsbech 1989). Given the fragility of these sensors, oxygen profiles could not have been performed in vegetated sediments with high leaf cover. For each sampling period except in October 2010, at least five steady-state oxygen profiles were randomly performed on one sediment core collected in bare sediment (station N) and on one core collected in vegetated sediment with low leaf cover. Microelectrodes were equipped with a guard cathode and an internal reference. They had a 50 μm tip diameter, less than 1% stirring sensitivity and a 90% response time of less than 5 s. The sensors were positioned using a motor-controlled

micromanipulator controlled with a PC computer. Linear calibration was achieved using the oxygen concentration of the overlying water measured by Winkler titration (Grasshoff et al. 1983) and zero oxygen in the anoxic part of the sediment. Oxygen profiles were processed using the PRO2FLUX software (Deflandre and Duchêne 2010). Diffusive oxygen uptake (DOU) were computed using a quadratic model: $DOU = -\varphi \times b \times D_s$

where φ is the porosity, b is the parameter of the quadratic polynomial function used to fit the curve of oxygen profiles ($C = a z^2 + b z + c$), and D_s is the O₂ diffusion coefficient within the sediment. D_s was estimated as $D_s = D_0 / (1 + 3(1 - \varphi))$ (Rasmussen and Jørgensen 1992) where D_0 is the molecular diffusion coefficient of O₂ (cm²s) in water at in situ temperature (Li and Gregory 1974). R/DOU ratios were calculated for each sampling period and for the two types of sediment by dividing mean oxygen diffusive fluxes by mean respiration rates (R, total oxygen fluxes measured in darkness). R/DOU ratios at station Z were calculated with the mean of respiration rates measured at all vegetated stations.

2. 4. Sediment characteristics

Porosity, particulate organic carbon (POC) and particulate organic nitrogen (PON) were measured on cores collected at stations N and Z2 (only one *Zostera noltii* patch of medium leaf cover was sampled here). We assume that sediment characteristics may vary seasonally but that differences between seagrass patches may be low because of homogenization by resuspension events at each rising and ebb tides. This is clearly supported by results obtained in a *Zostera marina* meadow where no relationships were observed between organic content and shoot density (e.g. Holmer et al. 1997). All sediment parameters were measured in the upper 0-1 cm layer. Porosity was determined on one replicate core from water content (as assessed by weight loss between wet and freeze-dried sample) and assuming a sediment bulk density of 2.65 g cm⁻³. Sediment POC and PON content were measured from triplicate cores. Samples were freeze-dried and analysed with an automatic CN analyser (Thermo Flash EA1112). POC measurements were performed after removal of carbonates with 0.3 M HCl during 24 h from 10 mg of powdered samples.

2. 5. Seagrass and Macrofauna characteristics

At the end of incubations, the sediment of each core was carefully washed through a 0.5 mm sieve and plant material and macrofauna were collected. Seagrass samples were divided into above/below-ground biomasses and the number of shoots per core was quantified. Dry weight (DW) of leaves (alive) and root-rhizome (dead and alive) were determined after drying to constant weight at 70°C. Macrofauna samples were fixed in 4%

buffered formaldehyde and stained with Rose Bengal. The organisms were identified at the species level and counted. Biomass was determined as ash-free dry weight (AFDW), after desiccation (48 h at 60°C) and calcination (4h at 450°C). Both biomass and abundance were extrapolated to on square meter surface. Macrofauna species identified were separated into epifauna and infauna groups given the portion of the habitat they mainly occupy according to Bouma et al. (2009); i.e. infauna organisms spend most of their lives within the sediment column whereas epifauna organisms were located at the top of sediments or living on structures above.

2. 6. Statistical analysis

Two distinct data sets were analysed:

(i) The first data set includes POC, PON, *Zostera noltii* and macrofauna parameters, DOU, R and GPR data. These data were measured during the entire seasonal monitoring within station N and Z2. The effects of *Season* (fixed, 5 levels) and *Station* (fixed, 2 levels) factors on all the above-mentioned parameters were assessed using univariate permutational ANOVAs (PERMANOVA; Anderson 2001, McArdle and Anderson 2001) without preliminary data transformation. Euclidean distance was used. Pairwise tests were performed in order to highlight differences among factors modalities.

(ii) The second data set includes *Zostera noltii* and macrofauna parameters, DOU, R and GPR data, which were measured in October 2010 and July 2011 among Seagrass density gradient. The effects of *Season* (fixed, 2 levels) and *Density* (fixed, 4 levels) factors were also tested given the same procedure.

All these analyses were performed using the PRIMER® v6 package with the PERMANOVA+ add-on software (Clarke and Warwick 2001, Anderson et al. 2008).

Relationships between total oxygen fluxes and biotic/abiotic parameters were firstly investigated using pairwise correlations (Relation between macrofaunal parameters and GPR were not tested). Stepwise regression was then used to produce an overall model that related variation of respiration and gross production rates to biotic (macrophytes and macrofauna) and abiotic variables available for each flux measurement (temperature and salinity). Two stepwise regressions were performed for each metabolic rate: one with data from bare sediments using abiotic and faunal variables; and another one with data from vegetated sediments using abiotic, faunal and macrophytic variables. Biotic or abiotic variables were included in the model if their addition contributed more than 1% to total variance explained. Regressions or multiple regressions were proposed here after checking the normality of residuals.

3. Results

3. 1. Environmental parameters

Abiotic parameters. The water temperature and salinity ranged from 6 to 21.5°C and from 29.3 to 34.6, respectively (Table 1). Maximum and minimum temperatures were recorded respectively in July and in February 2011 while spring and fall exhibited similar temperature (around 15°). Salinity was about 29.5 in winter and spring and increased to around 34 in July and October. Porosity measured at stations N and Z were comparable with values ranging from 0.67 to 0.83 (Table 1). PON and POC contents were similar in vegetated and unvegetated sediments and did not show significant seasonal changes (Table 1). Mean POC and PON content in the sediment were 2.2 % DW (± 0.53) and 0.22 % DW (± 0.05).

Table 1: Bottom-water temperature (°C) and salinity; sediment porosity, particulate organic carbon (POC) and nitrogen (PON) measured during each sampling period at bare (N) and vegetated (Z) stations. POC and PON are given as mean ($\pm$ standard deviation).

	oct-10		feb 11		apr 11		july 11		oct-11	
	N	Z	N	Z	N	Z	N	Z	N	Z
Temperature	14.5	14.5	8.5	6	16.5	16.5	21.5	21.5	14.5	14.5
Salinity	34.5	34.5	29.3	29.3	30	30	34.6	34.6	33.4	33.4
porosity			0,74	0,67	0,79	0,79	0,71	0,70	0,78	0,83
PON (%)			0,19 ($\pm 0,02$)	0,23 ($\pm 0,02$)	0,17 ($\pm 0,04$)	0,14 ($\pm 0,02$)	0,26 ($\pm 0,01$)	0,27 ($\pm 0,08$)	0,27 ($\pm 0,05$)	0,19 ($\pm 0,02$)
POC (%)			1,95 ($\pm 0,38$)	2,59 ($\pm 0,20$)	1,72 ($\pm 0,37$)	1,28 ($\pm 0,18$)	2,79 ($\pm 0,16$)	2,46 ($\pm 0,64$)	2,62 ($\pm 0,23$)	1,87 ($\pm 0,06$)

Seagrass bed morphology. The shoot density measured at station Z2 did not show significant seasonal variations (Table 2 and Table 3). It remained relatively constant between October 2010 and July 2011 (mean 12500 shoots m⁻²) then it decreased to reach 6050 shoots m⁻² in October 2011. In October 2010 and in July 2011, the shoot density gradient was between about 5100 shoots m⁻² at station Z1 and about 17500 shoots m⁻² at station Z3. The below-ground biomass (BG) was always highly developed compared to above-ground biomass (AG) so that mean AG/BG ratio did not exceed 0.9 at all stations (Table 2). At station Z2, the above-ground biomass exhibited stronger seasonal changes than root-rhizome biomass. The leaf biomass was minimum in winter (9.8 ± 2 g DW m⁻²) and highest values were recorded in summer and autumn (38.2 ± 2 g DW m⁻²). In October 2010 and in July 2011, both below- and above-ground biomasses increased significantly along the leaf cover gradient or at least between Z1 and Z3 (Table 2 and 3). Leaf biomasses were similar during these two sampling periods and reached 89 ± 21 g DW m⁻² at Z3.

Table 2: Eelgrass characteristics measured during each sampling period at vegetated stations: mean ($\pm$ standard deviation) shoot density, above- (AG) and below-ground (BG) biomass; above to below ground biomass (AG/BG) ratios.

		Shoot density (.m ⁻²)	AG biomass (g DW/m ⁻²)	BG biomass (g DW/m ⁻²)	AG/BG ratio
oct 10	Z1	5101 $\pm$ 2476 a	11,3 $\pm$ 3,6 a	54,6 $\pm$ 15,9 a	0,2 $\pm$ 0,1 a
	Z2	10339 $\pm$ 987 b	36,2 $\pm$ 7,8 b	123,1 $\pm$ 10,1 b	0,3 $\pm$ 0,1 a
	Z3	17032 $\pm$ 2985 c	89,0 $\pm$ 21,1 c	142,8 $\pm$ 31,4 c	0,6 $\pm$ 0,1 b
feb 11	Z2	12560 $\pm$ 2644	9,8 $\pm$ 1,9	95,7 $\pm$ 18,9	0,1 $\pm$ 0,0
apr 11	Z2	14362 $\pm$ 3903	22,1 $\pm$ 6,3	72,3 $\pm$ 18,6	0,3 $\pm$ 0,1
jul 11	Z1	5130 $\pm$ 898 a	15,8 $\pm$ 5,4 a	19,9 $\pm$ 5,0 a	0,8 $\pm$ 0,1 a
	Z2	12536 $\pm$ 2229 b	40,3 $\pm$ 4,9 b	47,6 $\pm$ 8,0 b	0,9 $\pm$ 0,1 b
	Z3	18214 $\pm$ 2351 c	63,2 $\pm$ 7,4 c	79,3 $\pm$ 7,2 c	0,8 $\pm$ 0,1 c
oct 11	Z2	6052 $\pm$ 1318	38,1 $\pm$ 7,3	54,5 $\pm$ 18,4	0,7 $\pm$ 0,2

In October 2010 and July 2011, stations (N, Z1, Z2 and Z3) not connected by the same letter are significantly different; bold characters indicate a significant difference between date (n) and date (n-1) within the same station (ie. N or Z).

Table 3. Significance of PERMANOVA for the parameters of macrophytes (shoot density, above- (AG) and below-ground (BG) biomass; above to below ground biomass (AG/BG) ratios) and macrofauna (abundance, biomass and species richness of epifauna (EpiF.) and infauna (InF.)) and for the metabolic rates (Respiration rates (R) and gross production rates (GPR)): - $P > 0,05$, * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$.

		Season	Station	Season x Station
Z2 Oct-10 to Oct-11 (5 seasons)	shoot density	-		
	AG biomass	***		
	BG biomass	***		
	AG/BG ratio	***		
Z1 / Z2 / Z3 Oct-10 and Jul-11	shoot density	-	***	-
	AG biomass	-	***	**
	BG biomass	***	***	*
	AG/BG ratio	***	***	***
N / Z2 Oct-10 to Oct-11 (5 seasons)	EpiF. Abundance	**	***	***
	EpiF. Biomass	-	***	-
	EpiF. Species richness	-	***	-
	InF. Abundance	-	***	*
	InF. Biomass	***	***	***
	InF. Species richness	**	*	*
	R	***	***	***
	GPR	***	***	***
N / Z1 / Z2 / Z3 Oct-10 and Jul-11	EpiF. Abundance	-	***	***
	EpiF. Biomass	-	***	-
	EpiF. Species richness	-	***	-
	InF. Abundance	-	-	-
	InF. Biomass	***	**	***
	InF. Species richness	-	-	-
	R	***	***	*
	GPR	*	***	***

Macrofauna. The characteristics of epi- and infauna measured during this study are reported in Table 4. Intra-station variability of each season was higher for these parameters than for those of macrophytes. The epifauna of both vegetated and unvegetated sediments were highly dominated by *Hydrobia ulvae* in terms of biomass and abundance. At station N, mean epifauna species richness did not exceed 1 at station N (mean $0.89 \pm 0.75 \text{ m}^{-2}$). In October 2010 and 2011, values of this parameter were comparable in vegetated and unvegetated stations. But from February to July 2011, the number of epifauna species found in vegetated stations was higher with mean values ranging from 2.0 to 4.8 m^{-2} . The epifauna species richness increased significantly from stations Z1 to Z3 in July 2011 and in October 2010. The biomass and abundance of epifauna were also globally higher in vegetated sediments than in bare sediments. At all stations, epifauna biomass did not vary with season with mean biomasses reaching 9.41 ± 7.26 and $0.13 \pm 0.17 \text{ g ash free DW m}^{-2}$ in vegetated and unvegetated sediments respectively (Table 3 and 4). The epifauna abundance recorded at station N showed only weak seasonal variations with highest values recorded in autumn 2010 and 2011 ($464 \pm 244 \text{ ind m}^{-2}$). At station Z2, this parameter did not vary significantly from October 2010 to summer 2011 ($6218 \pm 2709 \text{ ind m}^{-2}$) then it strongly decreased in October 2011 ($870 \pm 367 \text{ ind m}^{-2}$). In October 2010 and in July 2011, epifauna biomass increased significantly along the leaf cover gradient. This was also the case in October 2010 for the abundance of this biota. But in July 2010, values recorded at station Z1 was comparable to those of station Z3 and significantly higher than those of station Z2.

The infauna of the study site exhibited higher species richness than epifauna. The number of species found in vegetated and unvegetated sediments differed significantly only in autumn 2011 with higher values at station N ($7.0 \pm 1.3 \text{ m}^{-2}$) than at station Z2 ($3.3 \pm 1.5 \text{ m}^{-2}$). At station N, species richness showed some significant seasonal variations whereas no changes were recorded in vegetated stations (mean $4.0 \pm 1.3 \text{ m}^{-2}$). The infauna of both vegetated and unvegetated sediments were highly dominated by *Melinna Palmata* in terms of biomass and abundance. At station N, abundance and biomass of infauna did not exhibit significant seasonal variations and mean values reached respectively $3151 \pm 1455 \text{ ind m}^{-2}$ and $4.60 \pm 2.35 \text{ g AFDW m}^{-2}$. Except in October 2010 and 2011, these parameters showed highest values at station Z2 than at station N. At station Z2, the abundance of infauna was low in October 2010 ($906 \pm 381 \text{ ind m}^{-2}$) then increased and did not vary significantly from February to October 2011 ($7782 \pm 2587 \text{ ind m}^{-2}$).

Table 4. Mean ($\pm$ standard deviation) abundance, biomass and species richness of epi- and infauna measured in bare sediments (N) and in vegetated sediments (Z1, Z2 and Z3).

		Epifauna						Endofauna					
		biom.		abund.		species n.		biom.		abund.		species n.	
		(g AFDW .m ⁻²)		(.m ⁻²)		(.m ⁻²)		(g AFDW .m ⁻²)		(.m ⁻²)		(.m ⁻²)	
oct 10	N	0,3 $\pm$ 0,3	c	362 $\pm$ 187	b	1,5 $\pm$ 1,0	b	4,2 $\pm$ 2,4	a	2645 $\pm$ 1402	b	3,5 $\pm$ 1,0	a
	Z1	7,9 $\pm$ 5,7	bc	2203 1791	b	1,6 $\pm$ 0,5	b	14,8 $\pm$ 11,4	a	6580 $\pm$ 1723	a	4,0 $\pm$ 1,4	a
	Z2	10,8 $\pm$ 6,0	* ab	7283 $\pm$ 3426	* a	3,0 $\pm$ 1,8	ab	6,6 $\pm$ 6,4	a	906 $\pm$ 381	* c	3,0 $\pm$ 1,2	a
	Z3	20,4 $\pm$ 10,1	a	11536 $\pm$ 3965	a	4,2 $\pm$ 1,6	a	8,0 $\pm$ 9,0	a	2000 $\pm$ 1082	bc	3,4 $\pm$ 0,9	a
feb 11	N	0,2 $\pm$ 0,1		145 $\pm$ 130		0,7 $\pm$ 0,5		3,8 $\pm$ 1,8		2681 $\pm$ 1249		5,5 $\pm$ 1,9	
	Z2	7,7 $\pm$ 2,6	*	6667 $\pm$ 1746	*	2,3 $\pm$ 1,4	*	25,1 $\pm$ 18,8	*	8551 $\pm$ 2626	*	5,0 $\pm$ 1,4	
apr 11	N	0,1 $\pm$ 0,1		48 $\pm$ 75		0,3 $\pm$ 0,5		4,6 $\pm$ 2,3		3285 $\pm$ 2069		5,8 $\pm$ 2,7	
	Z2	4,0 $\pm$ 2,5	*	4758 $\pm$ 3120	*	2,0 $\pm$ 1,7	*	20,8 $\pm$ 16,5	*	8961 $\pm$ 3357	*	4,7 $\pm$ 1,4	
jul 11	N	0,1 $\pm$ 0,1	c	174 $\pm$ 189	c	0,6 $\pm$ 0,5	c	3,6 $\pm$ 1,4	a	2870 $\pm$ 1072	b	3,0 $\pm$ 1,4	a
	Z1	4,5 $\pm$ 2,3	b	12203 $\pm$ 4660	b	2,0 $\pm$ 0,7	b	6,1 $\pm$ 4,8	a	3333 845	b	3,4 $\pm$ 1,1	a
	Z2	10,5 $\pm$ 4,7	* a	6580 $\pm$ 2666	* ab	3,8 $\pm$ 1,3	* a	8,8 $\pm$ 4,5	* a	7217 $\pm$ 1443	* a	4,2 $\pm$ 0,8	a
	Z3	15,9 $\pm$ 5,9	a	7739 $\pm$ 2800	a	4,8 $\pm$ 1,5	a	8,2 $\pm$ 5,3	a	7478 $\pm$ 1777	a	4,4 $\pm$ 1,5	a
oct 11	N	0,1 $\pm$ 0,1		531 $\pm$ 270		1,5 $\pm$ 0,5		6,5 $\pm$ 3,0		4058 $\pm$ 1230		7,0 $\pm$ 1,3	
	Z2	5,4 $\pm$ 6,6	*	870 $\pm$ 367		2,8 $\pm$ 1,3		8,4 2,8		6304 $\pm$ 2076		3,3 $\pm$ 1,5	*

In October 2010 and July 2011, stations (N, Z1, Z2 and Z3) not connected by the same letter are significantly different;

bold characters indicate a significant difference between date (n) and date (n-1) within the same station (ie. N or Z);

* indicate a significant difference between N and Z within the same date.

In July 2011, this abundance increased between station Z1 and Z3 but highest value were recorded at station Z1 in October 2010. The biomass of infauna varied only weakly with seasons and showed highest values in winter and spring 2011 (22.95 ± 17.06 g AFDW m⁻²). No significant changes occurred in biomass of this biota between station Z1 and Z3 both in July 2011 and October 2010.

3. 2. Benthic metabolism

Oxygen Penetration Depth and Diffusive Oxygen Uptake. Oxygen penetration depths (OPD) were similar in vegetated and unvegetated sediments. Values ranged from 1.6 ± 0.1 to 3.3 ± 0.3 mm with highest OPD recorded in February. Diffusive oxygen uptake (DOU) varied significantly with sampling periods and stations ($p < 0.001$) (Table 5). Except in October, DOU measured at station N were significantly different of those measured at station Z for each season but no general trend was observed. Maximum DOU was recorded in April at station N (0.932 ± 0.148 mmol m⁻² h⁻¹) and in July at station Z (0.836 ± 0.070 mmol m⁻² h⁻¹).

Table 5: Mean ($\pm$ standard deviation) oxygen penetration depth and diffusive oxygen fluxes (DOU); Total oxygen uptake (R) to diffusive oxygen fluxes (DOU) ratios measured during each sampling period except October 2010 at bare (N) and vegetated (Z) stations.

	feb 11		apr 11		july 11		oct-11	
	N	Z	N	Z	N	Z	N	Z
OPD (mm)	2.6 (± 0.2)	3.3 (± 0.3)	1.6 (± 0.1)	2.1 (± 0.2)	1.8 (± 0.2)	2.1 (± 0.1)	1.8 (± 0.3)	2.0 (± 0.1)
DOU (mmol O ₂ m ⁻² h ⁻¹)	14.0 (± 1.2)	8.9 (± 4.3)*	22.4 (± 3.6)	14.4 (± 3.7)*	13.4 (± 3.6)	20.0 (± 1.7)*	15.4 (± 2.1)	13.8 (± 2.0)
R/DOU	2.1	2.3	1.3	5.8	3.1	6.3	1.9	6.1

Bold characters indicate a significant difference between date (n) and date (n-1) within the same station (ie. N or Z);

* indicate a significant difference between N and Z within the same date.

Respiration rates. Dark oxygen consumption rates (R) showed significant variations both with stations and with seasons (Fig. 1 and Table 3). At station N, respirations rates (R) showed only weak seasonal variations. A maximum was recorded in summer (1.74 ± 0.15 mmol m⁻² h⁻¹ in July 2011) and R from all others seasons were comparable (1.22 ± 0.17 mmol m⁻² h⁻¹). During each sampling period, except in February, R measured in vegetated sediments (stations Z2 but also Z1 and Z3) were higher than those measured in bare sediments. Strong seasonal changes occurred at station Z2 with significant variations from one season to another. The highest mean value was recorded in summer (5.83 ± 0.84 mmol m⁻² h⁻¹ in July 2011) and the lowest mean value in winter (0.84 ± 0.12 mmol m⁻² h⁻¹ in

February 2011). The values recorded during the three others sampling periods were similar (mean of October 2010 and 2011 and May 2011: $3.37 \pm 0.66 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). In October 2010, respirations rates significantly increased with leaf cover from $1.83 \pm 0.30 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ at Z1 to $5.89 \pm 1.68 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ at Z3. The same trend was observed in July 2011 when R increased from $3.18 \pm 0.52 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ at Z1 to $7.19 \pm 0.17 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ at Z3.

R/DOU ratios (i.e. total oxygen uptake measured in dark / diffusive oxygen uptake) calculated for bare sediments did not show seasonal variations (mean 2.1). Except in February, mean R/DOU ratios were higher in vegetated than in unvegetated sediments with values of about 6.

Gross Production rates. Gross production rates (GPR) exhibited almost the same trend as respiration rates with significant variations with both stations and seasons (Fig. 2 and Table 3). At station N and Z2, GPR varied significantly from one season to another. In bare sediments, maximum and minimum values were recorded in winter 2011 and autumn 2010 respectively, with $2.49 \pm 0.87 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ in February 2011 and $-0.01 \pm 0.15 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ in October 2010. As observed for R, gross production rates measured in vegetated sediments were higher than those of bare sediments during each sampling period except in February 2011. GPR at station Z2 reached a minimum value of $0.47 \pm 0.27 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ in winter while highest values were recorded in October 2010 and July 2011 ($3.94 \pm 1.48 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). In October 2010 and July 2011, gross production rates significantly increased with leaf cover with rates reaching a maximum of $6.49 \pm 1.04 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ at Z3 in July 2011.

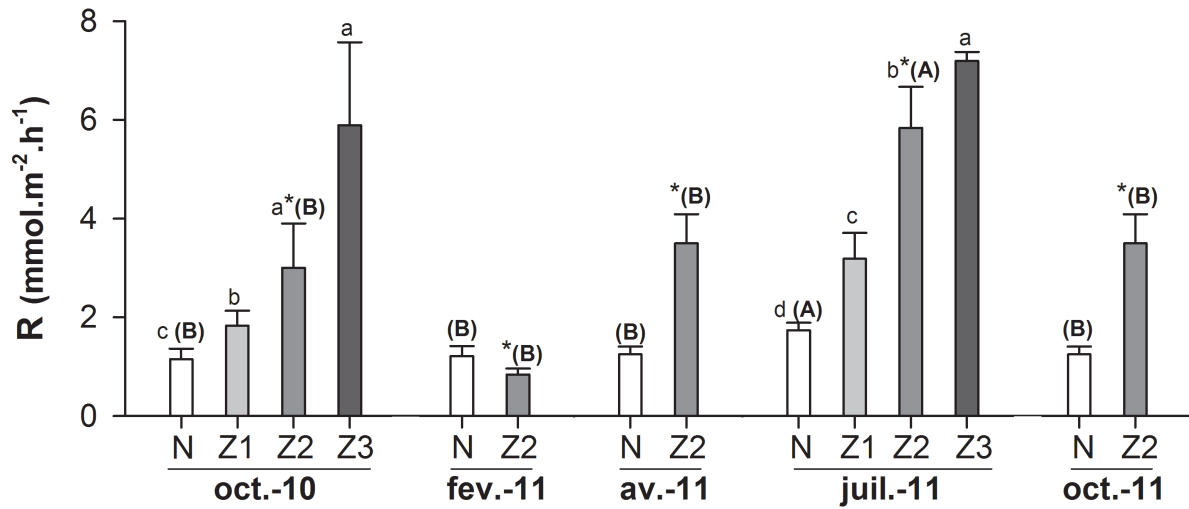


Figure 1: Mean ($\pm$ standard deviation, 4 to 6 replicates) respiration rates (oxygen uptake measured in darkness) measured in bare (N) and in vegetated stations (Z1, Z2, Z3). For October 2010 and July 2011, stations (N, Z1, Z2 and Z3) not connected by the same lower letter are significantly different; For stations N and Z2, months not connected by the same capital letter in parenthesis are significantly different; * indicate a significant difference between N and Z within the same date.

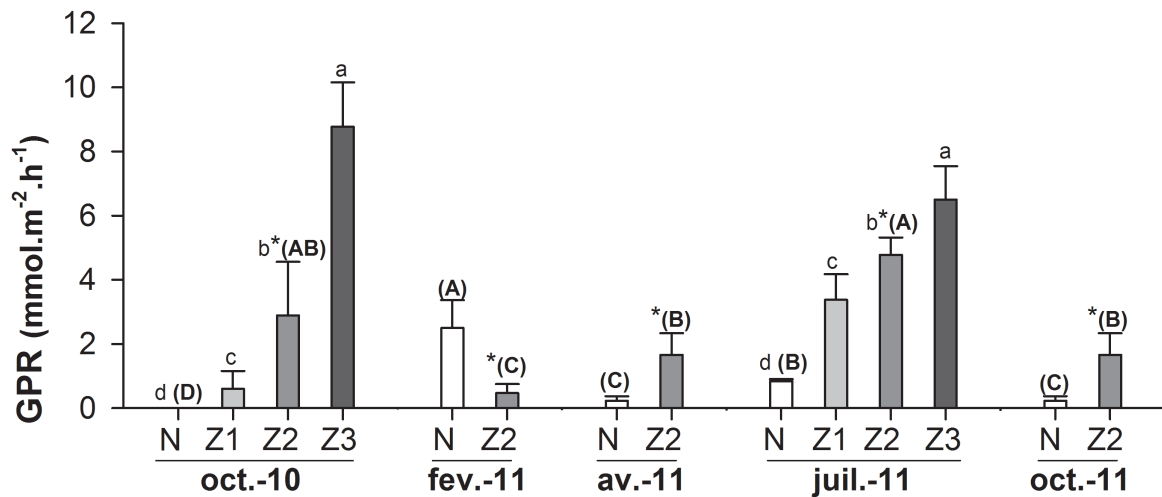


Figure 2: Mean ($\pm$ standard deviation, 4 to 6 replicates) gross production rates (addition of net oxygen production measured in light and oxygen uptake measured in darkness) measured in bare (N) and in vegetated stations (Z1, Z2, Z3). For October 2010 and July 2011, stations (N, Z1, Z2 and Z3) not connected by the same lower letter are significantly different; For stations N and Z2, months not connected by the same capital letter in parenthesis are significantly different; * indicate a significant difference between N and Z within the same date.

Relationships with environmental parameters. Pairwise correlation coefficient relating benthic oxygen fluxes to temperature and biotic variables are listed for different station or group of stations in Table 6. Respirations and gross production rates were closely related to temperature and salinity in both vegetated and unvegetated sediments. At station N (n=27), R was not correlated with any of macrofaunal factors. This was also the case at station Z2 where R was correlated with seagrass biomasses. However, in October 2010 and July 2011, R spatial variations measured along the leaf cover gradient were closely related to variations of both *Z. noltii* and macrofaunal parameters. Considering all data of vegetated stations (n=46), strong significant relationship was found between R and leaf biomass ($r= 0.79$, $p<0.001$) and between R and epifauna parameter ($r= 0.45$, $p<0.01$; $r=0.56$, $p<0.001$ for relation between R and epifauna biomass; between R and species richness respectively). GPR measured in vegetated stations were highly correlated to seagrass parameters, and particularly to leaf biomass ($r=0.86$, $p<0.001$ considering all data of vegetated stations).

Results of the stepwise regression analysis relating R and GRP to temperature, salinity and biotic factors indicated consistent responses at vegetated stations but no multiple regression were found in bare stations. At station N, temperature was added as the first step and explained only a low part of the variations of gross production and respiration rates (26 % and 35 % of variations of GPR and R respectively). The parameters of macrofauna did not improve significantly the regression of both metabolic rates. In vegetated sediments, leaf biomass was added as the first step in the stepwise regressions of both R and GPR and explained respectively 63.8 and 73.8 % of the variations of each metabolic rate. The additional significant factors in the regression of R were temperature and abundance of infauna, increasing the multiple r^2 to 0.93 (Fig. 3a). In the regression of GPR, the addition of temperature significantly improved the model that explained finally 81 % of the observed variations (Fig. 3b).

4. Discussion

The oxygen flux measurements were performed on a temperate tidal flat widely colonised by a *Z. noltii* meadow that showed strong temporal and spatial morphological variations. This kind of seagrass bed is known to show a net growth during spring and summer with a massive loss in autumn and winter (Auby and Labourg 1996, Veermat and Verhagen 1996, Deborde et al 2008a). During this study, leaf biomass exhibited such classical seasonal variations with a maximum in summer and a minimum in winter but this was not the case

Table 6: Pairwise correlations coefficients relating respiration (R) and gross production (GPR) rates to abiotic (temperature and salinity), macrophytic (shoot density, above- and below-ground biomass) and macrofaunal parameters (biomass, abundance and species richness of epi- and infauna).

R	Temp.	Salinity	<i>Zostera noltii</i>			epifauna			endofauna		
			AG biom	BG biom	shoot d.	biom.	abund.	species n.	biom.	abund.	species n.
N	0,61***	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Z2	0,93***	—	0,75***	-0,51**	—	—	—	—	—	—	—
Z1/Z2/Z3 oct 10	x	—	0,98***	0,87***	0,90***	0,69**	0,83***	0,64*	—	-0,57*	—
Z1/Z2/Z3 jul 11	x	—	0,83***	0,83***	0,80***	0,56*	-0,53*	0,70**	—	0,78***	—
Z stations	0,68***	0,51***	0,79***	—	0,48***	0,45**	—	0,56***	—	—	—
GPR	Temp.	Salinity									
			AG biom	BG biom	shoot d.						
N	-0,54**	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Z2	0,78***	—	0,67***	—	—	—	—	—	—	—	—
Z1/Z2/Z3 oct 10	—	—	0,97***	—	—	—	—	—	—	—	—
Z1/Z2/Z3 jul 11	—	—	0,71**	—	—	—	—	—	—	—	—
Z stations	0,50***	0,53***	0,86***	0,35*	0,53***	—	—	—	—	—	—

Only correlation coefficient having P values <0.05 are shown, '—' means $P>0.05$, * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$.

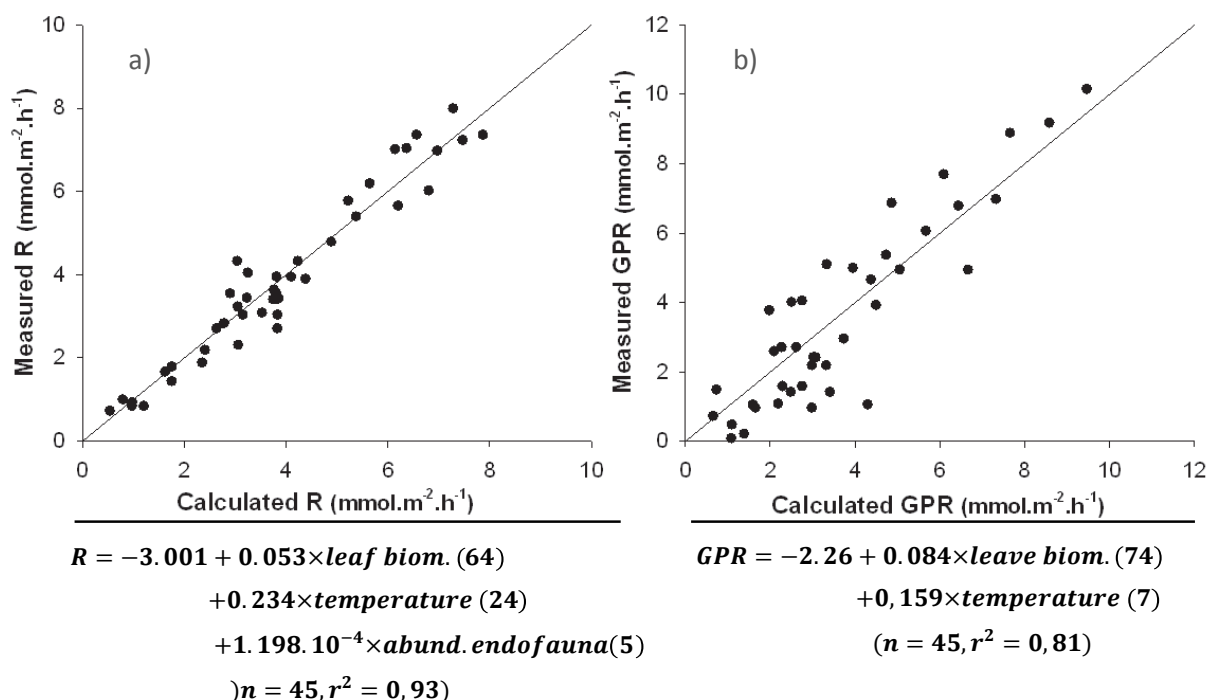


Figure 3: **a)** R calculated with multiple regression equation against respirations rates measured at all vegetated stations. **b)** GPR calculated with multiple regression equation against gross production rates measured at all vegetated stations. Environmental variables were only included in the equation if they explained $>1\%$ of total variance. Percentage variance explained when each variable is added to the regression is shown in parenthesis after variable name.

for shoot density and root-rhizome biomass (Table 2). As observed in a Danish seagrass bed (Holmer et al. 1997), shoot density and both shoot and root-rhizome biomasses showed significant spatial variations. The ratios of above- to below-ground biomasses were below 1 as already described in the Arcachon Bay by Auby and Labourg (1996) and Delgard et al (submitted). Shoot densities were in the same range of those found in this previous study whereas leaf and root-rhizome biomasses were overall lower. These lower biomasses were likely the consequence of the seagrass decline observed in the lagoon between 1989 and 2007 with an acceleration since 2005 as recently indicated by Plus et al (2010).

Seagrass is known to highly influence the macrofaunal assemblages of the colonised flat by providing for instance suitable protection against predators and abundant food resources (Casagrande et al. 2005, Bostrom et al. 2006). The abundance and biomass of macrofauna (epi- and infauna) were thus globally higher in vegetated than in bare sediments, as often reported (Orth 1992, Bostrom and Bonsdorff 1997, Frederiksen et al. 2010, Tu Do et al. 2011). In sediments colonised by *Zostera noltii*, the seasonal variations of macrofauna characteristics were weak as previously showed by Bachelet et al. (2000) but significant spatial changes were observed along leaf cover gradients (Table 3 and 4). The spatial pattern of epifauna biomass and abundance recorded in this study was highly governed by seagrass cover, and thus by leaf biomass. This trend has been already observed and is mostly linked to the affinity of *Hydrobia ulvae*, the most abundant epibenthic specie, for *Zostera* leaves (Tu Do et al. 2011, Grilo et al. 2012). It has been showed that at low intertidal level (our study case), these macrophytes may protect macrofauna against desiccation and enable sediment oxygenation (Osenga and Coull 1983, Cottet et al. 2007) but the role of seagrass on infauna is still more controversial than for epifauna. In our study, seagrass cover affected weakly the spatial distribution of infauna since significant variations along leaf cover gradient were observed only for abundances measured in July 2011 and no significant changes occurred in biomass (Table 3).

In coastal lagoon, both fauna and macrophyte play an important role in mineralization of organic matter and in benthic oxygen exchanges. Sediment oxygen exchanges result of diffusive, advective exchanges and fauna- or plant- mediated O₂ consumption or production (Glud et al. 1994, Grenz et al. 2003, Thouzeau et al. 2007). In this study, we present the first calculations of diffusive oxygen fluxes calculated from oxygen microprofiles performed in a seagrass bed. The calculated diffusive oxygen uptake (0.370 – 0.932 mmol m⁻² h⁻¹, Table 5) were close to ranges previously reported for shallow coastal regions: the Thau Lagoon (Dedieu et al. 2007), the Berre Lagoon (Rigaud et al., in press) and Golf de Fos (Rabouille et al. 2003), the Brest Bay (Khalil et al. submitted), the Aarhus Bay, Denmark

(Glud et al. 2003). In our study, oxygen penetration depth did not exceed 3.3 mm. Seagrass may influence the benthic oxygen dynamics by increasing organic matter input with trapped seston (Ward et al. 1984, Wilkie et al. 2012) or epiphytes and benthic microalgae associated to seagrass (McRoy and McMillan 1977). Diffusive oxygen uptakes were similar in vegetated and bare sediments suggesting that the influence of *Zostera noltii* on oxygen dynamic at the SWI was negligible in the studied tidal flat. Given the hydrodynamism of the studied tidal flat (Ganthy et al. 2013), the input of organic matter should be homogenised at each ebb and flood tide because of deposition and resuspension of particles, minimising the influence of the presence of seagrass. However, since microprofiles were performed only in sediments with low leaf cover, a significant effect of *Zostera noltii* on DOU might be observed in patches heavily colonised but such measurements remain very difficult to do with microsensors.

The difference between total O₂ uptake measured in dark (respiration rates, R) and diffusive O₂ uptake enables to quantify the fauna-or plant- mediated O₂ uptake (Glud et al. 2003; Wenzhöfer and Glud 2004, Meysman et al. 2010). The measured respiration rates fall in the range of those previously found in other *Zostera noltii* beds of the Arcachon Bay (Welsh et al. 2000, Viaroli et al. 1996, Deborde 2007) and in the Thau lagoon (Thouzeau et al. 2007, Plus et al. 2001). In bare sediments, TOU was two times larger than DOU indicating that ca. half of O₂ uptake was due to fauna or microphytobenthos activities (Table 5). The significant variations of R observed in station N might likely be explained by variations in biotic variables given the influence of these benthic communities on sedimentary oxygen exchanges. As both in- and epifaunal characteristics showed almost no seasonal variations (Table 4), these parameters could be expected to explain only the spatial heterogeneity within each season (i.e., variability between samples collected during the same season). However, pairwise correlation and stepwise regression of R indicated that variations between all the samples were not related to macrofaunal parameters. The maximum measured in summer and the variability observed within each season was partially linked to temperature, which was expected to positively control the benthic metabolism like other biochemical reactions. Results show that other biotic or abiotic parameters may be considered in order to better explain spatio-temporal variability of respirations rates at this station.

In vegetated sediments, R and R/DOU ratios were globally higher than in bare sediments, reaching the highest ratios reached 6 in October 2011 at station Z2 (6; Table 5). Diffusive oxygen uptakes were weak compare to sedimentary oxygen demand by activity of seagrass and associated organisms (fauna, epiphytes or micro-algae). Significant pairwise

correlations found between R and both macrophytic and macrofaunal characteristics confirmed the influence of these biotic variables on benthic oxygen uptake (Table 6). Among *Z. noltii* parameters, it appeared that leaf biomass was the one that better explain the strong spatial and temporal variations of respiration rates measured in the studied bed. This likely resulted in the strong seasonal and spatial variability of leaf biomass associated to the fact that dark respiration rates of leaf (in mol O₂ g⁻¹ DW h⁻¹) must be higher than those of rhizome and roots as previously demonstrated for *Zostera marina* and *Nanozostera noltii* (Plus et al. 2005). The influences of both epi- and infauna on variations of respirations rates were weak compare to leaf biomass (Table 6). Even if abundance of infauna significantly improves the multiple regression of R, it only explains 5 % of variations of this metabolic rate (Fig. 3a). As previously done by Braeckman et al. (2010), a macrofaunal respiration rate can be calculated from the Mahaut et al. (1995) formula for shallow water macrobenthos (for temperatures ranging from 15 to 20 °C). The respiration rate calculated in this way for *Melinna palmata*, which is the most abundant specie of epifauna of these sediments, was about 50 µmol O₂ g⁻¹AFDW h⁻¹ falling in the same range as leaf *Zostera* dark respiration rates calculated using an AFDW/DW biomass ratio of 0.8 (Auby and Labourg 1996, Sand-Jensen 1975). However, using this same AFDW/DW biomass ratio, the biomasses of leaves were found to be globally higher than epi- or infauna (leaves to epifauna or to infauna biomass ratios were respectively 9 ± 22 and 6 ± 13). In addition, macrofaunal parameters showed only weak seasonal variations compare to those of leaf biomass. The influence of macrofauna on variations of respiration rates was thus weak compared to *Zostera noltii*. Indeed, leaf biomass explained more than 60 % of the variations of this metabolic rate in vegetated sediments. Temperature significantly also improved the model of R confirming the importance of this factor in organic matter mineralization processes as already indicated in bare sediments (Fig. 3b).

Gross primary production measured in this study appeared to be slightly low compare to those previously measured in others *Zoster noltii* beds (Welsh et al. 2000, Viaroli et al. 1996, Thouzeau et al. 2007, Plus et al. 2001). These previous measurements were performed *in situ* or *ex situ* but always under natural lights that may have been more intense than the constant artificial light used for this study. The intensity of this artificial light was in the range of those previously measured in a tidal flat of the Arcachon Bay under a water cover of 50 cm (Isaksen and Finster 1996). In bare sediments, the maximum GPR recorded in winter was related to a microphytobenthos bloom that formed a visible brown microfilm at the surface sediment (Fig. 2). The gross primary production of these unvegetated sediments must be mainly controlled by photosynthetic activity of microphytobenthos and temperature only explained a minor part of the variation of this

metabolic rate. In vegetated sediments, seasonal and spatial variations of GPR measured under constant light were strongly related to leaf biomass. This work clearly indicated that *Zostera noltii* was the main primary producer in vegetated sediments, the leaf biomass associated to temperature explaining up to 80 % of the TOU variations (Fig. 3b). No epiphyte was visually observed on leaves during the sampling periods but it has been shown in other *Z. noltii* beds that this component can significantly contribute to the community production (Ouisse et al. 2010).

In conclusion, diffusive oxygen uptakes were similar in vegetated and unvegetated sediments and were low compared to total oxygen uptakes. In the studied tidal flat, benthic metabolism of vegetated sediments showed higher seasonal and spatial variations compared to bare sediments. In sediment colonised by *Z. noltii*, this spatio-temporal heterogeneity was highly controlled by leaf biomass whereas the influence of macrofauna was weak. Results indicates that leaf cover and temperature appeared to be relevant variables that might give an accurate annual budget of metabolic rates of colonised sediments at the scale of the Arcachon Bay. In late summer 2007, the surface area covered by *Zostera noltii* in the lagoon was evaluated by Plus et al. (2010), taking into account different coverage classes: < 25 %, 25-75 % and >75 %. Assuming that the metabolic rates measured at station Z1, Z2 and Z3 are respectively representative of these three cover classes, our data set enables to make a first rough annual budget of sedimentary oxygen exchanges in the intertidal area of the Arcachon Bay (117 km², i.e. 67 % of the total lagoon surface). These calculations could also give the first estimation of consequences of the seagrass regression observed recently in the lagoon on oxygen sedimentary exchanges. In the Arcachon Bay, seagrass covers decreased from 52 to 39 % of the intertidal area between 2005 and 2007 (Plus et al. 2010). We estimated that mean annual respiration rates (averaged from all seasons) calculated for the surface colonized by seagrass beds decreased from 235±44 kmol O₂ h⁻¹ in 2005 to 154±24 kmol O₂ h⁻¹ in 2007. Mean annual production rates (averaged from all seasons) decreased from 217±46 kmol O₂ h⁻¹ in 2005 to 130±27 kmol O₂ h⁻¹ in 2007. Considering the mean annual rates calculated for bare sediments, our results suggest that the seagrass regression observed between 2005 and 2007 led to 20 and 28 % decreases in mean annual rates of respiration and production of the total intertidal area of the Arcachon Bay, respectively. These calculations based on our ex-situ measurements at constant artificial light suggest that the effect of *Z. noltii* beds regression on benthic oxygen exchange may have been significant. The light intercepted by the seagrass canopy has been showed to highly influence the production rates of *Z. noltii* beds

(Plus et al. 2001) and microphytobenthos (Guarini et al. 1997). Further studies would be necessary in the Arcachon Bay in order to compare the influence of light to others key factors as temperature and leaf biomass. Both metabolic rates should also vary with tidal conditions because of desiccation and higher light intensity at low tide. Several studies investigated tidal variations of *Z. noltii* productivity and respiration processes but conclusions are still diverged (Silva et al. 2005, Ouisse et al. 2011, Clavier et al. 2011, Polsenaere et al. 2012).

Acknowledgement

The authors would like to thank the captain, Francis Prince and the crew of the R/V Planula IV for the logistic organization of the field campaigns. The authors greatly appreciate technical assistance from Dominique Poirier, Sabrina Bichon, Emeric Kochoni and Jonathan Avaro during field campaigns and lab works. MLD and GB acknowledge the French Ministers of Education and Research for their PhD and fellowships. This work is a contribution to the IZOFLUX project from the French National Research Agency (“ANR Blanche”). This study was also supported by the University of Bordeaux, the Region Aquitaine, the FEDER and the Project BIOMIN funded by the INSU programs (LEFE-CYBER & EC2CO-PNEC).

Chapitre IV. Evolution interannuelle

Changes in nutrient biogeochemistry in response to the regression of *Zostera noltii* meadows in the Arcachon Bay (France)

Evolution de la biogéochimie des nutriments en réponse à la régression des herbiers à *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon (France)

Résumé

Un sévère déclin des herbiers à *Zostera noltii* a été rapporté dans le Bassin d'Arcachon entre 1988 et 2008, avec une accélération de cette régression après 2005. Nous avons étudié la variabilité interannuelle de la biogéochimie de sédiments d'une zone affectée par ce déclin d'herbier. Pendant la fin de l'été et de l'hiver des années 2006, 2010 et 2011, des carottes de sédiments ont été collectées à marée basse sur des sédiments végétalisés et des sédiments attenants non végétalisés. Les analyses de carbone organique, des fractions du Fer et du P de la phase solide du sédiment ainsi que les concentrations en Fe^{2+} , DIP et NH_4^+ sont ici présentées. Les changements entre 2006 et 2010 de la chimie du sédiment et des eaux porales sont interprétées comme étant une conséquence de la diminution de la biomasse de *Zostera noltii* durant cette période. L'absence de variations saisonnières significatives de biomasse en 2011 est certainement liée à la régression de l'herbier à *Zostera noltii* qui affecte fortement la zone d'étude depuis 2005. Contrairement à l'herbier bien portant en 2006, l'herbier en régression a favorisé la dissolution du phosphore particulaire pendant l'hiver. En fin d'été, la faible biomasse de macrophytes a induit une production nette d'ammonium dans les eaux porales des 20 premiers cm de sédiment. Cette étude montre clairement que le déclin des herbiers pourrait augmenter le relargage de nutriments dans les sédiments, fournissant un apport significatif de phosphore vers la colonne d'eau de la lagune d'une magnitude comparable aux apports par les rivières et le pompage tidal.

Mots clés: *Zostera noltii*, régression, géochimie, nutriments, sediment, Arcachon

IV. Changes in nutrient biogeochemistry in response to the regression of *Zostera noltii* meadows in the Arcachon Bay (France)

Cette partie fait l'objet d'une publication sous presse (DO: 10.1007/s10498-013-9192-9): Delgard ML, Deflandre B, Deborde J, Richard M, Charbonnier C and P Anschutz. Changes in nutrient biogeochemistry in response to the regression of *Zostera noltii* meadows in the Arcachon Bay (France). Aquatic Geochemistry.

Abstract

From 1989 to 2007, a severe decline in *Zostera noltii* meadows was reported in the Arcachon Bay, with an accelerated regression after 2005. We investigated the inter-annual variability of the biogeochemistry of the sediment in an area affected by seagrass decline. In late summer and in winter of the years 2006, 2010 and 2011, sediment cores were collected at low tide on vegetated and adjacent non-vegetated sediments located in the eastern part of the Arcachon Bay. The geochemical analyses of sediment solid-phase organic carbon, reactive P and Fe and the porewater concentrations of Fe^{2+} , DIP and NH_4^+ are presented. The changes in the chemistry of sediment and pore water between 2006 and 2010 are interpreted as a consequence of the decrease of the *Z. noltii* biomass between 2006 and 2010. The absence of significant seasonal variations in biomass throughout the growth period (March-September) in 2011 is most likely related to the regression of *Z. noltii* meadow that strongly affects the study area. In contrast to the healthy meadow in 2006, the declining meadow favored the dissolution of sedimentary particulate phosphorus in winter. In late summer, the low biomass of seagrass resulted in a net release of ammonium in the pore water of the upper 20 cm of sediment. This study clearly shows that seagrass decay may enhance nutrient release in sediments, resulting in a significant supply of phosphorus to the water column of a magnitude comparable to annual inputs to the lagoon from the rivers and the tidal pump.

Keywords: *Zostera noltii*, regression, geochemistry, nutrients, sediment, Arcachon

1. Introduction

Seagrasses are marine Magnoliophyta that form extensive beds in coastal regions of the temperate and tropical zones. These meadows have high primary productivity (Duarte et al. 2005), store large amounts of carbon (Fourqurean et al. 2012), and shelter micro- and macrofaunal communities including various species of fish (Gotceitas et al. 1997; Blanchet et al. 2004). Seagrasses also play a key role on benthic biogeochemistry and plant-sediment interactions through several biogeochemical processes. Seagrass beds act as efficient sinks for nutrients, which can be assimilated through both above- and below-ground plant tissues (Terrados and Williams 1997; Touchette and Burkholder 2000, Nielsen et al. 2006, Alexandre et al. 2011). Because sediment pore water has high nutrient concentrations, root uptake from the sediment is often considered to be a significant source of nutrients for seagrasses (Carignan and Kalff 1980, Zimmerman et al. 1987), although uptake rates are generally higher in the leaves than in the roots (Touchette and Burkholder 2000). Vegetated sediments are also often enriched in organic matter by trapped seston (Ward et al. 1984, Wilkie et al. 2012) and by the decomposition of dissolved roots exudates or senescent plant material (Holmer et al. 2001, Fourqurean et al. 2012). Seagrasses have developed aerenchyma that facilitates the efficient transport of oxygen to below-ground tissues buried in anoxic sediments (Penhale and Wetzel 1983, Roberts et al. 1984; Greve et al. 2003). In addition, radial oxygen loss from roots into sediments may occur, creating a narrow oxic sphere around the root apex (Pedersen et al. 1998, Connell et al. 1999, Jensen et al. 2005, Frederiksen and Glud 2006) that modifies the local redox chemistry (e.g. Hebert and Morse 2003, Sundby et al. 2003).

Eutrophication resulting from human activities is the most likely cause of the worldwide decay of seagrass habitats (Short and Burdick 1996; Burkholder et al. 2007, Orth et al. 2006, Waycott et al. 2009). High concentrations of nutrients in the water column can be directly toxic to seagrasses (Burkholder et al. 1992, 1994). Nutrient enrichment can also stimulate the productivity of epiphytes, macro- and microalgae, reducing the light available to seagrasses (Wear et al. 1999, Hauxwell et al. 2001, Azzoni et al. 2001, Lee et al. 2007). The resuspension of bottom sediments can adversely affect underwater irradiance and thus causes seagrass loss (Erftemeijer and Lewis 2006, Cabaço et al. 2008). The research on how plants respond to these multiple stressors has revealed a mixture of biochemical and physiological adaptations. For instance, light reduction may affect plant architecture and carbon reserves (Lee and Dunton 1997, Olivé et al. 2007), while high temperatures in the water column may reduce the productivity of seagrass during summer (Barber and Behrens 1985).

Healthy seagrass meadows of the species *Zostera noltii* have been reported to have a stabilizing effect in shallow coastal bays (De Wit et al. 2001, Santos et al. 2004). However, seagrass under stress responds with physiological and biochemical adaptations that may affect its capacity to buffer the biogeochemistry of sediments. Plus et al. (2010) documented a severe decline of seagrass habitats in the Arcachon Bay (France) between 1988 and 2008. Over this period, the total extents of the two main species colonizing the lagoon, *Zostera noltii* and *Zostera marina*, regressed by 33 and 74 %, respectively. This work investigated the consequences of this regression on the benthic biogeochemistry of inorganic nutrients by studying the changes that occurred between 2006 and 2010/2011 in sediments colonized by a seagrass meadow located in the eastern part of the Arcachon Bay. Deborde et al. (2008a) had previously documented the effect of marked seasonal dynamics in a healthy *Z. noltii* meadow on P and Fe cycles in the superficial sediments of this mudflat. This work now focuses on the impact of the decline of this *Z. noltii* bed on the sediment biogeochemistry of dissolved inorganic phosphorus and ammonium, which are the primary sources of P and N for the seagrass, respectively (Alexandre et al. 2011).

2. Materials and methods

2. 1. Study site

Sediment samples were collected in an intertidal mudflat of the Arcachon Bay. This mesotidal lagoon of 174 km² is located on the French Atlantic coast and connected to the Atlantic Ocean by a narrow channel. The tide is semi-diurnal and the tidal amplitude varies from 1.1 to 4.9 m (Deborde et al. 2008a). The inner part of the bay is fed by river inputs and underground freshwater discharges (Canton et al. 2012). The intertidal area (117 km²) consists of sandy and sandy-muddy sediments, and it is drained at low tide by channels (57 km²). Areas of the tidal flats are covered by *Zostera noltii*, while the subtidal sector is partly occupied by *Zostera marina*. The study site is located in the eastern part of the Arcachon Bay, north of the Leyre River outlet. This area is one of the most greatly affected by the seagrass loss observed for *Z. noltii* between 1989 and 2007 (Plus et al. 2010, Fig. 1). Two stations, separated from each other by approximately 20 m, were sampled: station Z (Stn Z) was located in a *Z. noltii* meadow, and station N (Stn N) consisted of unvegetated sediment. The stations were located ca. 300 m from the coast and 120 m from the access channel of a small marina, Cassy (Fig. 1). The mudflat is typically exposed to the atmosphere for at least 12h per day.

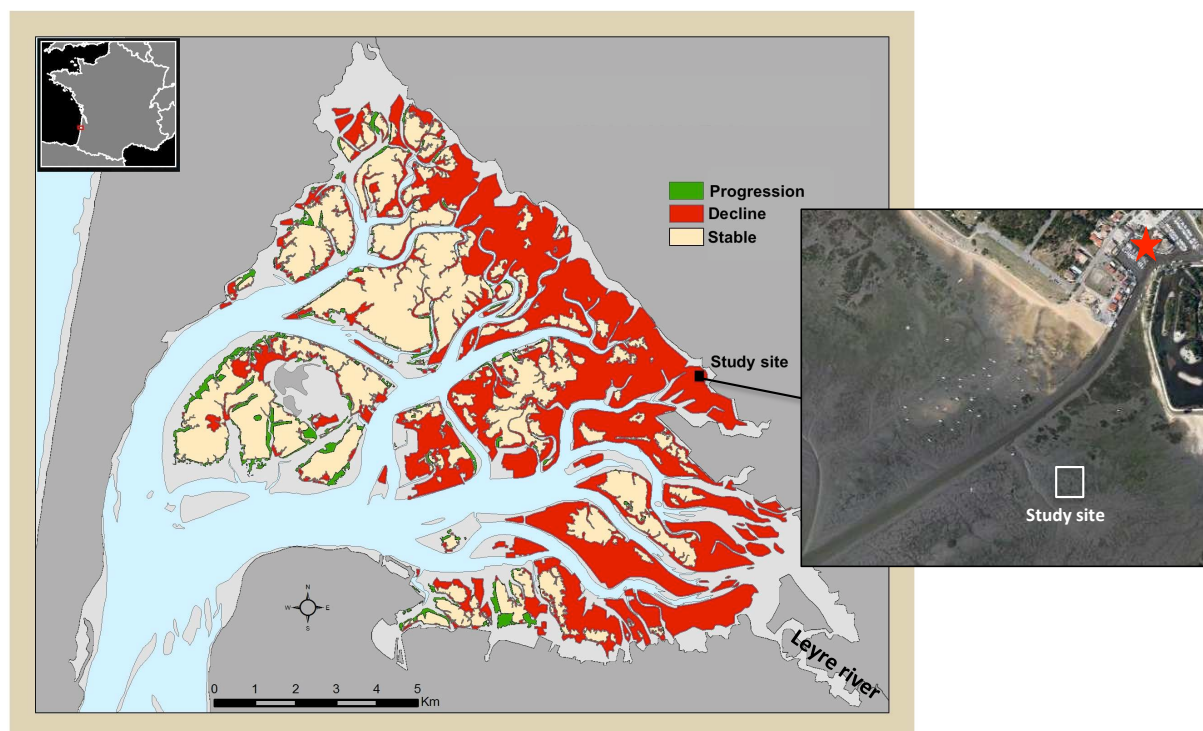


Figure 1: Map of the Arcachon Bay (France) and aerial photograph (© 2013 Google Earth) showing the study site location, the positions of main channel and of the marina, and the evolution of *Zostera noltii* meadows between 1989 and 2007 (from Plus et al. 2010).

2. 2. Sampling procedures

Sediment cores were collected in March and September 2006, in September 2010, and in March and September 2011 at low spring tide. At each station, triplicate sediment cores were manually collected using a PVC tube with a diameter of 10 cm. Triplicates were collected within a 2x2 m square of apparently homogeneous sediment. Cores were immediately sliced at 0.5 cm intervals in the first 2 cm, at 1 cm intervals from 2 to 10 cm depth, and then at 2 cm intervals down to 20 cm. During this slicing process, the penetration depth of eelgrass roots was visually estimated. For each level, a sediment sub-sample was sealed in a pre-weighed vial under N₂ atmosphere and frozen for porosity and solid-phase composition analyses. When sampling this sediment sub-sample, we took care to avoid the eelgrass roots to extent possible. Another sub-sample was transferred to a 50-mL tube flushed with N₂. Pore water was separated under N₂ atmosphere using a refrigerated centrifuge for 15 min at 2280 x g. The supernatant pore fluids were filtered through acetate cellulose syringe filters (0.2 µm) and then partitioned among plastic and glass vials. An aliquot of filtered interstitial water was acidified with a 1% equivalent volume of concentrated HNO₃ to determine dissolved Fe and inorganic phosphorus. These subsamples were kept refrigerated until analysis. The samples of pore water for ammonium analysis were transferred to 7 mL polyethylene vials and immediately frozen.

The analysis of these samples was completed within a few weeks after sampling. Samples of eelgrass were randomly collected at Stn Z with cores of 9.1 cm diameter and 15 cm length. The plant material was washed on a 1 mm sieve and dried at 70 °C to estimate dry total biomass of *Z. noltii* (roots and leaves together, dead and alive).

2. 3. Chemical analysis

The porosity of the sediment was calculated from water loss after the samples were freeze dried, using a porewater density of 1.03 g cm⁻³ and a dry sediment density of 2.65 g cm⁻³. After the freeze-drying and in order to measure the sediment properties, we removed the visual pieces of roots before all further analyses. Particulate organic carbon (POC) was measured on the freeze-dried samples by infrared spectroscopy (LECO 125 C-S analyzer) after removal of carbonates with 2M HCl from 100 mg of powdered sample (Etcheber et al. 1999). The reproducibility of these measurements was better than 8 %.

Particulate iron and phosphorus were measured following two extractions at room temperature (24°C). In each extraction, 100 mg of freeze-dried sediment was kept in 10 mL of extraction solution for 24 h under continuous shaking. An ascorbate reagent (pH = 8) was first used to obtain the most reactive Fe(III) fraction (Fe_{Asc}) (Kostka and Luther 1994) and the associated phosphorus (P_{Asc}) (Anschutz et al. 1998). Fe_{Asc} can partly result from the oxidation of FeS during freeze-drying of the sample (Anschutz et al. 2007). Another extraction with 1 M HCl was carried out to extract acid-soluble Fe and P. HCl leached the phosphorus associated with the P_{Asc} fraction and P from carbonates and phosphate minerals. Iron extracted with 1 M HCl (Fe_{HCl}) was leached from amorphous Fe oxides, FeS, some Fe phyllosilicates and carbonates (Fe_{HCl}) (Kostka and Luther 1994; Anschutz et al. 2007). Therefore, the difference between P_{Asc} and P_{HCl} and between Fe_{Asc} and Fe_{HCl} represented the non-reducible fraction of more or less reactive P and Fe. After each extraction, the Fe and P contents of the supernatant were determined by colorimetric procedures in a mixture of reagents that was adapted for each sample matrix (Deborde et al. 2007). The precision estimated from replicates was ± 5 % for P and ± 7 % for Fe. Porosity and solid-phase analyses were corrected for the sea salt content using the measured salinities.

The dissolved inorganic phosphorus (DIP) and iron (Fe²⁺) concentrations were measured in interstitial waters with spectrophotometric methods (Murphy and Riley 1962; Stookey 1970). The ammonium (NH₄⁺) concentration was determined by Flow Injection Analysis (Hall and Aller 1992) for the 2006 samples and by colorimetric procedures for the

2010/2011 samples using a Quattro-AXFLOW autoanalyzer (Koroleff 1969, Solorzano 1969).

2. 4. Data processing

We used the concentrations of P_{Asc} and Fe_{Asc} measured in the sediment solid-phase between 0 and 6 cm depth of each core by considering the water content of sediment to estimate the stocks of ascorbate iron and phosphorus contained in the first 6 cm of sediment (Deborde et al. 2008a). Stocks were then extrapolated to one square meter surface.

In order to qualitatively interpret the complex vertical profiles of NH_4^+ and DIP, we used the concentration profiles of these nutrients and the numerical model developed by Berg et al (1998) to calculate the depth-integrated production or consumption rates of DIP and NH_4^+ in the first 20 cm of sediment of each core. This model used a statistical procedure to find the calculated best-fitting concentration profile and the rate of net production or consumption as a function of depth. The sediment's molecular diffusion coefficient (D_s) was assumed to be equal to $D_s = \frac{D_0}{(1+3(1-\Phi))}$ (Rasmussen and Jørgensen 1992) where Φ is the sediment porosity and D_0 is the diffusion coefficient in water (Boudreau 1997) at *in-situ* temperature.

2. 5. Statistical treatment

ANOVAs were performed to test (a) the influence of Date on the total biomass of *Zostera noltii*; (b) the influence of *Z. noltii* (Station, Stn N: non vegetated vs. Stn Z: vegetated station), Date (March and September 2006, September 2010, March and September 2011) and their interactions (Station x Date) on (i) stocks of P_{Asc} and Fe_{Asc} , and (ii) production of NH_4^+ and DIP. The assumptions of normality and homoscedasticity were evaluated using the Shapiro-Wilk (Shapiro and Wilk 1965) and Breusch-Pagan tests (Breusch and Pagan 1979), respectively. When required, data were log-transformed to achieve homogeneity of variances. Tukey's HSD (Honestly Significant Difference) pairwise multiple comparison tests (Kramer 1956, Hayter 1985) were used to identify the differences between means when required ($p < 0.05$).

3. Results

3. 1. *Zostera noltii* biomass and sediment characteristics

The total biomass of *Zostera noltii* varied significantly according to Date ($p < 0.0001$; ANOVA). According to HSD tests, the mean total biomass of *Zostera noltii* increased significantly (16 fold) between March (23 g DW m⁻²) and September in 2006 (377 g DW m⁻²; Fig. 2a). There was no significant difference between biomasses measured in March 2006 and March 2011. The total biomasses measured in September 2010 and September 2011 were very low (36 g DW m⁻² in 2010 and 57 g DW m⁻² in 2011) and were not significantly different from those measured in March 2011. Although there was no significant seasonal variation observed in 2011, in the field, the number and the length of leaves seemed to be clearly higher in September 2011 than in March 2011. Both in 2006 and in 2010-2011, we estimated that the thickness of the root zone varied from about 4 cm in March to 6-7 cm in September. Because of sediment characteristics (dark colour, particle size) and the small size of roots, this estimation was difficult. It is not excluded that some roots may have penetrated deeper than the limit of what we defined as the root zone.

The sediment collected in 2006 and in 2010/2011 consisted of silty-mud material. The depth profiles of porosity and POC content showed similar patterns (Fig. 2b-c). In 2006 and 2011, porosity and POC values measured at stations N and Z were similar, close to ca. 0.8 and 3 %, respectively. The minimum POC content was measured in March 2011 at Stn Z (1.0 %) in the superficial layer, coinciding with a lower porosity sandy layer. In September 2010, depth profiles of porosity and POC concentration showed high vertical variability in the first 5 cm of sediment. In vegetated sediment, both parameters decreased with depth in the upper 3 cm: from 0.86 to 0.74 for porosity and from 3.4 to 2.0 % for POC. From 3 to 5 cm depth, both variables increased and then remained almost constant down to 20 cm depth, with values similar to those measured in other months.

3. 2. Particulate iron and phosphorus pools

Depth profiles of the non-reducible fraction of more or less reactive Fe (Fe_{HCl-Asc}) were comparable in both stations and were almost constant with depth (Fig. 3). A similar pattern was observed with depth profiles of P_{HCl-Asc}. The variations in the particulate P and Fe fractions were thus primarily due to variations in the ascorbate extractable pool. In this fraction, depth profiles showed changes according to stations and date but only in the first 6 cm. Below this top layer, the concentrations of Fe_{Asc} and P_{Asc} remained constant with depth and were similar in both stations and in each sampling date.

In 2006, Fe_{Asc} and P_{Asc} concentrations measured at Stn N were constant throughout the core, i.e., $12 \mu\text{mol g}^{-1}$ and $1 \mu\text{mol g}^{-1}$, respectively (Fig. 3). In the sediment of Stn Z, the depth profiles measured in 2006 showed a similar pattern in March and September. The root layer (0-6 cm) was enriched in Fe_{Asc} and P_{Asc} in comparison to sediment of Stn N with concentrations reaching respectively around 80 and $6 \mu\text{mol g}^{-1}$.

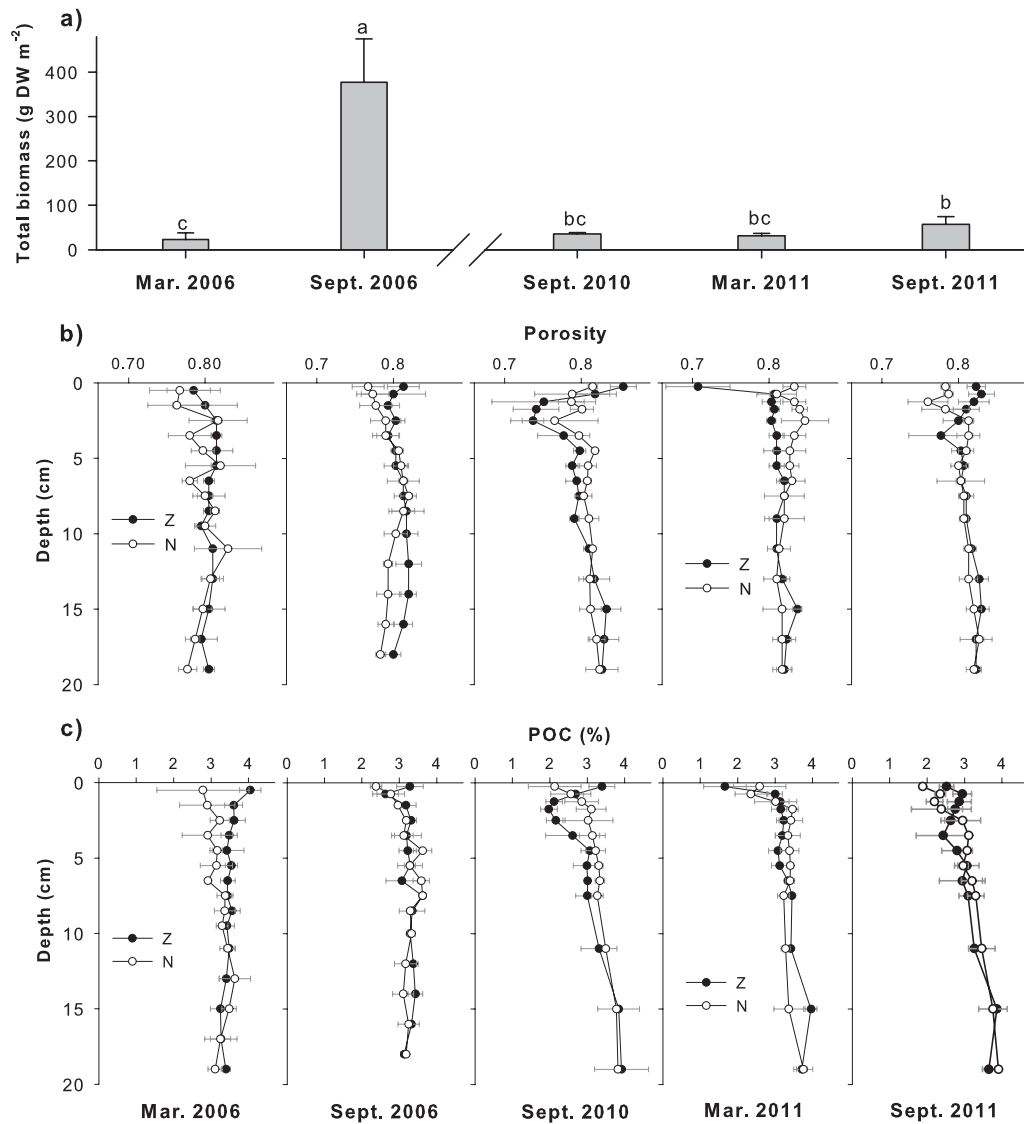


Figure 2: a) Total biomass of *Zostera noltii* measured in vegetated (Stn Z) sediments according to collecting dates between March 2006 and September 2011. Levels not connected by the same letter are significantly different. Each bar is the average of 5 measurements ($\pm$ SD). Depth profiles of b) sediment porosity and c) particulate organic carbon (POC) in vegetated (Stn Z) and bare (Stn N) sediments during the same period. Each point is the average of 3 sediment cores ($\pm$ SD).

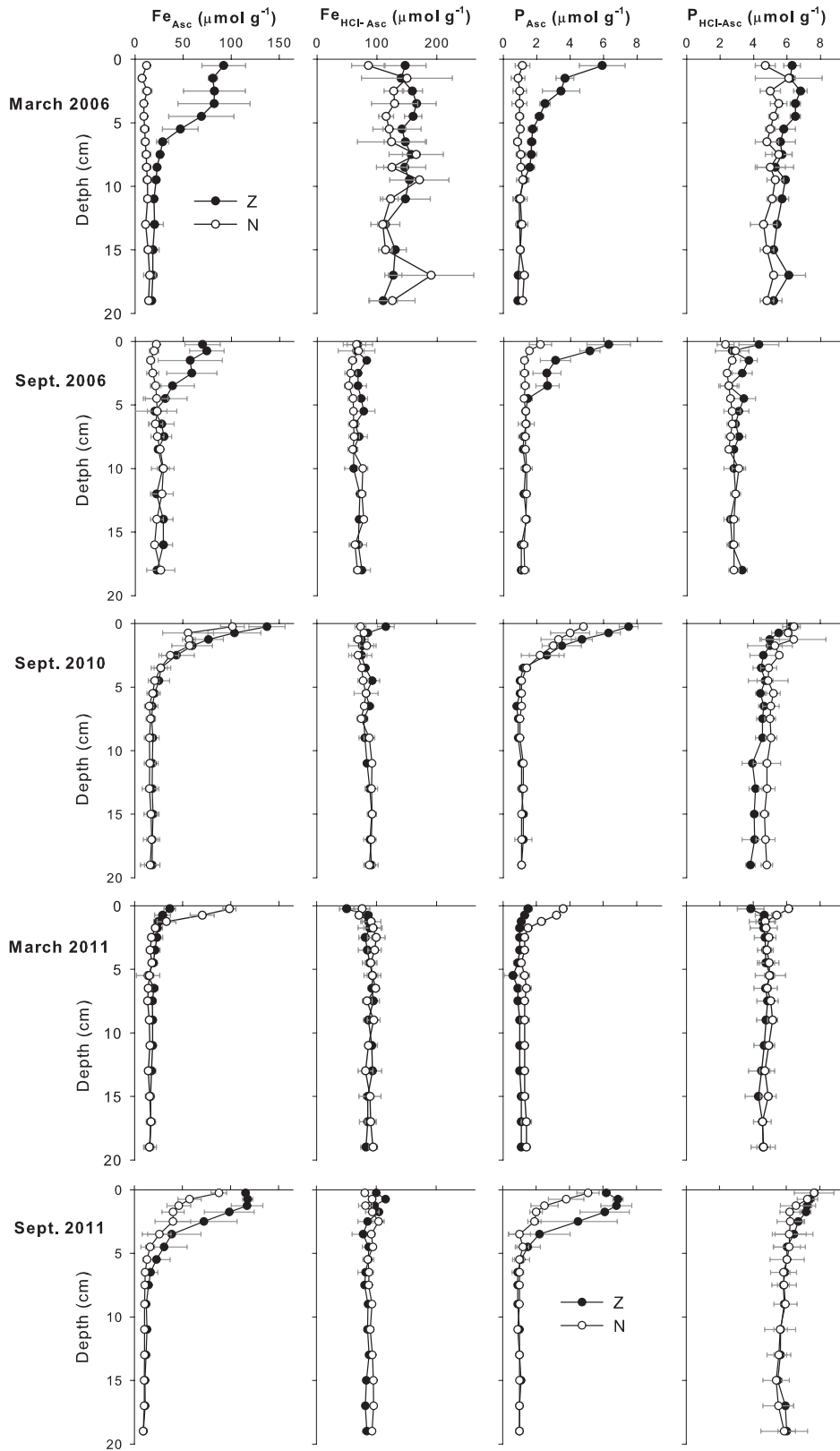


Figure 3: Depth profiles of ascorbate-extractable iron and phosphorus (Fe_{Asc} , P_{Asc}) and the acid-soluble minus ascorbate-soluble (see text) iron and phosphorus ($Fe_{HCl-Asc}$, $P_{HCl-Asc}$) observed in vegetated (Stn Z) and bare (Stn N) sediments according to collecting dates between March 2006 and September 2011. Each point is the average of 3 sediment cores ($\pm$ SD).

In 2010 and 2011, Fe_{Asc} and P_{Asc} concentrations in the root zone showed temporal variation. As observed in 2006, the root zone exhibited maximum Fe_{Asc} and P_{Asc} concentrations in September 2010 and September 2011 (about 130 and 7 $\mu\text{mol g}^{-1}$ of Fe_{Asc} and P_{Asc} , respectively). This was not the case in March 2011 when concentrations of this root zone were low and similar to those of deeper sediments (Fig. 3). At Stn N, the depth profiles of Fe_{Asc} and P_{Asc} measured in 2010 and 2011 also showed high iron oxide content and associated phosphorus in the superficial sediments ($\text{Fe}_{\text{Asc}} = 98 \mu\text{mol g}^{-1}$; $\text{P}_{\text{Asc}} = 3.6 \mu\text{mol g}^{-1}$). Thus, March 2011 was the only period during which Fe_{Asc} and P_{Asc} content was lower in rhizosphere sediments (Stn Z) than in unvegetated superficial sediments (Stn N).

Stocks of Fe_{Asc} and P_{Asc} in the 0-6 cm layer of the sediment varied significantly according to the interaction of Station and Date (Fe_{Asc} , $p < 0.0001$, P_{Asc} , $p = 0.0283$; ANOVAs). Stocks of Fe_{Asc} at Stn N tended to be lower in 2006 than in 2010 and 2011 (Fig. 4). In contrast, the HSD test showed that at Stn Z, stocks of Fe_{Asc} and P_{Asc} were significantly higher at Stn Z in March 2006 than in March 2011. More precisely, the Fe_{Asc} stock was maximal in March 2006 and minimal in March 2011 at Stn Z (2011 ± 669 and $541 \pm 102 \text{ mmol m}^{-2}$ in 2006 and 2011 respectively, Fig. 4a). Stocks of P_{Asc} were significantly higher at Stn Z than at Stn N in March and September 2006 but this was not the case in 2010/2011 (Fig. 4a). Conversely, these stocks tended to be lower in Stn Z than in Stn N in March 2011. The same pattern was observed for Fe_{Asc} stocks but the difference between Stn Z and Stn N was significant only in March 2006 (Fig. 4b).

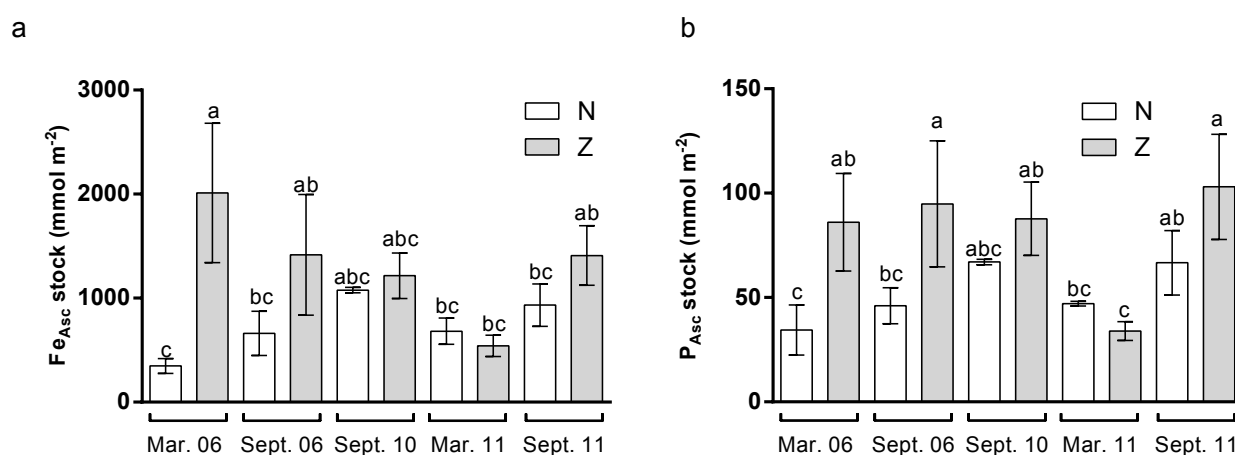


Figure 4: Stocks of redox-sensitive (a) Fe_{Asc} and (b) P_{Asc} calculated in superficial sediments (0-6 cm) of vegetated (Stn Z) and bare (Stn N) sediments according to collecting dates between March 2006 and September 2011. Levels not connected by the same letter are significantly different. Each bar is the average of 3 sediment cores ($\pm$ SD).

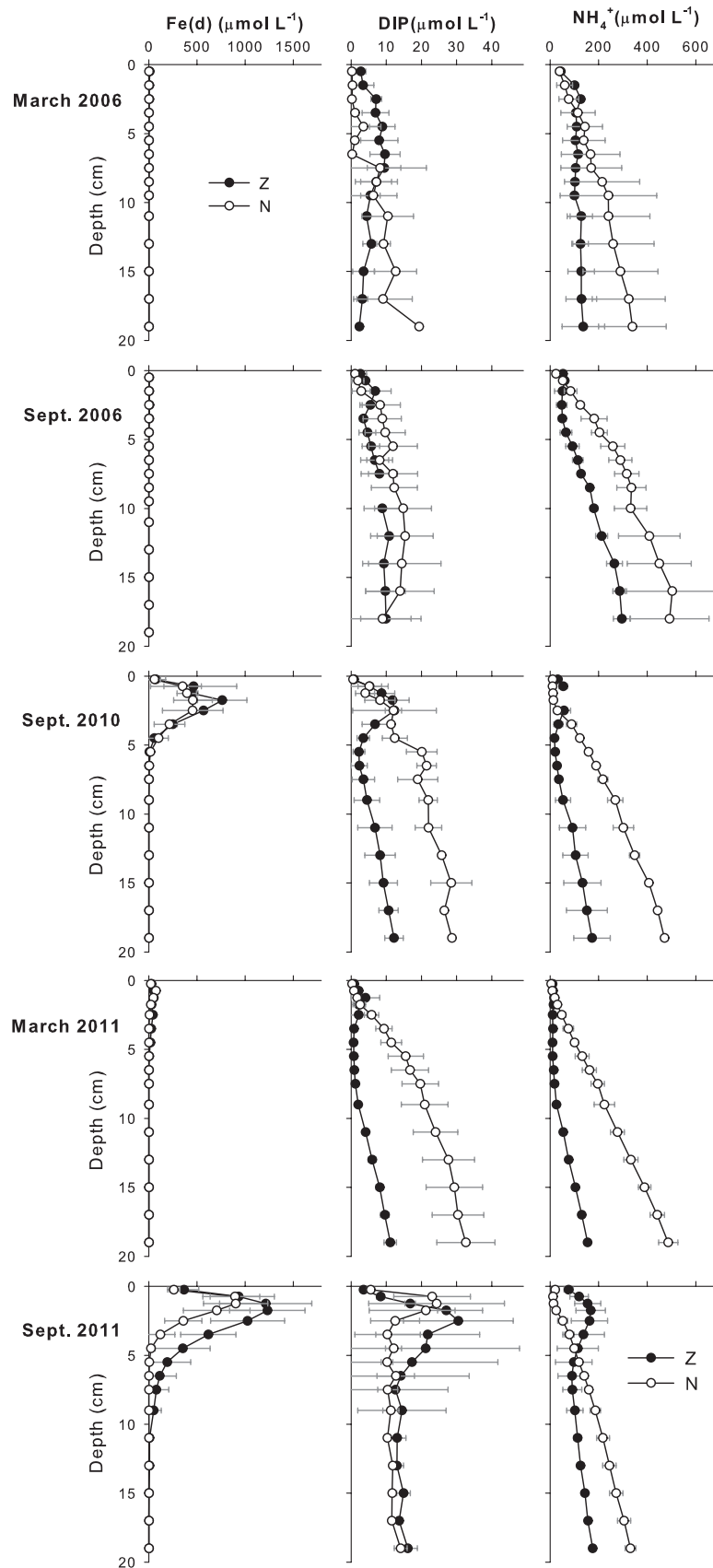


Figure 5: Depth profiles of dissolved iron (Fe (d)), dissolved inorganic phosphate (DIP) and ammonium (NH_4^+) measured in vegetated (Stn Z) and bare (Stn N) sediments according to collecting dates between March 2006 and September 2011. Each point is the average of 3 sediment cores ($\pm$ SD).

3. 3. Dissolved nutrient profiles

The vertical profiles of the dissolved iron (Fe(d)) concentrations were similar in stations N and Z (Fig. 5). In 2006, concentrations were constant and less than $6 \mu\text{mol L}^{-1}$. They showed much higher values in the superficial sediments in 2010 and 2011 with maximum values reaching 457 and $1225 \mu\text{mol L}^{-1}$ September 2010 and 2011 respectively but only $95 \mu\text{mol L}^{-1}$ in March 2011.

Because of the high variability within the triplicate cores, there was no clear difference in DIP concentrations between Stn N and Stn Z in 2006. DIP concentrations increased from the surface to 6 cm and then remained approximately constant at a concentration lower than $20 \mu\text{mol L}^{-1}$. In September 2010 and March 2011, DIP concentrations increased with depth at Stn N to reach bottom concentrations of $30 \mu\text{mol L}^{-1}$. During these dates, DIP concentrations in the top layer (0-2.5 cm), were similar in both Stn N and Z. Below this zone, concentrations decreased in the lower root zone at St Z whereas DIP concentrations increased with depth at St N. Thus in bottom sediments, Stn Z exhibited lower DIP mean concentrations ($<15 \mu\text{mol L}^{-1}$ at 20 cm depth) than at Stn N. In September 2011, the DIP depth profiles showed high intra-station variability in the first 10 cm; concentrations below this zone were similar in both stations (Fig. 5).

The concentration of NH_4^+ in pore water at Stn N increased linearly with depth to reach bottom concentrations that were always higher than those measured at Stn Z. In 2010 and 2011, the NH_4^+ concentrations measured at St N increased with depth, but the concentration gradient was lower than in 2006 for the top 2 cm. Except in March 2006, NH_4^+ concentrations measured at Stn Z increased almost linearly with below the rooted layer. More complex variations occurred inside this layer where concentrations remained either constant (March and September 2006, March 2011) or showed a peak (September 2010 and 2011).

The best-fitting concentration profiles of DIP and NH_4^+ calculated with the numerical procedure PROFILE (Berg et al. 1998) fitted well with the measured concentrations profiles with mean r^2 of 0.98 for NH_4^+ and 0.90 for DIP (see an example in Fig. 6). The depth-integrated productions of DIP varied significantly according to Date ($p < 0.0001$) with maximum values in September 2011 (Fig. 7a). ANOVAs also showed that these productions varied significantly according to Station with a p-value closed to 0.05 ($p = 0.04$). This very weak effect could result from the great difference between Stn Z and Stn N in September 2010 and a higher variability of DIP productions at Stn Z than at Stn N (Fig. 7a). The mean depth-integrated productions of NH_4^+ at Stn N were positive in 2006 and

negative in 2010/2011 (Fig. 7b). In September 2010 and 2011, the calculated NH_4^+ productions were positive at Stn Z and negative at Stn N, the difference between stations was significant in September 2011 (Fig. 7b).

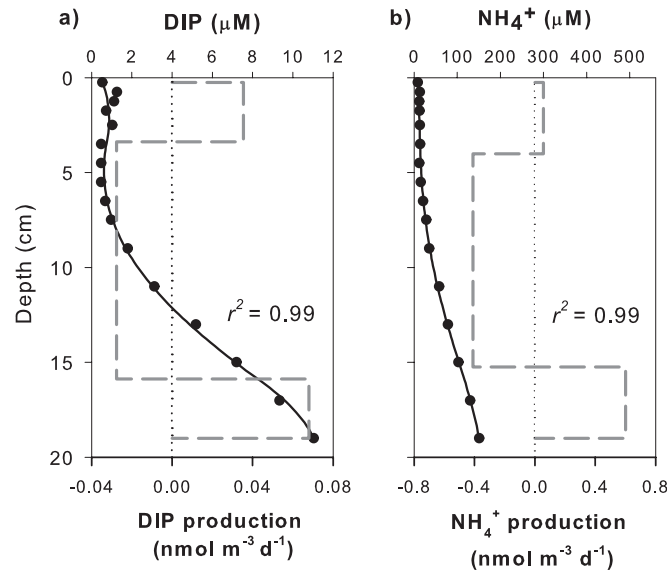


Figure 6: Measured pore water concentrations of (a) dissolved inorganic phosphate (DIP) and (b) ammonium (NH_4^+) as a function of depth, the calculated best-fitting concentration profile (black line), and the connected production profile (gray dotted-line). These examples are from the vegetated sediments of Stn Z (replicate A) in March 2011. The calculated concentration profiles and the connected production profiles were obtained using the numerical model PROFILE (Berg et al. 1998).

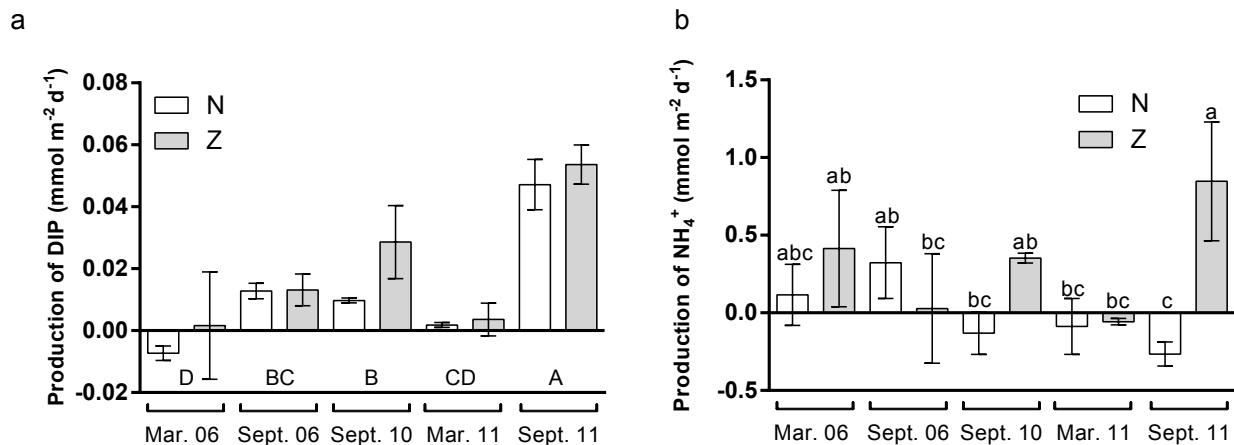


Figure 7: Depth-integrated production rates of (a) DIP and (b) NH_4^+ calculated in the first 20 cm of sediments in vegetated (Stn Z) and bare (Stn N) sediments according to collecting dates between March 2006 and September 2011. For DIP, dates not connected by the same capital letter are significantly different whatever Station. For NH_4^+ , levels not connected by the same letter are significantly different. Each bar is the average of 3 sediment cores ($\pm$ SD).

4. Discussion

4. 1. Inter-annual changes of seagrass biomasses as evidence of the eelgrass regression

Between 1989 and 2007, a severe decline of *Zostera noltii* meadows was observed in the Arcachon Bay (Plus et al. 2010). Even if eutrophication is described as the main reason for worldwide seagrass decline, a recent report on the seagrass meadows of the Arcachon Bay has indicated no evidence of such phenomenon in the lagoon (Auby et al. 2011). These authors have indicated that one possible cause of the decline in this lagoon was the high summer temperature (air and water), although a potential contamination with herbicides could not be excluded as already observed in Japanese lagoons (Yamamuro 2012). Our study site is located in the most affected area of the Arcachon Bay (Fig. 1). The seagrass meadow investigated in 2006 was patchy (Deborde et al. 2008a). However, the total biomass of these patches varied within the range that is typically encountered in other well-established beds of the Arcachon lagoon (Auby and Labourg 1996), with an increase in biomass during spring and summer up to a maximum density above 400 g DW m² in October, followed by a collapse of leaf biomass at the beginning of winter (Deborde et al. 2008a). More recently, the total biomass measured in 2010 and 2011 also suggested the absence of seasonal trend (Fig. 2a). During this period, the seagrass meadow was likely under prolonged stress that limited the plant growth in spring and summer.

Deborde et al. (2008a) showed that well-established seagrass greatly modified the sediment biogeochemistry of both iron and phosphorus relative to bare sediment in 2006 although no significant differences occurred in the organic carbon content and in the non-reducible fraction of Fe and P ($P_{HCl-Asc}$ and $Fe_{HCl-Asc}$ fractions). As shown in previous studies (e.g. Deborde et al. 2008a, Holmer et al. 2006), no clear signal appeared in the depth profiles of POC in relation to the presence of roots. A simple mass balance indicates that the roots biomass represents in fact 10% or less of the total POC content. In addition, it is also well known that the roots are supposed to induce a stimulation of the production of labile organic exudates in sediment porewaters of the rhizosphere rather than in the sediment solid-phase (Kaldy et al. 2006, Papadimitriou et al. 2006). However, Deborde et al. (2008a) and Holmer et al. (2006) indicated the POC content of vegetated and bare sediments were similar most probably because the allochthonous detrital pool on the intertidal flat dilutes the autochthonous organic carbon. This similarity between vegetated and unvegetated sediments was also observed for the non-reducible fraction of more or less reactive P and Fe ($P_{HCl-Asc}$ and $Fe_{HCl-Asc}$ fractions) indicating that seagrasses could not

influence the chemistry of this low labile fraction both in 2006 (Deborde et al. 2008) and 2010/2011. We expected that the unusual growth dynamics observed in 2010 and 2011 could have affected the way seagrasses controlled the biogeochemistry of reactive phosphorus (P_{Asc} and DIP) and iron ($Fe(d)$ and Fe_{Asc}) but also the biogeochemistry of nitrogen (NH_4^+). However, our results show that the biogeochemistry of these chemical species differed between 2006 and 2010/2011 both in vegetated sediments and in bare sediments. As a consequence, variations that occurred in nearby bare sediments must be taken into account in order to evaluate the impact of the seagrass decline between these two periods.

4. 2. Inter-annual variability of bare sediment biogeochemistry

The bare sediment (Stn N) showed inter-annual variability in some biogeochemical parameters (e.g. porosity, POC, Fe_{Asc} and P_{Asc}), but no seasonal change was observed. Unvegetated sediment had more reactive iron oxides and associated phosphorus in the superficial layer in 2010/2011 than in 2006 (Fig. 3 and 4). This change in particulate Fe and P pools was most likely due to frequently repeated external inputs that started before September 2010. Different assumptions could be proposed to explain these external inputs. Deborde et al (2008b) documented sediment properties from small channels (i.e. called regionally “estey”) in the investigated mudflat, and showed that they were enriched in ascorbate extractable iron and phosphorus. Resuspension events by storms or dredging work of the access channel located next to the study site (Fig. 1) should have brought fine iron oxide-rich particles to Stn N and Stn Z.

We also hypothesize that the input of new iron oxide-rich sediment can be related to seagrass decline in the Arcachon Bay. Indeed, several studies showed that seagrass meadows protect the sediment bed from erosion (Gacia and Duarte 2001, Amos et al. 2004, Bos et al. 2007). In the Arcachon Bay, the sediment dynamics are closely related to the seasonal seagrass dynamics (Ganthy et al. 2013). During the growth period (March to September), seagrass traps particles, thus leading to centimetric accretion of colonized areas. During late autumn and winter, the sediment is eroded because of the biomass decrease. In unvegetated tidal flats, erosion is more intense, and thus, the annual sediment balance of tidal flats with seagrass is positive, while unvegetated flats lose sediment each year (Ganthy et al. 2013). In the center of the Arcachon Bay, as much as 25 mm of bare sediments and less than 10 mm of sediments colonized by healthy seagrass meadows may have been resuspended during the period of autumnal storm events of 2009 (Ganthy 2011). When meadows disappear, there should be more suspended sediment, and

consequently, there should be local-scale accumulation and burial of sediment in sheltered areas. The study area is located in the upper part of the Arcachon Bay tidal flat, which was likely a net accretion zone between 2006 and 2010. Data from 2006 showed that the vegetated surface sediments were enriched in Fe_{Asc} and P_{Asc} . Therefore, the erosion of surface sediment once colonized by seagrasses moved reactive iron-rich particles from areas that had been meadows areas to accretion zones.

The sediment pore water showed an accumulation of dissolved iron in superficial sediments in September 2010 and 2011 and less accumulation in March 2011, suggesting that reductive dissolution affected the recently deposited Fe_{Asc} particles. Indeed, the anoxic conditions necessary for iron oxide reduction in bare sediments of the Arcachon Bay occurred at less than 5 mm below the sediment surface (Deborde et al. 2008b, Delgard et al. 2012). Reductive dissolution is more obvious in summer than in March, most likely because of the temperature effect. Remineralization rates may vary with temperature, resulting in an increase in the pore water concentration of end products from winter to summer (Aller 1980, Klump and Martens 1989, Burdige 2006). The release of Fe(II) in superficial sediments of Stn N in 2010/2011 was associated with low concentrations of NH_4^+ in the same zone. It has been shown that reduction of Fe(III) could be coupled with oxidation of NH_4^+ to NO_2^- (Clément et al. 2005). This biological process could explain why NH_4^+ concentrations in superficial unvegetated sediment were lower in 2010/2011 than in 2006, resulting in a NH_4^+ consumption (negative depth-integrated productions, Fig. 7b).

4. 3. Temporal evolution of the impact of seagrass on benthic nutrient biogeochemistry

The presence of seagrass affected the benthic biogeochemistry of phosphorus and ammonium (Fig. 5 and 7). In 2006, we did not observe a significant change in DIP and ammonium depth profiles before and after the growth period. Vermaat and Verhagen (1996) indicated that *Zostera noltii* beds have slight leaf growth and photosynthesis throughout the winter. Thus, even at the beginning of the growth period, leaf photosynthesis can produce excess oxygen that could diffuse into the rhizosphere. The loss of root-zone oxygen has been studied *ex-situ* for various seagrass species, e.g. *Zostera marina* (Jensen et al. 2005, Frederiksen and Glud 2006) or *Cymodocea rotundata* (Pedersen et al. 1998), and for the halophyte *Spartina anglica* (Holmer et al. 2002), this later also occurs on the intertidal flats of the Arcachon Bay. It has not yet been observed directly in *Zostera noltii*, but the results obtained in 2006 suggest that such oxygen diffusion led to changes of redox conditions at the root vicinity. The reactive iron pool in

the root zone was at least twice that of unvegetated sediment (Fig. 4), most likely because of Fe(II) oxidation through root oxygen loss. This Fe_{Asc} pool acted as a trap for phosphorus (e.g., Anschutz et al. 1998) that was sufficient to support the annual plant requirement in 2006 (Deborde et al. 2008a). During the growth period, seagrass photosynthetic production also fuelled microbial activity by exudation of labile organic matter from rhizomes and roots (Smith et al. 1988, Holmer and Nielsen 1997) or by degradation of senescent plant material (Barko et al. 1991, Isaksen and Finster 1996). Such inputs of photosynthate into the rhizosphere sediment may enhance anoxic respiration (Welsh et al. 1997, Nielsen et al. 2001). The production of remineralization end products such as ammonium and phosphate may thus be stimulated. These solutes, which are the main sources of N and P, respectively, for seagrass (Lee et al. 2007), remained available in sediment pore waters for uptake by roots (Barko and Smart 1981, Zimmerman et al. 1987). Because the depth-integrated productions of DIP did not differ in vegetated and unvegetated sediment in 2006 (Fig. 7a), the production and consumption of this nutrient by the plants seemed to be in balance in the first 20 cm of depth. We observed a similar pattern with ammonium (Fig. 7b).

In the 2010/2011 periods, the reduced growth of *Zostera noltii* seemed to alter the interactions between the plants and the benthic biogeochemistry compared to 2006. There was more Fe_{Asc} in the rhizosphere of Stn Z sediment than in Stn N sediment in September 2011, suggesting that oxygen loss from roots occurred only in the summer of 2011, despite the low biomass. The presence of seagrass, even at a low density, created an iron oxide inventory higher than in unvegetated sediment (Fig. 3 and 4a). Comparing Fe_{Asc} and P_{Asc} stocks in 2006 to the stocks after the meadow decline suggests that the influence of seagrass on Fe_{Asc} and P_{Asc} stocks remained weak in 2010/2011 and was even absent in September 2010 (Fig. 3 and 4). Because of the low density of roots, iron oxide reduction was as intense as in unvegetated sediment, as suggested by the high and similar concentrations of dissolved Fe(II). This iron oxide reduction led to the decrease in Fe_{Asc} and P_{Asc} inventory during winter that we observed in March 2011 for both vegetated and unvegetated sediments. The maximum Fe_{Asc} stocks occurred in March 2006 and the minimum Fe_{Asc} stocks occurred in March 2011. Pore water Fe(II) profiles showed that the iron oxide was reduced in the low-density seagrass sediment but not in the well-established one. Therefore, we conclude that the photosynthetic capacity of *Z. noltii* may become insufficient, particularly in late winter, to oxidize rhizosphere sediments in a declining meadow.

The lower DIP and NH_4^+ concentrations in the subsurface sediment of Stn Z relative to Stn N suggests that the plant demand for nutrients was not entirely met by the enhanced nutrient production from mineralization of root exudates (Fig. 5). In the late summer of 2010 and 2011 (September), the low biomass of seagrass required fewer nutrients than in 2006, but the organic matter mineralization stimulated nutrient recycling at the surface and there was a net production of ammonium in rhizosphere sediments whereas a net consumption was recorded in bare sediments (Fig. 5 and 7b).

4. 4. The impact of seagrass regression on the dynamics of P and N in the rhizosphere sediments of the Arcachon Bay

The comparison between highly vegetated and unvegetated sediments during the growth period in 2006 showed that stable meadows of *Zostera noltii* had stimulated significantly the formation of a redox-sensitive particulate P pool (Deborde et al. 2008a) without altering on the net release of inorganic nutrients in sediment pore waters. Our results suggest that the declining meadow of *Z. noltii* may no longer be able to maintain in 2010/2011 the redox conditions needed to retain P in the rhizosphere, particularly at the beginning of the growth period (Fig. 4a). In addition, it may also induce a net significant production of NH_4^+ at the end of the growth period as observed in Fig. 7b. Plus et al. (2010) showed that the decline of *Z. noltii* meadows affected 22.8 km² in the Arcachon Bay between 1989 and 2007. We can upscale our results to this 22.8 km² surface keeping in mind that data obtained in a specific study site may not be absolutely representative of the entire surface affected by the seagrass regression. A potential bias of such upscaling calculations might thus be linked to spatial heterogeneity induced for example by the distance from a given site to the Leyre River or to the Atlantic connection.

The significant impact of seagrass recorded in March 2006 on the formation of the redox-sensitive P pool can be estimated by removing stocks measured in unvegetated sediment to stocks measured in rhizosphere sediment during this period. At the beginning of the growth period, meadows with medium or high coverage (represented by our samples from March 2006) would form an additional stock of $52 \pm 29 \text{ mmol m}^{-2}$, whereas those with low coverage (represented by our samples from March 2011) would not affect significantly the stock of P_{Asc} . Consequently, there may have been a net loss of 52 mmol.m^{-2} in the redox-sensitive P pool in the meadow under stress. This means that each square kilometer of dense seagrass that became a low coverage meadow may have lost 52 kmol.km^{-2} of phosphorus. Therefore, approximately 1.2 Mmol of DIP may have been released from the sediment to the water column. This is one order of magnitude higher than the annual flux

of DIP from freshwater of the rivers that fed the Arcachon Lagoon (average DIP flux of $0.13 \text{ Mmol year}^{-1}$ in 2007 and 2008; Canton et al. 2012). This is also greater than the DIP flux from the sediment due to tidal pumping ($0.88 \text{ Mmol year}^{-1}$; Deborde et al. 2008b). Therefore, the consequences of the observed seagrass meadow decline represent an additional and significant input of phosphorus into the water column of the Arcachon lagoon. External fluxes of nutrient have an average N:P ratio far above the Redfield ratio of 16 (Glé et al. 2008, Canton et al. 2012). Therefore, the indirect consequence of the *Z. noltii* decline may be a re-equilibration of the net nutrient flux toward the Redfield ratio, which may partially counterbalance the P limitation observed for phytoplankton production in the spring (Glé et al. 2008).

The pore water NH_4^+ production in the first 20 cm depth of sediments due to the presence of seagrass can also be estimated as the difference between the depth integrated production calculated for vegetated and unvegetated sediments of a given period. At the end of the growth period, a low coverage meadow would induce a significant net NH_4^+ production of approximately $1.1 \pm 0.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ in sediment pore waters whereas a high coverage meadow would not affect the production of this nutrient. Considering the surface area affected by meadow decline, a net flux from the sediment to the water column of approximately 25 kmol day^{-1} occurred at least in late summer as a consequence of seagrass decay. This is only a small portion of the flux of dissolved inorganic nitrogen from rivers and from tidal pumping ($158 \text{ kmol day}^{-1}$ of nitrate and $147 \text{ kmol day}^{-1}$ of ammonium, respectively; Canton et al. 2012, Deborde et al. 2008b).

5. Conclusion

This work indicates that the biogeochemistry of inorganic nutrients in Arcachon lagoon sediments was affected by seagrass regression. Healthy meadows trigger precipitation of DIP with Fe(III)-oxide in rhizosphere sediments. This stock is partially maintained throughout the year despite the seasonal variation of seagrass biomass. In low-density meadows, however, the dissolution of iron oxy-hydroxides in winter removes the reactive phosphorus reservoir, which must be built again during the next summer. Therefore, the annual dynamics of phosphorus exchange at the sediment-water interface (excluding plant uptake) is enhanced in a coastal zone with a low-density meadow, whereas it is much better buffered when the meadow is dense or when the sediment is not vegetated. The decline of a dense meadow corresponds to the disappearance of the reactive P stock in the sediment, which is not the case during the normal winter collapse of biomass in a healthy

meadow. *Zostera noltii* seagrass acts as a sink for dissolved inorganic nitrogen (De Wit et al. 2005). In fact, we observed that sedimentary NH_4^+ net production was larger in a low-density meadow than in a healthy meadow. These results clearly showed that seagrass regression enhances the nutrient export to the water column. At the Arcachon Bay scale, the observed decline and consequent nutrient flux may have favored a shift of the N:P ratio toward a Redfield value. Further work should follow the long-term evolution of this site, with particular attention to a possible re-colonization of the site by dense seagrass, in order to evaluate the recovery time of the stock of sedimentary phosphorus.

Acknowledgements:

We gratefully acknowledge Dr. H. Etcheber for particulate carbon analysis. We also thank E. Kochoni, S. Ferreira and S. Bichon for support in the laboratory and assistance on the field, and V. Hanquiez and G. Trut (IFREMER) for producing the map. This work was funded by the French Research National Agency programs (ANR IZOFLUX and ANR PROTIDAL), University of Bordeaux 1 (BQR), Region Aquitaine (OSQAR), and Europe (FEDER). We thank Greg K. Druschel and three anonymous reviewers for their valuable comments on the manuscript.

Synthèse générale et perspectives

Synthèse générale et perspectives

1. Les apports de ce travail de recherche

L'objectif de cette thèse était de mieux comprendre l'impact de l'herbier à *Zostera noltii* sur la dynamique biogéochimique des sédiments intertidaux du bassin d'Arcachon. Il s'agissait en particulier de caractériser la variabilité de cet impact en fonction : (i) des cycles diurnes et tidaux, (ii) des variations spatiales et saisonnières de biomasses/densité d'herbier, mais aussi (iii) de biomasses/d'abondances de la macrofaune benthique associée à l'herbier, et (iv) de l'état de colonisation de l'herbier (progression ou régression).

La stratégie mise en place dans le cadre de la thèse a effectivement permis d'améliorer la compréhension des interactions entre les herbiers à *Zostera noltii* et la biogéochimie des sédiments. D'autre part, dans un contexte plus local, les éléments nouveaux ainsi apportés ont permis de quantifier de manière plus précise l'impact de l'herbier de *Zostera noltii* du bassin d'Arcachon sur le cycle du phosphore et le métabolisme benthique de cet écosystème.

Une meilleure compréhension des interactions herbier-biogéochimie

- La première partie de ce travail a permis de caractériser les variations de la chimie redox des sédiments sur de petites échelles spatio-temporelles. Celles-ci restent encore peu connues car leur étude nécessite des mesures *in situ* à hautes résolutions spatiales et à réponses rapides. Dans des sédiments intertidaux perméables non végétalisés, la mise en place d'outils innovants *in situ* (voltammétrie *in situ*) a permis de montrer que la distribution verticale des espèces réduites, et notamment des sulfures, fluctue en fonction de la marée. Cette étude a aussi montré l'importance de l'activité du microphytobenthos et de ses migrations tidales et diurnes dans le contrôle de la dynamique de l'oxygène dissous dans les sédiments non végétalisés (Chapitre I, partie A). De précédentes études avaient évoqué un impact de l'activité de l'herbier à *Zostera noltii* sur l'oxygénation des sédiments végétalisés mais aucune mesure directe d'oxygène n'avait jusqu'alors été effectuée au niveau des racines de cette espèce. Le travail préliminaire présenté dans la partie B du Chapitre I a permis de caractériser pour la première fois l'organisation des lacunes de *Zostera noltii*. Il a été montré que la surface de ces lacunes permettant le transport d'oxygène vers les racines diminue fortement des feuilles vers l'apex des racines (Fig. 1). D'autre part, des mesures de concentrations en oxygène dans ces lacunes ont permis de caractériser les variations de ces concentrations en fonction des cycles tidaux et diurnes

(Chapitre I, partie B). Les concentrations reflétant l'activité photosynthétique de la plante ont été maximales à marée basse à la lumière et minimales à marée basse à l'obscurité.

Les cycles tidaux affectent donc les concentrations en oxygène des racines et pourrait ainsi avoir un impact sur les variations de la chimie des eaux porales de la rhizosphère avec les cycles tidaux et diurnes. C'est ce que suggère les données issues des mesures intégratives (*peepers*) présentées dans la partie A du Chapitre III. En effet, la comparaison de données ponctuelles issues de prélèvements à marée basse (carotte de sédiment) et celles issues de mesures intégrant des variations sur plusieurs cycles diurnes et tidaux semble indiquer que la présence de l'herbier induit une forte variabilité temporelle à court terme de la chimie des eaux porales (Chapitre III, partie A).

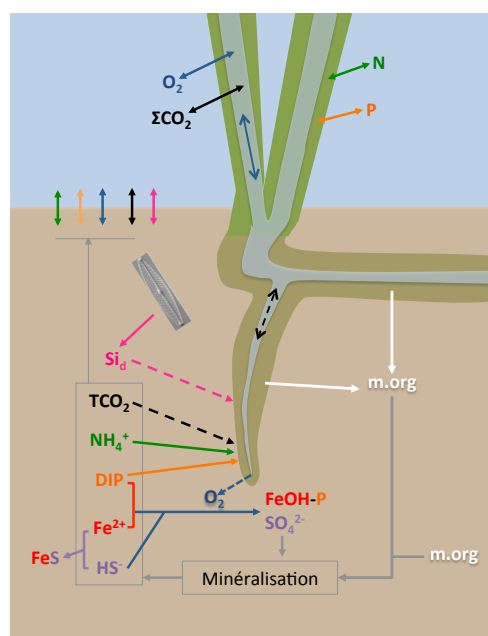


Figure 1 : Schéma conceptuel des interactions entre *Zostera noltii* et la biogéochimie benthique mises en évidence dans la littérature (voir l'Introduction générale) et par cette étude. Les flèches en pointillés représentent des tendances observées pendant cette étude qui doivent maintenant être confirmées par des études complémentaires.

- A l'échelle des pieds de zostères (c'est-à-dire d'une carotte de sédiment: 10 cm de diamètre), l'étude des concentrations en nutriments dans les eaux porales de sédiments colonisés ou non par l'herbier ont permis de montrer que la présence de zostères induit une zonation verticale marquée des profils de NH_4^+ , de DIP et aussi de TCO_2 . Cette zonation en lien avec la présence de rhizomes et de racines consiste en l'alternance de zones de fortes productions et de zones de forts pompages de nutriments (Chapitre II). De plus, les résultats de cette étude suggèrent l'existence de nouveaux processus, déjà mis en évidence sur des plantes aquatiques terrestres ou halophytes, mais jamais encore observés sur des espèces d'herbier : *Zostera noltii* pomperait via ces organes racinaires du carbone

inorganique dissous et de la silice dissoute. Cette phanérogame marine aurait donc un impact sur les concentrations de ces nutriments dans les eaux porales et donc possiblement sur leur flux à l'interface eau-sédiment (Fig. 1). Le carbone inorganique dissous, abondant dans les eaux porales par rapport aux eaux de sub-surface, pourrait être transporté des racines vers les feuilles via les lacunes aérifères et être utilisé par les feuilles. Le pompage de silice renforcerait la plante contre des stress mécaniques liés aux cycles tidaux ou aux tempêtes.

- Une étude avec des réplicats de mesures sur différents patches de *Zostera noltii* (3 à 6 carottes par patch) a montré que les variations de couverture foliaire entre les différents patches d'un herbier induisent une forte variabilité spatiale de la biogéochimie benthique des zones végétalisées. Des variations en fonction des biomasses de feuilles ont été observées sur les stocks réactifs de fer et de phosphore particuliers ainsi que sur les concentrations dans les eaux porales des nutriments recyclés via la minéralisation : TCO_2 , NH_4^+ et DIP (Chapitre II). L'effet de la biomasse des feuilles sur la variabilité spatiale des flux totaux d'oxygène dissous mesurés à la lumière et à l'obscurité a aussi été étudié en été et en automne. Les taux métaboliques benthiques (taux de respiration et de production primaire brute) ainsi obtenus ont montré une augmentation linéaire significative en fonction de la biomasse de feuilles (Chapitre III, partie B).

- Les flux benthiques totaux et les distributions verticales en oxygène dissous permettant le calcul des flux diffusifs ont été mesurés sur un cycle saisonnier complet sur des sédiments végétalisés mais aussi sur des sédiments nus du même platier intertidal (Chapitre III, partie B). Ce suivi saisonnier a montré que l'herbier affecte fortement les flux totaux, induisant une variabilité saisonnière bien plus forte que celle observée dans les sédiments nus adjacents. Comme pour les variations spatiales, la saisonnalité de ces flux totaux était aussi fortement contrôlée par la biomasse de feuilles. Cependant, l'influence de l'herbier sur les flux diffusifs serait faible, suggérant une homogénéité des apports de matière organique sur le site de Germanan. Etant donné l'hydrodynamisme de ce platier (Ganthy et al. 2013), la remise en suspension et le dépôt de particules à chaque cycle de marée pourraient homogénéiser le pool de matière organique et minimiser l'effet de la présence de l'herbier.

- L'étude de l'effet de l'interaction herbier-macrofaune benthique sur les taux de respiration benthique à l'échelle du patch d'herbier a montré un impact très faible de la distribution de la macrofaune sur les variations spatiales et saisonnières de ces taux de respiration (Chapitre III, partie B). Sur l'herbier étudié, seule l'abondance d'une espèce de l'endofaune (*Melinna Palmata*) semble contrôler les variations de taux de respiration.

- L'évolution interannuelle de la biogéochimie de sédiments colonisés par un herbier en déclin dans l'Est du Bassin d'Arcachon (Cassy) a montré un changement significatif de l'effet de ces phanérogames sur la biogéochimie des nutriments inorganiques avant et après leur régression (Chapitre 4). Deborde et al. (2008a) ont échantillonné un herbier stable du bassin d'Arcachon qui montrait un cycle de croissance typique avec un maximum de biomasse en été. Cet herbier agissait alors globalement comme un puits de phosphore pour la colonne d'eau en maintenant un stock de phosphore particulaire dans la rhizosphère tout au long de l'année. Quatre ans plus tard, ce même herbier stressé a été échantillonné dans le cadre de cette thèse. Les résultats ont montré un cycle de croissance de l'herbier perturbé avec des biomasses de fin d'été très faibles, pas significativement différentes des biomasses hivernales. Les mesures réalisées en 2010/2011 ont montré que cet herbier stressé induisait au contraire une dissolution des oxydes de fer en hiver et donc la libération dans la phase dissoute du phosphore piégé par ceux-ci. Un stock de phosphore particulaire pouvait quand même être reformé en fin de période de croissance mais restait plus faible que celui formé lorsque l'herbier était stable. Les résultats ont aussi montré que l'herbier stressé induisait une production plus importante d'ammonium dans les eaux porales que l'herbier stable. Les nutriments ainsi libérés dans les eaux porales suite à la régression de l'herbier ont dû être exporté dans la colonne d'eau par diffusion.

Une quantification plus précise de l'impact de l'herbier à *Zostera noltii* sur la biogéochimie benthique du Bassin d'Arcachon

- Les précédents travaux de Deborde et al. (2008a) ont montré que l'herbier à *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon agit comme un puits significatif de P via le piégeage de celui-ci sous formes de stocks réactifs de P particuliers dans la rhizosphère. Les quantités de P particuliers réactifs stockées dans cette couche de sédiments végétalisés (6 cm d'épaisseur) avaient alors été mesurées et comparées à celles trouvées sur la même épaisseur dans les sédiments nus. Les stocks de P mesurés lors de cette dernière étude avaient été extrapolés en première approximation à l'ensemble de l'herbier du bassin

d’Arcachon. Les données obtenues dans le cadre de cette thèse permettent de préciser ces précédentes conclusions en quantifiant les variations de ces stocks de P particulaire formé par l’herbier à *Zostera noltii* en fonction (i) de l’état de colonisation de l’herbier, (ii) des biomasses de différents patchs d’herbier et aussi en fonction (iii) du site d’étude. Le tableau 1 synthétise les données obtenues dans le Bassin d’Arcachon par Deborde et al. (2007) et dans le cadre de cette thèse (Chapitre II et Chapitre IV) en présentant les stocks de P particuliers réactifs formés (stock positif) ou libérés par dissolution (stock négatif) en réponse à l’activité de l’herbier.

Pendant la période de croissance (i.e. de mars à juillet), les données obtenues à Cassy par Deborde et al. (2008a) avaient montré que la présence d’un herbier stable était susceptible d’induire le stockage d’environ 60 mmol de P par m² de surface colonisée. Des mesures ont été réalisées dans le cadre de cette thèse sur le platier intertidal de Germanan colonisé par un herbier stable présentant des biomasses comparables à celles observées à Cassy en 2006. Ces dernières mesures ont montré que la présence de l’herbier induisait au printemps une dissolution du stock de P particulaire vers la phase dissoute, soit une perte d’environ 20 mmol m⁻². Même en été, l’herbier de ce platier interne du Bassin d’Arcachon, a un effet très différent de celui rapporté à Cassy sur la dynamique du phosphore.

D’autre part, la comparaison des stocks mesurés en 2006 et en 2010/2011 dans les sédiments végétalisés sur le platier de Cassy a permis de quantifier les effets de la forte régression des herbiers à *Zostera noltii* qui affecte cette zone. En début de période de croissance (Mars), il a ainsi été montré que ce déclin pourrait conduire à une perte du sédiment vers la colonne d’eau de jusqu’à 52 mmol de phosphore par m² de surface d’herbier perdue (Chapitre IV). En extrapolant ces résultats à la surface totale d’herbier perdue dans le Bassin d’Arcachon, le déclin des herbiers pourrait alors fournir un apport significatif de phosphore vers la colonne d’eau de la lagune qui serait comparable aux apports par les rivières.

Tableau 1: Bilan des stocks de P particulaire réactifs formés (valeurs positives) ou libérés par dissolution (valeurs négatives) dans les sédiments de surface de par la présence de *Zostera noltii*. Stocks calculés en soustrayant les stocks mesurés dans les sédiments végétalisés à ceux mesurés dans les sédiments nus sur deux sites du Bassin d’Arcachon (platier de Germanan et platier proche du Port de Cassy) pendant cette étude et par Deborde et al. (2008a) :

		Stock de P induit par présence de l'herbier (mmol/m ²)	biomasse totale herbier (g PS /m ²)	
Cassy Platier proche du Port de Cassy	mars-06	51,6	22,9	Deborde et al. 2008a
	mai-06	68,8	135,2	
	juil-06	63,9	272,4	
	sept-06	48,8	377,3	
	sept-10	20,7	34,7	Cette étude
	sept-11	-13,1	31,5	
	mars-11	36,4	56,9	
Germanan intérieur du bassin	avr-10 Z1	-25,8	161,4	
	avr-10 Z2	-24,3	146,6	
	juin-10 Z1	-17,5	127,9	
	juin-10 Z2	0,3	265,4	

Sur le platier de Germanan, des patches de couvertures foliaires faibles (Z1) et fortes (Z2) ont été échantillonnés.

• Plusieurs études ont été menées dans le Bassin d’Arcachon afin d’évaluer en mode *in situ* (chambre benthique ou Eddy Covariance) ou *ex situ* (incubation de carotte de sédiments) les taux métaboliques benthiques de l’herbier à *Zostera noltii* de cette lagune (Tableau 2). Toutes ces études ont permis de mieux caractériser le métabolisme benthique de cet herbier mais aucune n’avait jusqu’alors couvert un cycle saisonnier complet. L’incubation *ex situ* de carotte de sédiments est une méthode présentant des biais potentiels (e.g. stress de la plante dû au prélèvement ou minimisation du rôle des plus gros organismes de la macrofaune benthique non prélevés dans les carottes) mais qui reste facile à mettre en œuvre. En utilisant cet outil, nous avons donc pu multiplier les mesures et étudier pour la première fois la saisonnalité mais aussi la variabilité spatiale du métabolisme d’un herbier à *Zostera noltii* de la lagune. Les incubations réalisées à luminosité constante ont montré que la variabilité spatio-temporelle des taux de respiration et de production primaire brute des sédiments végétalisés était contrôlée à environ 70 % par la biomasse des feuilles de *Zostera noltii* (Chapitre III, partie B).

En utilisant les variations spatiales et saisonnières de ce dernier paramètre, il est donc possible de faire une bonne estimation des taux métaboliques à l’échelle de la zone intertidale du Bassin d’Arcachon. Une première estimation a pu être faite en extrapolant les taux métaboliques mesurés dans cette étude à l’échelle de la lagune en tenant compte

des variations saisonnières et des hétérogénéités de la distribution spatiale de l'herbier à *Zostera noltii* décrit en 2005 et en 2007 (Plus et al. 2010). Ce premier bilan a montré que le taux de respiration de la surface colonisée par cet herbier a baissé de 235 ± 44 kmol O₂ h⁻¹ en 2005 à 154 ± 24 kmol O₂ h⁻¹ en 2007. Le taux de production est quant à lui passé de 217 ± 46 kmol O₂ h⁻¹ en 2005 à 130 ± 27 kmol O₂ h⁻¹ in 2007. En considérant les taux moyens annuels calculés pour les sédiments nus, nous avons montré que la régression de l'herbier aurait induit une diminution significative des taux de respiration et de production de la zone intertidal du Bassin d'Arcachon.

Tableau 2 : Taux de production primaire brute benthique et de respiration benthique (en mmol O₂ m⁻² h⁻¹) mesurés dans les herbiers à *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon, synthèse des données de la littérature et de cette étude :

			Taux de production primaire brute benthique (mmol/m ² /h)					
			Hiver		Printemps		Ete	Automne
Viaroli et al. 1996	Chambre benthique	Z			8,8		14,8	
Welsh et al. 2000	Incubation carotte (lumière naturelle)	Z	9,5		40,1			28,5
Deborde 2007	Chambre benthique	N	5,3					
		Z	2,8		1,6			
Polsenaere et al. 2012	Eddy covariance ¹	Z (22%)						15,8 ±14,8
		Z (90%)			*		9,5 ±5,4	4,0 ±7,2
Delgard et al. in prep	Incubation carotte (lumière artificielle)	N	2,5 ±0,9		0,2 ±0,1		0,8 ±0,0	0 ±0,1
		Z1				3,4 ±0,8	0,6 ±0,6	
		Z2	0,5 ±0,3		1,7 ±0,7	4,8 ±0,5	2,9 ±1,7	
		Z3				6,0 ±1,2	8,8 ±1,4	
			Taux de respiration benthique (mmol/m ² /h)					
			Hiver		Printemps		Ete	Automne
Viaroli et al. 1996	Chambre benthique	Z			2,5 ±0,8		7,9 ±1,9	
Welsh et al. 2000	Incubation carotte (lumière naturelle)	Z	3,6 ±1		10,5 ±1			env 9
Deborde 2007	Chambre benthique	N	3,4		3,1			
		Z	1,9		3,1			
Polsenaere et al. 2012	Eddy covariance ¹	Z (22%)						9,7 ±13,3
		Z (90%)					3,6 ±3,2	0,8 ±4,0
Delgard et al. in prep	Incubation carotte (lumière artificielle)	N	1,2 ±0,2		1,2 ±0,2		1,7 ±0,2	1,1 ±0,2
		Z1				3,2 ±0,5	1,8 ±0,3	
		Z2	0,8 ±0,1		3,5 ±0,6	5,8 ±0,8	3,0 ±0,9	
		Z3				6,7 ±0,9	5,9 ±1,7	

¹Les flux de carbone (mesurés par EC à marée basse) et d'oxygène (mesurés par incubation et chambre benthique) ont été comparés en assumant un ratio molaire de 1 :1 comme effectué dans Clavier et al. (2011).

2. Les perspectives amenées par ce travail de recherche

Caractérisation des processus encore méconnus et leurs variations spatio-temporelles à courts termes

- L'étude sur la dynamique de l'oxygène au niveau des racines de *Zostera noltii* initiée ici devrait se poursuivre en utilisant des outils innovants *in situ* comme des optodes planaires ou un micro-profileur benthique de microélectrodes O₂. Il s'agira non seulement de caractériser les fuites d'oxygène mais aussi d'évaluer leur impact sur la chimie de certaines espèces réactives mesurables à haute résolution spatio-temporelle avec la voltammétrie *in situ* (i.e. H₂S, Fe(II), Fe(III), Mn(II)).

- D'autre part, il apparaît important de confirmer les tendances observés ici concernant l'impact de *Zostera noltii* sur la dynamique du carbone inorganique dissous et de la silice dissoute des eaux porales (Chapitre II) et de mieux comprendre les données issues des *peepers* (Chapitre 3, partie A). Pour ce faire, des mesures à hautes résolutions verticales de DIP, NH₄⁺, TCO₂ et aussi de Si(d) pourraient être réalisées en utilisant d'autres outils tels que les DET (Diffusive Equilibrium in Thin films) qui sont des gels de diffusion avec un temps d'équilibration de 6 à 48 heures selon l'espèce chimique et le milieu considérés.

Caractériser les variations spatio-temporelles à long terme

- La morphologie des herbiers à *Zostera noltii* peut varier en fonction du substrat colonisé ou encore du niveaux tidal (Peralta et al. 2000). Cette plasticité est susceptible d'induire des variations de l'impact de cet herbier sur la biogéochimie des sédiments (Holmer et al. 2006, vase vs sable). Le Bassin d'Arcachon présente des herbiers à *Zostera noltii* colonisant plusieurs types de substrats et différents niveaux tidaux dont les impacts spécifiques restent peu connus.

- La saisonnalité du métabolisme benthique des herbiers à *Zostera noltii* a été caractérisée en tenant compte des variations de température mais à luminosité constante et en condition d'immersion. D'autres études devraient être menées afin de prendre en compte les variabilités liées à la lumière et aux cycles tidaux. Concernant les cycles de marées, quelques études ont déjà été menées dont une seule sur le Bassin d'Arcachon, mais leur conclusion reste divergente (Silva et al. 2005, Ouisse et al. 2011, Clavier et al. 2011, Polsenaere et al. 2012).

- Cette étude a aussi mis en évidence l'importance du microphytobenthos sur la dynamique de l'oxygène selon les cycles tidaux (Chapitre 1, partie A) et sur les flux métaboliques benthiques en hiver (Chapitre 3, partie B). D'autres études ont aussi montré l'importance des communautés microphytobenthiques, mais celles-ci restent encore peu étudiées dans le Bassin d'Arcachon. Les Spartines et les zostères marines colonisent aussi la lagune mais leurs impacts sur les cycles des éléments biogènes étudiés ici sont peu connus.

- Cette étude a montré que l'effet de l'herbier à *Zostera noltii* sur le cycle du phosphore pouvait être très variable. Cet effet est lié à la capacité des herbiers à oxygéner le sédiment, permettant ainsi le piégeage du phosphore par les oxydes de fer. Ce processus et la variabilité de son intensité seront certainement mieux compris une fois que les pertes d'oxygène au niveau des racines seront mieux décrites. D'autres mesures de phosphore particulières dans les sédiments végétalisés du Bassin d'Arcachon seront nécessaires afin d'obtenir des estimations correctes à l'échelle de la lagune.

Enfin, cette étude a montré que la régression des herbiers aurait une forte influence sur les cycles biogéochimiques. Il apparaît important de poursuivre ce travail en continuant notamment le suivi initié sur le platier intertidal de Cassy, situé dans la zone fortement affectée par le déclin d'herbier observé dans le Bassin d'Arcachon. En cas de recolonisation, il s'agira aussi d'évaluer le temps nécessaire pour retrouver les bénéfices en termes biogéochimiques (effets stabilisateur sur les apports en nutriments) apportés par un herbier stable (Mc Glathery et al. 2012).

D'autre part, les résultats obtenus au cours de cette thèse ainsi que ceux obtenus dans les autres travaux du projet IZOFLUX (projet ANR finançant en grande partie cette thèse) permettront l'élaboration d'un modèle diagenétique décrivant les mécanismes benthiques des sédiments végétalisés et d'un modèle exprimant les flux benthiques en fonction de paramètres biologiques (herbier et bioturbation associée).

Références bibliographiques

- Abdelrhman, M.A., 2007. Modeling coupling between eelgrass *Zostera marina* and water flow. Marine Ecology Progress Series 338, 81-96.
- Alcoverro, T., Manzanera, M., Romero, J., 1998. Seasonal and age-dependent variability of *Posidonia oceanica* (L.) Delile photosynthetic parameters. Journal of Experimental Marine Biology Ecology 230, 1-13.
- Alcoverro, T., Manzanera, M., Romero, J., 2001. Annual metabolic carbon balance of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile: the importance of carbohydrate reserves. Marine Ecology Progress Series 211, 105-116.
- Alexandre, A., Silva, J., Bouma, T.J., Santos, R., 2011. Inorganic nitrogen uptake kinetics and whole-plant nitrogen budget in the seagrass *Zostera noltii*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 401, 7-12.
- Aller, R.C., 1980. Diagenetic processes near the sediment-water interface of Long Island Sound. I. Decomposition and nutrient element geochemistry (S, N, P). Estuarine physics and chemistry: studies in Long Island Sound, 237-350.
- Aller, R.C., Aller, J.Y., 1992. Meiofauna and solute transport in marine muds. Limnology & Oceanography 37, 1018-1033.
- Alongi, D.M., 1996. The dynamics of benthic nutrient pools and fluxes in tropical mangrove forests. Journal of Marine Research 54, 123-148.
- Amos, C.L., Bergamasco, A., Umgiesser, G., Cappucci, S., Cloutier, D., Denat, L., Flindt, M., Bonardi, M., Cristante, S., 2004. The stability of tidal flats in Venice Lagoon - The results of in-situ measurements using two benthic, annular flumes. Journal of Marine Systems 51, 211-241.
- Anderson, M.J., 2001. Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 626-639.
- Anderson, M.J., Gorley, R.N., Clarke, K.R., 2008. PERMANOVA for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E Ltd., Plymouth, United Kingdom, 214 pp.
- Anderson, W.T., Fourqurean, J.W., 2003. Intra- and interannual variability in seagrass carbon and nitrogen stable isotopes from south Florida, a preliminary study. Organic Geochemistry 34, 185-194.
- Anschutz, P., Zhong, S., Sundby, B., Mucci, A., Gobeil, C., 1998. Burial efficiency of phosphorus and the geochemistry of iron in continental margin sediments. Limnology and Oceanography 43, 53-64.
- Anschutz, P., Sundby, B., Lefrançois, L., Luther, G.W., Mucci, A., 2000. Interactions between metal oxides and species of nitrogen and iodine in bioturbated marine sediments. Geochimica et Cosmochimica Acta 64, 2751-2763.
- Anschutz, P., Dedieu, K., Desmazes, F., Chaillou, G., 2005. Speciation, oxidation state, and reactivity of particulate manganese in marine sediments. Chemical Geology 218, 265-279.
- Anschutz, P., Chaillou, G., Lecroart, P., 2007. Phosphorus diagenesis in sediment of the Thau Lagoon. Estuarine, Coastal and Shelf Science 72, 447-456.
- Asmus, R.M., Sprung, M., Asmus, H., 2000. Nutrient fluxes in intertidal communities of a South European lagoon (Ria Formosa) - Similarities and differences with a northern Wadden Sea bay (Sylt-Rømø Bay). Hydrobiologia 436, 217-235.
- Auby, I., 1991. Contribution à l'étude des herbiers de *Zostera noltii* dans le bassin d'Arcachon. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, 234 p.

- Auby, I., Labourg, P.J., 1996. Seasonal dynamics of *Zostera noltii* Hornem. In the Bay of Arcachon (France). *Journal of Sea Research* 35, 269-277.
- Auby, I., Bost C.-A., Budzinski H., Dalloyau S., Desternes A., Belles A., Trut G., Plus M., Pere C., Couzi L., Feigne C., Steinmetz J., 2011. Decline of eelgrass beds in the Arcachon Bay : Present state and research for causes. IFREMER report RST/LER/AR/11.007 <http://archimer.ifremer.fr/doc/00054/16507/>
- Archer, D., Devol, A., 1992. Benthic oxygen fluxes on the Washington shelf and slope : a comparison of in situ microelectrode and chamber flux measurements. *Limnology and Oceanography* 37, 614-629.
- Azzoni, R., Giordani, G., Bartoli, M., Welsh, D.T., Viaroli, P., 2001. Iron, sulphur and phosphorus cycling in the rhizosphere sediments of a eutrophic *Ruppia cirrhosa* meadow (Valle Smarlacca, Italy). *Journal of Sea Research* 45, 15-26.
- Bachelet, G., De Montaudouin, X., Auby, I., Labourg, P.J., 2000. Seasonal changes in macrophyte and macrozoobenthos assemblages in three coastal lagoons under varying degrees of eutrophication. *ICES Journal of Marine Science* 57, 1495-1506.
- Bally, G., Mesnage, V., Deloffre, J., Clarisse, O., Lafite, R., Dupont, J-P., 2004. Chemical characterization of Pore Waters of Sein Estuary Intertidal Mudflats : Relations with Erosion-Deposition cycles. *Marine Pollution Bulletin* 49, 163- 173.
- Bally, G., Mesnage, V., Clarisse, O., Dupont, J-P., Oudanne, B., Lafite, R., 2005. Dialysis porewater sampler : a strategy for time equilibration optimisation. In : Serrano L., Golterman H.L. (Eds) *Phosphates in Sediments*, proceedings of the 4th International Symposium, 9-20.
- Banta, G.T., Pedersen, M.F., Nielsen, S.L., 2004. Decomposition of marine primary producers: consequences for nutrient recycling and retention in coastal ecosystems. In: Nielsen SL, Banta GT, Pedersen MF (eds) *Estuarine nutrient cycling: the influence of primary producers*. Kluwer Academic, Dordrecht, p 187–216.
- Barber, B.J., Behrens, P.J., 1985. Effects of elevated temperature on seasonal in situ leaf productivity of *Thalassia testudinum* Banks ex König and *Syringodium filiforme* Kützinger. *Aquatic Botany* 22, 61-69.
- Barko, J.W., Smart, R.M., 1981. Sediment-based nutrition of submersed macrophytes. *Aquatic Botany* 10, 339-352.
- Barko, J.W., Gunnison, D., Carpenter, S.R., 1991. Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. *Aquatic Botany* 41, 41-65.
- Barnabas, A.D., 1991. *Thalassodendron ciliatum* (Forssk.) Den Hartog: root structure and histochemistry in relation to apoplastic transport. *Aquatic Botany* 40, 129-143.
- Bartoli, M., D. Nizzoli & P. Viaroli, 2003. Microphytobenthos activity and fluxes at the sediment-water interface: inter- actions and spatial variability. *Aquatic Ecology* 37, 341–349.
- Beck, M., Dellwig, O., Liebezeit, G., Schnetger, B., Brumsack, H.J., 2008. Spatial and seasonal variations of sulphate, dissolved organic carbon, and nutrients in deep pore waters of intertidal flat sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79, 307-316.
- Beer, S., Rehnberg, J., 1997. The acquisition of inorganic carbon by the seagrass *Zostera marina*. *Aquatic Botany* 56, 277-283.
- Berg, P., Risgaard-Petersen, N., Rysgaard, S., 1998. Interpretation of measured concentration profiles in sediment pore water. *Limnology and Oceanography* 43, 1500-1510.

- Bernard, G. 2007. Changements à long terme des peuplements de magnoliophytes d'un étang sous forte influence anthropique : l'étang de Berre (Méditerranée, France). Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille II, 140 p.
- Berner, R.A., 1980. Early diagenesis : a theoretical approach / Robert A. Berner. Princeton University Press, Princeton, N.J., 241 pp.
- Billerbeck, M., Werner, U., Bosselmann, K., Walpersdorf, E., Huettel, M., 2006a. Nutrient release from an exposed intertidal sand flat. *Marine Ecology Progress Series* 316, 35-51.
- Billerbeck, M., Werner, U., Polerecky, L., Walpersdorf, E., DeBeer, D., Huettel, M., 2006b. Surficial and deep pore water circulation governs spatial and temporal scales of nutrient recycling in intertidal sand flat sediment. *Marine Ecology Progress Series* 326, 61-76.
- Billerbeck, M., Røy, H., Bosselmann, K., Huettel, M., 2007. Benthic photosynthesis in submerged Wadden Sea intertidal flats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71, 704-716.
- Björk, M., Weil, A., Beer, S., Semesi, S., 1997. Photosynthetic utilisation of inorganic carbon by seagrasses from Zanzibar, East Africa. *Marine Biology* 129, 363-366.
- Blaabjerg, V., Finster, K., 1998. Sulphate reduction associated with roots and rhizomes of the marine macrophyte *Zostera marina*. *Aquatic Microbial Ecology* 15, 311-314.
- Blanchard, G.F., Guarini, J.M., Orvain, F., Sauriau, P.G., 2001. Dynamic behaviour of benthic microalgal biomass in intertidal mudflats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 264, 85-100.
- Blanchet, H., De Montaudouin, X., Chardy, P., Bachelet, G., 2005. Structuring factors and recent changes in subtidal macrozoobenthic communities of a coastal lagoon, Arcachon Bay (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 561-576.
- Blanchet, H., De Montaudouin, X., Lucas, A., Chardy, P., 2004. Heterogeneity of macrozoobenthic assemblages within a *Zostera noltii* seagrass bed: Diversity, abundance, biomass and structuring factors. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 61, 111-123.
- Boon, P.I., 1986. Nitrogen pools in seagrass beds of *Cymodocea serrulata* and *Zostera capricorni* of Moreton Bay, Australia. *Aquatic Botany* 25, 1-19.
- Borges, A.V. 2005. Do we have enough pieces of the jigsaw to integrate CO₂ fluxes in the coastal ocean? *Estuaries* 28, 3-27.
- Borowitzka M.A., Lavery P. and van Keulen M., 2006. Epiphytes of seagrasses. In *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (eds. A.W. Larkum, R.J. Orth and C.M. Duarte), Springer, Dordrecht, pp. 441-461.
- Borum, J., Pedersen, O., Greve, T.M., Frankovich, T.A., Zieman, J.C., Fourqurean, J.W., Madden, C., 2005. The potential role of plant oxygen and sulphide dynamics in die-off events in tropical seagrass, *Thalassia testudinum*. *Journal of Ecology* 93, 148-158.
- Borum, J., Sand-Jensen, K., Binzer, T., Pedersen, O., Greve, T., 2006. Oxygen Movement in Seagrasses. *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer Netherlands, pp. 255-270.
- Bos, A.R., Bouma, T.J., de Kort, G.L.J., van Katwijk, M.M., 2007. Ecosystem engineering by annual intertidal seagrass beds: Sediment accretion and modification. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74, 344-348.

- Boström, C., Bonsdorff, E., 1997. Community structure and spatial variation of benthic invertebrates associated with *Zostera marina* (L.) beds in the northern Baltic Sea. *Journal of Sea Research* 37, 153-166.
- Boström, C., Roos, C., Rönnerberg, O., 2004. Shoot morphometry and production dynamics of eelgrass in the northern Baltic Sea. *Aquatic Botany* 79, 145-161.
- Boström, C., O'Brien, K., Roos, C., Ekebom, J., 2006. Environmental variables explaining structural and functional diversity of seagrass macrofauna in an archipelago landscape. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 335, 52-73.
- Böttcher, M.E., Oelschläger, B., Höpner, T., Brumsack, H.J., Rullkötter, J., 1998. Sulfate reduction related to the early diagenetic degradation of organic matter and 'black spot' formation in tidal sandflats of the German Wadden Sea (southern North Sea): Stable isotope (^{13}C , ^{34}S , ^{18}O) and other geochemical results. *Organic Geochemistry* 29, 1517-1530.
- Böttcher, M.E., Hespenheide, B., Llobet-Brossa, E., Beardsley, C., Larsen, O., Schramm, A., Wieland, A., Böttcher, G., Berninger, U.G., Amann, R., 2000. The biogeochemistry, stable isotope geochemistry, and microbial community structure of a temperate intertidal mudflat: An integrated study. *Continental Shelf Research* 20, 1749-1769.
- Boucher, J.M., 1968. Etude océanographique des chenaux du bassin d'Arcachon. PhD Thesis, Université Bordeaux 1, 168 pp.
- Boudouresque, C.F., Bernard, G., Pergent, G., Shili, A., Verlaque, M., 2009. Regression of Mediterranean seagrasses caused by natural processes and anthropogenic disturbances and stress: A critical review. *Botanica Marina* 52, 395-418.
- Boudreau, B. P., 1996. The diffusive tortuosity of fine-grained unlithified sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 60, 3139-3142.
- Boudreau, B.P., 1997. Diagenetic models and their implementation : modelling transport and reactions in aquatic sediments. Springer, Berlin, 414 pp.
- Boudreau, B.P., Jørgensen, B.B., 2001. The benthic boundary layer, Oxford University Press ed.
- Braeckman, U., Provoost, P., Gribsholt, B., Van Gansbeke, D., Middelburg, J.J., Soetaert, K., Vincx, M., Vanaverbeke, J., 2010. Role of macrofauna functional traits and density in biogeochemical fluxes and bioturbation. *Marine Ecology Progress Series* 399, 173-186.
- Braeckman, U., Van Colen, C., Soetaert, K., Vincx, M., Vanaverbeke, J., 2011. Contrasting macrobenthic activities differentially affect nematode density and diversity in a shallow subtidal marine sediment. *Marine Ecology Progress Series* 422, 179-191.
- Brandl, H., Hanselmann, K.W., 1991. Evaluation and application of dialysis porewater samplers for microbiological studies at sediment-water interfaces. *Aquatic Sciences* 53, 55-73.
- Brendel, P.J., Luther III, G.W., 1995. Development of a gold amalgam voltammetric microelectrode for the determination of dissolved Fe, Mn, O_2 , and $\text{S}(\text{-II})$ in porewaters of marine and freshwater sediments. *Environmental Science and Technology* 29, 751-761.
- Breusch, T.S., Pagan, A.R., 1979. Simple test for heteroscedasticity and random coefficient variation. *Econometrica (The Economic Society)* 47, 1287-1294.

- Bristow, G., Taillefert, M., 2008. VOLTINT: A Matlab®-based program for semi-automated processing of geochemical data acquired by voltammetry. *Computers & Geosciences* 34, 153-162.
- Brito, A., Newton, A., Tett, P., Fernandes, T.F., 2010. Sediment and water nutrients and microalgae in a coastal shallow lagoon, Ria Formosa (Portugal): Implications for the water framework directive. *Journal of Environmental Monitoring* 12, 318-328.
- Brix, H., Lyngby, J.E., 1985. Uptake and translocation of phosphorus in eelgrass (*Zostera marina*). *Marine Biology* 90, 111-116.
- Brotas, V., Risgaard-Petersen, N., Serôdio, J., Ottosen, L., Dalsgaard, T., Ribeiro, L., 2003. *In situ* measurements of photosynthetic activity and respiration of intertidal benthic microalgal communities undergoing vertical migration. *Ophelia* 57, 13-26.
- Bull, D.C., Taillefert, M., 2001. Seasonal and topographic variations in porewaters of a southeastern USA salt marsh are revealed by voltammetric profiling. *Geochemical Transactions* 2, 104-111.
- Burdige, D.J., 2006. *Geochemistry of Marine Sediments*. Princeton University Press, Princeton, 630 pp.
- Burdige, D.J. 2011. Estuarine and coastal sediments - coupled biogeochemical cycling. in *Treatise on Estuarine and Coastal Science*, vol. 5.09 (R. Laane and J.J. Middelburg, eds.), Elsevier, 279-316.
- Burdige, D.J., Zimmerman, R.C., 2002. Impact of seagrass density on carbonate dissolution in Bahamian sediments. *Limnology and Oceanography* 47, 1751-1763.
- Burdige, D.J., Zimmerman, R.C., Hu, X., 2008. Rates of carbonate dissolution in permeable sediments estimated from pore-water profiles: The role of seagrasses. *Limnology and Oceanography* 53, 549-565.
- Burkholder, J.M., Mason, K.M., Glasgow Jr, H.B., 1992. Water-column nitrate enrichment promotes decline of eelgrass *Zostera marina*: evidence from seasonal mesocosm experiments. *Marine Ecology Progress Series* 81, 163-178.
- Burkholder, J.M., Glasgow, H.B., Cooke, J.E., 1994. Comparative effects of water-column nitrate enrichment on eelgrass *Zostera marina*, shoalgrass *Halodule wrightii*, and widgeongrass *Ruppia maritima*. *Marine Ecology Progress Series* 105, 121-138.
- Burkholder, J.M., Tomasko, D.A., Touchette, B.W., 2007. Seagrasses and eutrophication. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 350, 46-72.
- Cabaço, S., Santos, R., Duarte, C.M., 2008. The impact of sediment burial and erosion on seagrasses: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 79, 354-366.
- Cai, W.J., Hu, X., Huang, W.J., Murrell, M.C., Lehrter, J.C., Lohrenz, S.E., Chou, W.C., Zhai, W., Hollibaugh, J.T., Wang, Y., Zhao, P., Guo, X., Gundersen, K., Dai, M., Gong, G.C., 2011. Acidification of subsurface coastal waters enhanced by eutrophication. *Nature Geoscience*, DOI: 10.1038/NGEO1297,.
- Canfield, D.E., Kristensen, E., Thamdrup, B., 2005. Aquatic geomicrobiology. *Advances in Marine Biology* 48, 1-599.
- Canton, M., 2009. Dynamique des éléments biogènes dans le continuum fluvio-estuarien de la zone hydrologique d'influence du bassin d'Arcachon. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, 192 p.
- Canton, M., Anschutz, P., Naudet, V., Poirier, D., Naessens, F., Francecshi, M., Molnar, N. Mouret, A., 2010. Impact of a solid waste disposal on nutrient dynamics in a sandy catchment. *Journal of Contaminant Hydrology* 116, 1-15.

- Canton, M., Anschutz, P., Coynel, A., Polsenaere, P., Auby, I., Poirier, D., 2012. Nutrient export to an Eastern Atlantic coastal zone: First modeling and nitrogen mass balance. *Biogeochemistry* 107, 361-377.
- Carignan, R., 1984. Interstitial water sampling by dialysis: Methodological notes. *Limnology and Oceanography* 29, 667-670.
- Carignan, R., Kalff, J., 1980. Phosphorus Sources for Aquatic Weeds: Water or Sediments? *Science* 207, 987-989.
- Cartaxana, P., Serôdio, J., 2008. Inhibiting diatom motility: A new tool for the study of the photophysiology of intertidal microphytobenthic biofilms. *Limnology and Oceanography: Methods* 6, 466-476.
- Casagranda, C., Boudouresque, C.F., Francour, P., 2005. Abundance, population structure and production of *Hydrobia ventrosa* (Gastropoda: Prosobranchia) in a Mediterranean brackish lagoon, lake Ichkeul, Tunisia. *Archiv Für Hydrobiologie* 164, 411-428.
- Caumette, P., Castel, J., Herbert, R., 1996. Coastal Lagoon Eutrophication and Anaerobic processes (C.L.E.A.N.): nitrogen and sulfur cycles and population dynamics in coastal lagoons. *Hydrobiologia* 329.
- Cha, H.J., Lee, C.B., Kim, B.S., Choi, M.S., Ruttenberg, K.C., 2005. Early diagenetic redistribution and burial of phosphorus in the sediments of the southwestern East Sea (Japan Sea). *Marine Geology* 216, 127-143.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M., 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. PRIMER-E, Plymouth.
- Clavier, J., Chauvaud, L., Carlier, A., Amice, E., Van der Geest, M., Labrosse, P., Diagne, A., Hily, C., 2011. Aerial and underwater carbon metabolism of a *Zostera noltii* seagrass bed in the Banc d'Arguin, Mauritania. *Aquatic Botany* 95, 24-30.
- Clément, J.C., Shrestha, J., Ehrenfeld, J.G., Jaffé, P.R., 2005. Ammonium oxidation coupled to dissimilatory reduction of iron under anaerobic conditions in wetland soils. *Soil Biology and Biochemistry* 37, 2323-2328.
- Conley, D.J., Malone, T.C., 1992. Annual cycle of dissolved silicate in Chesapeake Bay: implications for the production and fate of phytoplankton biomass. *Marine Ecology Progress Series* 81, 121-128.
- Connell, E.L., Colmer, T.D., Walker, D.I., 1999. Radial oxygen loss from intact roots of *Halophila ovalis* as a function of distance behind the root tip and shoot illumination. *Aquatic Botany* 63, 219-228.
- Cooke, J., Leishman, M.R., 2011. Is plant ecology more siliceous than we realise? *Trends in Plant Science* 16, 61-68.
- Cornelisen, C.D., Thomas, F.I.M., 2009. Prediction and validation of flow-dependent uptake of ammonium over a seagrass-hardbottom community in Florida Bay. *Marine Ecology Progress Series* 386, 71-81.
- Cottet, M., de Montaudouin, X., Blanchet, H., Lebleu, P., 2007. *Spartina anglica* eradication experiment and in situ monitoring assess structuring strength of habitat complexity on marine macrofauna at high tidal level. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71, 629-640.
- Covazzi Harriague, A., Bianchi, C.N., Albertelli, G., 2006. Soft-bottom macrobenthic community composition and biomass in a *Posidonia oceanica* meadow in the Ligurian Sea (NW Mediterranean). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70, 251-258.

- Dalloyau, S., G. Trut, M. Plus, Auby, I., 2009. Caractérisation de la qualité biologique des Masses d'Eau Côtières: Cartographie des herbiers de *Zostera noltii* et *Zostera marina* du Bassin d'Arcachon. Rapport Ifremer: 52 pp.
- De Beer, D., Wenzhöfer, F., Ferdelman, T.G., Boehme, S.E., Huettel, M., Van Beusekom, J.E.E., Böttcher, M.E., Musat, N., Dubilier, N., 2005. Transport and mineralization rates in North Sea sandy intertidal sediments, Sylt-Rømø Basin, Wadden Sea. *Limnology and Oceanography* 50, 113-127.
- De Boer, W.F., 2007. Seagrass-sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: A review. *Hydrobiologia* 591, 5-24.
- De Wit, R., 2008. Microbial diversity in the Bassin d'Arcachon coastal lagoon (SW France). *Hydrobiologia* 611, 5-15.
- De Wit, R., Stal, L.J., Lomstein, B.A., Herbert, R.A., Van Gemerden, H., Viaroli, P., Cecherelli, V.U., Rodriguez-Valera, F., Bartoli, M., Giordani, G., Azzoni, R., Schaub, B., Welsh, D.T., Donnelly, A., Cifuentes, A., Antón, J., Finster, K., Nielsen, L.B., Pedersen, A.G.U., Neubauer, A.T., Colangelo, M.A., Heijs, S.K., 2001. Robust: The role of buffering capacities in stabilising coastal lagoon ecosystems. *Continental Shelf Research* 21, 2021-2041.
- Deborde, J. 2007. Processus biogéochimiques des zones intertidales des systèmes lagunaires : le bassin d'arcachon (sw, france). Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, 204 p.
- Deborde, J., Anschutz, P., Chaillou, G., Etcheber, H., Commarieu, M.V., Lecroart, P., Abril, G., 2007. The dynamics of phosphorus in turbid estuarine systems: Example of the Gironde estuary (France). *Limnology and Oceanography* 52, 862-872.
- Deborde, J., Abril, G., Mouret, A., Jézéquel, D., Thouzeau, G., Clavier, J., Bachelet, G., Anschutz, P., 2008a. Effects of seasonal dynamics in a *Zostera noltii* meadow on phosphorus and iron cycles in a tidal mudflat (Arcachon Bay, France). *Marine Ecology Progress Series* 355, 59-71.
- Deborde, J., Anschutz, P., Auby, I., Glé, C., Commarieu, M.V., Maurer, D., Lecroart, P., Abril, G., 2008b. Role of tidal pumping on nutrient cycling in a temperate lagoon (Arcachon Bay, France). *Marine Chemistry* 109, 98-114.
- Deborde, J., Anschutz, P., Guérin, F., Poirier, D., Marty, D., Boucher, G., Thouzeau, G., Canton, M., Abril, G., 2010. Methane sources, sinks and fluxes in a temperate tidal Lagoon: The Arcachon lagoon (SW France). *Estuarine Coastal and Shelf Science* 89, 256-266.
- Dedieu, K., Rabouille, C., Thouzeau, G., Jean, F., Chauvaud, L., Clavier, J., Mesnage, V., Ogier, S., 2007. Benthic O₂ distribution and dynamics in a Mediterranean lagoon (Thau, France) : An *in situ* microelectrode study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72 (3), 393-405.
- Deflandre, B., Gagné, J.-P., Sundby, B., Mucci, A., Guignard, C., Anschutz, P., 2000. The 1996 flood event: disruption of the ongoing diagenesis of Saguenay Fjord sediments. *Proceedings for the Canadian Geotechnical Society* 1: 117-122.
- Deflandre, B., Mucci, A., Gagné, J.P., Guignard, C., Sundby, B., 2002. Early diagenetic processes in coastal marine sediments disturbed by a catastrophic sedimentation event. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 66, 2547-2558.
- Deflandre, B., Duchene, J. C. 2010. PRO2FLUX: a software for PProfile quantification and diffusive O₂ FLUX calculation. *Environmental Modelling & Software* 25, 1059-1061.

- Delgard, M.L., Deflandre, B., Metzger, E., Nuzzio, D., Capo, S., Mouret, A., Anschutz, P., 2012. *In situ* study of short-term variations of redox species chemistry in intertidal permeable sediments of the Arcachon lagoon. *Hydrobiologia*, 1-16.
- Devereux, R., Yates, D.F., Aukamp, J., Quarles, R.L., Jordan, S.J., Stanley, R.S., Eldridge, P.M., 2011. Interactions of *Thalassia testudinum* and sediment biogeochemistry in Santa Rosa sound, NW Florida. *Marine Biology Research* 7, 317-331.
- Dickson, A. G., Goyet, P., 1996. SOP6: determination of the pH of sea water using a glass/reference electrode cell. In Dickson, A. G. & C. Goyet (eds), *Handbook of Methods for the Analysis of the Various Parameters of the Carbon Dioxide System in Sea Water*, Version 2.1. ORNL/CDI-AC-74.
- Duarte, C.M., 1990. Seagrass nutrient content. *Marine Ecology Progress Series* 86, 201-207.
- Duarte, C.M., 1999. Seagrass ecology at the turn of the millennium: Challenges for the new century. *Aquatic Botany* 65, 7-20.
- Duarte C.M., Chiscano C.L., 1999. Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquatic Botany* 65:159-174
- Duarte, C.M., Middelburg, J.J., Caraco, N., 2004. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences Discuss.* 1, 659-679.
- Duarte, C.M., Middelburg, J.J., Caraco, N., 2005. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences* 2, 1-8.
- Duarte, C.M., Marbà, N., Gacia, E., Fourqurean, J.W., Beggins, J., Barrón, C., Apostolaki, E.T., 2010. Seagrass community metabolism: Assessing the carbon sink capacity of seagrass meadows. *Global Biogeochemical Cycles* 24, 1-8.
- Dubois, A.S., 2012. Composition et transfert trophique de la matiere organique particulaire dans le bassin d'arcachon. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, 241 p.
- Easley, J.T., Hymel, S.N., Plante, C.J., 2005. Temporal patterns of benthic microalgal migration on a semi-protected beach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64, 486-496.
- Edgar, G.J., Barrett, N.S., 2002. Benthic macrofauna in Tasmanian estuaries: Scales of distribution and relationships with environmental variables. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 270, 1-24.
- Epping, E.H.G., Jørgensen, B.B., 1996. Light-enhanced oxygen respiration in benthic phototrophic communities. *Marine Ecology Progress Series* 139, 193-203.
- Epping, E.H.G., Khalili, A., Thar, R., 1999. Photosynthesis and the dynamics of oxygen consumption in a microbial mat as calculated from transient oxygen microprofiles. *Limnology and Oceanography* 44, 1936-1948.
- Epstein, E., 1994. The anomaly of silicon in plant biology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91, 11-17.
- Epstein, E., 2009. Silicon: Its manifold roles in plants. *Annals of Applied Biology* 155, 155-160.
- Erfteemeijer, P.L.A., Middelburg, J.J., 1993. Sediment-nutrient interactions in tropical seagrass beds - A comparison between a terrigenous and a carbonate sedimentary environment in south Sulawesi (Indonesia). *Marine Ecology Progress Series* 102, 187-198.
- Erfteemeijer, P.L.A., Robin Lewis III, R.R., 2006. Environmental impacts of dredging on seagrasses: A review. *Marine Pollution Bulletin* 52, 1553-1572.

- Etcheber, H., Relexans, J.C., Beliard, M., Weber, O., Buscail, R., Heussner, S., 1999. Distribution and quality of sedimentary organic matter on the Aquitanian margin (Bay of Biscay). *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 46, 2249-2288.
- Falkowski, P.G., Barber, R.T., Smetacek, V., 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science* 281, 200-206.
- Fourqurean, J.W., Duarte, C.M., Kennedy, H., Marbà, N., Holmer, M., Mateo, M.A., Apostolaki, E.T., Kendrick, G.A., Krause-Jensen, D., McGlathery, K.J., Serrano, O., 2012. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nature Geoscience* 5, 505-509.
- Fourqurean, J.W., Moore, T.O., Fry, B., Hollibaugh, J.T., 1997. Spatial and temporal variation in C:N:P ratios, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{13}\text{C}$ of eelgrass *Zostera marina* as indicators of ecosystem processes, Tomales Bay, California, USA. *Marine Ecology Progress Series* 157, 147-157.
- Fourqurean, J.W., Zieman, J.C., Powell, G.V.N., 1992. Relationships between porewater nutrients and seagrasses in a subtropical carbonate environment. *Marine Biology* 114, 57-65.
- Frederiksen, M.S., Glud, R.N., 2006. Oxygen dynamics in the rhizosphere of *Zostera marina*: A two-dimensional planar optode study. *Limnology and Oceanography* 51, 1072-1083.
- Fredriksen, S., De Backer, A., Boström, C., Christie, H., 2010. Infauna from *Zostera marina* L. meadows in Norway. Differences in vegetated and unvegetated areas. *Marine Biology Research* 6, 189-200.
- Froelich, P.N., Klinkhammer, G.P., Bender, M.L., Luedtke, N.A., Heath, G.R., Cullen, D., Dauphin, P., Hammond, D., Hartman, B., Maynard, V., 1979. Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 43, 1075-1090.
- Gacia, E., Duarte, C.M., 2001. Sediment retention by a Mediterranean *Posidonia oceanica* meadow: The balance between deposition and resuspension. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52, 505-514
- Gacia, E., Duarte, C.M., Marbà, N., Terrados, J., Kennedy, H., Fortes, M.D., Tri, N.H., 2003. Sediment deposition and production in SE-Asia seagrass meadows. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56, 909-919.
- Ganthy, F., 2011. Rôle des herbiers de zostères (*Zostera noltii*) sur la dynamique sédimentaire du bassin d'Arcachon. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, 275 p.
- Ganthy, F., Sottolichio, A., Verney, R., 2013. Seasonal modification of tidal flat sediment dynamics by seagrass meadows of *Zostera noltii* (Bassin d'Arcachon, France). *Journal of Marine Systems* 109-110 (SUPPL.), S233-S240.
- Gassiat, L., 1989. Hydrodynamique et évolution sédimentaire d'un système lagune-flèche littorale: le Bassin d'Arcachon et la flèche du Cap Ferret. Ph.D. dissertation, Université Bordeaux I: 340 pp.
- Gattuso, J.-P., Frankignoulle, M. and Wollast, R., 1998. Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic systems. *Annual Review Ecology Systematics* 29, 405-433.
- Gehlen, M., Malschaert, H., Van Raaphorst, W.R., 1995. Spatial and temporal variability of benthic silica fluxes in the southeastern North Sea. *Continental Shelf Research* 15, 1675-1696.

- Glé, C., Del Amo, Y., Sautour, B., Laborde, P., Chardy, P., 2008. Variability of nutrients and phytoplankton primary production in a shallow macrotidal coastal ecosystem (Arcachon Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76, 642-656.
- Glud Nøhr, R., Gundersen, J.K., Barker Jørgensen, B., Revsbech, N.P., Schulz, H.D., 1994. Diffusive and total oxygen uptake of deep-sea sediments in the eastern South Atlantic Ocean: *in situ* and laboratory measurements. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 41, 1767-1788.
- Glud, N.R., Gundersen, J.K., Røy, H., Jørgensen, B.B., 2003. Seasonal dynamics of benthic O₂ uptake in a semienclosed bay: importance of diffusion and faunal activity. *Limnology and Oceanography* 48 (3), 1265-1276.
- Glud, R.N., Wenzhöfer, F., Tengberg, A., Middelboe, M., Oguri, K., Kitazato, H., 2005. Distribution of oxygen in surface sediments from central Sagami Bay, Japan: *In situ* measurements by microelectrodes and planar optodes. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 52, 1974-1987.
- Glud, R.N., 2008. Oxygen dynamics of marine sediments. *Marine Biology Research* 4, 243 - 289.
- Gotceitas, V., Fraser, S., Brown, J.A., 1997. Use of eelgrass beds (*Zostera marina*) by juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54, 1306-1319.
- Graf, G., Rosenberg, R., 1997. Bioresuspension and biodeposition: A review. *Journal of Marine Systems* 11, 269-278.
- Grasshoff, K., Kremling, K., Ehrhardt, M., 1983. *Methods of Seawater Analysis*. Wiley- VC.
- Green, E.P., Short F.T., 2003. *World Atlas of Seagrasses*. California University Press
- Grenz, C., Denis, L., Boucher, G., Chavaud, L., Clavier, J., Fichez, R., Pringault, O., 2003. Spatial variability in sediment oxygen consumption in a lagoonal system in New Caledonia (South Pacific). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 285-286, 33-47.
- Greve, T.M., Borum, J., Pedersen, O., 2003. Meristematic oxygen variability in eelgrass (*Zostera marina*). *Limnology and Oceanography* 48, 210-216.
- Grilo, T.F., Cardoso, P.G., Pardal, M.A., 2012. Implications of *Zostera noltii* recolonization on *Hydrobia ulvae* population structure success. *Marine Environmental Research* 73, 78-84.
- Guarini, J.M., Blanchard, G.F., Gros, P., Harrison, S.J., 1997. Modelling the mud surface temperature on intertidal flats to investigate the spatio-temporal dynamics of the benthic microalgal photosynthetic capacity. *Marine Ecology Progress Series* 153, 25-36.
- Guarini, J.M., Blanchard, G.F., Gros, P., 2000. Quantification of the microphytobenthic primary production in european intertidal mudflats - A modelling approach. *Continental Shelf Research* 20, 1771-1788.
- Hall, P.O.J., Aller, R.C., 1992. Rapid, small-volume, flow injection analysis for ΣCO_2 and NH_4^+ in marine and freshwaters. *Limnology & Oceanography* 37, 1113-1119.
- Hansen, J.W., Pedersen, A.-G.U., Berntsen, J.r., Rønbo, I.S., Hansen, L.S., Lomstein, B.A., 2000. Photosynthesis, respiration, and nitrogen uptake by different compartments of a *Zostera marina* community. *Aquatic Botany* 66, 281-295.
- Harlin M.M., 1980. Seagrass epiphytes. In *Handbook of seagrass biology* (eds. R. Phillips and C. McRoy), Garland STPM Press, New York, pp. 117-151.

- Hasegawa, N., Hori, M., Mukai, H., 2007. Seasonal shifts in seagrass bed primary producers in a cold-temperate estuary: Dynamics of eelgrass *Zostera marina* and associated epiphytic algae. *Aquatic Botany* 86, 337-345.
- Hauxwell, J., Cebrián, J., Furlong, C., Valiela, I., 2001. Macroalgal canopies contribute to eelgrass (*Zostera marina*) decline in temperate estuarine ecosystems. *Ecology* 82, 1007-1022.
- Havens, K.E., Hauxwell, J., Tyler, A.C., Thomas, S., McGlathery, K.J., Cebrian, J., Valiela, I., Steinman, A.D., Hwang, S.-J., 2001. Complex interactions between autotrophs in shallow marine and freshwater ecosystems: implications for community responses to nutrient stress. *Environmental Pollution* 113, 95-107.
- Hayter, A.J., 1984. A proof of the conjecture that the Tukey–Kramer multiple comparisons procedure is conservative. *Annals of Mathematical Statistics* 12, 61-75.
- Hebert, A.B., Morse, J.W., 2003. Microscale effects of light on H₂S and Fe²⁺ in vegetated (*Zostera marina*) sediments. *Marine Chemistry* 81, 1-9.
- Hebert, A.B., Morse, J.W., Eldridge, P.M., 2007. Small-scale heterogeneity in the geochemistry of seagrass vegetated and non-vegetated estuarine sediments: Causes and consequences. *Aquatic Geochemistry* 13, 19-39.
- Heck K.L., Able K.W., Fahay M.P. & Roman C.T., 1989. Fishes and decapod crustaceans of Cape Cod eelgrass meadows: species composition, seasonal abundance patterns and comparison with unvegetated substrates. *Estuaries* 12, 59-65.
- Hesslein, R.H., 1976. An in situ sampler for close interval porewater studies. *Limnology and Oceanography* 21, 912-914.
- Hemminga, M.A., Duarte, C.M., 2000. *Seagrass Ecology*. Cambridge University Press.
- Hemminga, M.A., Koutstaal, B.P., van Soelen, J., Merks, A.G.A., 1994. The nitrogen supply to intertidal eelgrass (*Zostera marina*). *Marine Biology* 118, 223-228.
- Hendriks, I.E., Bouma, T.J., Morris, E.P., Duarte, C.M., 2010. Effects of seagrasses and algae of the *Caulerpa* family on hydrodynamics and particle-trapping rates. *Marine Biology* 157, 473- 481.
- Holmer, M., Nielsen, S.L., 1997. Sediment sulfur dynamics related to biomass-density patterns in *Zostera marina* (eelgrass) beds. *Marine Ecology Progress Series* 146, 163-171.
- Holmer, M., Andersen, F.O., Nielsen, S.L., Boschker, H.T.S., 2001. The importance of mineralization based on sulfate reduction for nutrient regeneration in tropical seagrass sediments. *Aquatic Botany* 71, 1-17.
- Holmer, M., Olsen, B. A., 2002. Role of decomposition of mangrove and seagrass detritus in sediment carbon and nitrogen cycling in a tropical mangrove forest. *Marine Ecology Progress Series* 230, 87-101.
- Holmer, M., Gribsholt, B., Kristensen, E., 2002. Effects of sea level rise on growth of *Spartina anglica* and oxygen dynamics in rhizosphere and salt marsh sediments. *Marine Ecology Progress Series* 225, 197-204.
- Holmer, M., Frederiksen, M.S., Møllegaard, H., 2005. Sulfur accumulation in eelgrass (*Zostera marina*) and effect of sulfur on eelgrass growth. *Aquatic Botany* 81, 367-379.
- Holmer, M., Carta, C., Andersen, F.Ø., 2006a. Biogeochemical implications for phosphorus cycling in sandy and muddy rhizosphere sediments of *Zostera marina* meadows (Denmark). *Marine Ecology Progress Series* 320, 141-151.

- Holmer, M., Pedersen, O., Ikejima, K., 2006b. Sulfur cycling and sulfide intrusion in mixed Southeast Asian tropical seagrass meadows. *Botanica Marina* 49, 91-102.
- Holmer, M., Frederiksen, M.S., 2007. Stimulation of sulfate reduction rates in Mediterranean fish farm sediments inhabited by the seagrass *Posidonia oceanica*. *Biogeochemistry* 85, 169-184.
- Holmer, M., Pedersen, O., Krause-Jensen, D., Olesen, B., Hedegørd Petersen, M., Schopmeyer, S., Koch, M., Lomstein, B.A., Jensen, H.S., 2009. Sulfide intrusion in the tropical seagrasses *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85, 319-326.
- Holmer, M., Marbà, N., 2010. Preface: Dynamics and functions of seagrass ecosystems. *Hydrobiologia* 649, 1-2.
- Hong, J., Calmano, W., Förstner, U., 1995. Interstitial waters in trace elements in natural waters. Salbu B. and Steinness E. Ed. CRC press, 117-150.
- Hou, L., Liu, M., Yang, Y., Ou, D., Lin, X., Chen, H., 2010. Biogenic silica in intertidal marsh plants and associated sediments of the Yangtze Estuary. *Journal of Environmental Sciences* 22, 374-380.
- Howes, B.L., Goehring, D.D., 1994. Porewater drainage and dissolved organic carbon and nutrient losses through the intertidal creeksbanks of a New England salt marsh. *Marine Ecology Progress Series* 114, 289-302.
- Huesemann, M.H., Hausmann, T.S., Fortman, T.J., Thom, R.M., Cullinan, V., 2009. In situ phytoremediation of PAH- and PCB-contaminated marine sediments with eelgrass (*Zostera marina*). *Ecological Engineering* 35, 1395-1404.
- Huettel, M., Rusch, A., 2000. Transport and degradation of phytoplankton in permeable sediment. *Limnology and Oceanography* 45, 534-549.
- Huettel, M., Ziebis, W., Forster, S., 1996. Flow-induced uptake of particulate matter in permeable sediments. *Limnology and Oceanography* 41, 309-322.
- Huettel, M., Ziebis, W., Forster, S., Luther III, G.W., 1998. Advective transport affecting metal and nutrient distributions and interfacial fluxes in permeable sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 62, 613-631.
- Hume, A.C., Berg, P., McGlathery, K.J., 2011. Dissolved oxygen fluxes and ecosystem metabolism in an eelgrass (*Zostera marina*) meadow measured with the eddy correlation technique. *Limnology and Oceanography* 56, 86-96.
- Hyacinthe, C., Anschutz, P., Carbonel, P., Jouanneau, J.M., Jorissen, F.J., 2001. Early diagenetic processes in the muddy sediments of the bay of biscay. *Marine Geology* 177, 111-128.
- Invers, O., Pérez, M., Romero, J., 1999. Bicarbonate utilization in seagrass photosynthesis: Role of carbonic anhydrase in *Posidonia oceanica* (L.) Delile and *Cymodocea nodosa* (Ucria) ascherson. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 235, 125-133.
- Invers, O., Zimmerman, R.C., Alberte, R.S., Pérez, M., Romero, J., 2001. Inorganic carbon sources for seagrass photosynthesis: An experimental evaluation of bicarbonate use in species inhabiting temperate waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 265, 203-217.
- Isaksen, M.F., Finster, K., 1996. Sulphate reduction in the root zone of the seagrass *Zostera noltii* on the intertidal flats of a coastal lagoon (Arcachon, France). *Marine Ecology Progress Series* 137, 187-194.

- Jahnke, R.A., Alexander, C.R., Kostka, J.E., 2003. Advective pore water input of nutrients to the Satilla River Estuary, Georgia, USA. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56, 641-653.
- Jansen, S., Walpersdorf, E., Werner, U., Billerbeck, M., Böttcher, M.E., De Beer, D., 2009. Functioning of intertidal flats inferred from temporal and spatial dynamics of O₂, H₂S and pH in their surface sediment. *Ocean Dynamics* 59, 317-332.
- Jensen, P., 1996. Burrows of marine nematodes as centres for microbial growth. *Nematologica* 42, 320-329.
- Jensen, S.I., Kühl, M., Glud, R.N., Jørgensen, L.B., Priemé, A., 2005. Oxic microzones and radial oxygen loss from roots of *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series* 293, 49-58.
- Jesus, B., Brotas, V., Ribeiro, L., Mendes, C.R., Cartaxana, P., Paterson, D.M., 2009. Adaptations of microphytobenthos assemblages to sediment type and tidal position. *Continental Shelf Research* 29, 1624-1634.
- Jesus, B., Mendes, C.R., Brotas, V., Paterson, D.M., 2006. Effect of sediment type on microphytobenthos vertical distribution: Modelling the productive biomass and improving ground truth measurements. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 332, 60-74.
- Joint, I.R., Gee, J.M., Warwick, R.M., 1982. Determination of fine-scale vertical distribution of microbes and meiofauna in an intertidal sediment. *Marine Biology* 72, 157-164.
- Jonkers, H.M., Van Bergeijk, S.A., Van Gernerden, H., 2000. Microbial production and consumption of dimethyl sulfide (DMS) in a seagrass (*Zostera noltii*)-dominated marine intertidal sediment ecosystem (Bassin d'Arcachon, France). *FEMS Microbiology Ecology* 31, 163-172.
- Jørgensen, B.B., Glud, R.N., Holby, O., 2005. Oxygen distribution and bioirrigation in Arctic fjord sediments (Svalbard, Barents Sea). *Marine Ecology Progress Series* 292, 85-95.
- Jourabchi, P., Meile, C., Pasion, L.R., Van Cappellen, P., 2008. Quantitative interpretation of pore water O₂ and pH distributions in deep-sea sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 72, 1350-1364.
- Justic, D., Rabalais, N.N., Turner, R.E., 1995. Stoichiometric nutrient balance and origin of coastal eutrophication. *Marine Pollution Bulletin* 30, 41-46.
- Kaldy, J.E., Dunton, K.H., Kowalski, J.L., Lee, K.S., 2004. Factors controlling seagrass revegetation onto dredged material deposits: A case study in lower Laguna Madre, Texas. *Journal of Coastal Research* 20, 292-300.
- Kaldy, J.E., Eldridge, P.M., Cifuentes, L.A., Jones, W.B., 2006. Utilization of DOC from seagrass rhizomes by sediment bacteria: ¹³C-tracer experiments and modeling. *Marine Ecology Progress Series* 317, 41-55.
- Khalil K., Raimonet M., Laverman A. M., Yan C., Andrieux-Loyer F., Viollier E., Deflandre B., Ragueneau O. and C. Rabouille (submitted). Spatial and temporal variability of sediment organic matter recycling in two temperate eutrophicated estuaries. *Aquatic Geochemistry*.
- Kenworthy, W.J., Wyllie-Echeverria, S. and Coles, R.G., 2006. Seagrass conservation biology: an interdisciplinary science for protection of the seagrass biome. In: L. A.W.D. (Editor), *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Springer, pp. 595-623.

- Kilminster, K., Garland, J., 2009. Aerobic heterotrophic microbial activity associated with seagrass roots: Effects of plant type and nutrient amendment. *Aquatic Microbial Ecology* 57, 57-68.
- Kilminster, K.L., Walker, D.I., Thompson, P.A., Raven, J.A., 2006. Limited nutritional benefit to the seagrass *Halophila ovalis*, in culture, following sediment organic matter enrichment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68, 675-685.
- Kingston, M.B., Gough, J.S., 2009. Vertical migration of a mixed-species euglena (*EUGLENOPHYTA*) assemblage inhabiting the high-intertidal sands of nye beach, oregon. *Journal of Phycology* 45, 1021-1029.
- Klump, J.V., Martens, C.S., 1989. The seasonality of nutrient regeneration in an organic-rich coastal sediment: kinetic modeling of changing pore-water nutrient and sulfate distributions. *Limnology and Oceanography* 34, 559-577.
- Koch, E.W., Ackerman, J.D., Verduin, J.J. and van Keulen, M., 2006. Fluid Dynamics in seagrass ecology-from molecules to ecosystems. In: Larkum A.W.D., Orth R.J. and Duarte C.M. (Editors), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*, pp. 193-225.
- Koch, M.S., Schopmeyer, S., Kyhn-Hansen, C., Madden, C.J., 2007. Synergistic effects of high temperature and sulfide on tropical seagrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 341, 91-101.
- Koch E.W., Barbier E.B., Silliman B.R., Reed D.J. and others, 2009. Non-linearity in ecosystem services : temporal and spatial variability in coastal protection. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7, 29-37.
- Koroleff, F., 1969. Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol bue. *International Council for the Exploration of the Sea*, 9-22.
- Kostka, J.E., Luther III, G.W., 1994. Partitioning and speciation of solid phase iron in saltmarsh sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 58, 1701-1710.
- Kramer, C.Y., 1956. Extension of multiple range tests to group means with unequal numbers of replications. *Biometrics* 12, 309-310.
- Kristensen, E., 1985. Oxygen and inorganic nitrogen exchange in a *Nereis virens* (Polychaeta) bioturbated sediment-water system. *Journal of Coastal Research* 1, 109-116.
- Kristensen, E., 2000. Organic matter diagenesis at the oxic/anoxic interface in coastal marine sediments, with emphasis on the role of burrowing animals. *Hydrobiologia* 426, 1-24.
- Kristensen, E., Hansen, K., 1999. Transport of carbon dioxide and ammonium in bioturbated (*Nereis diversicolor*) coastal, marine sediments. *Biogeochemistry* 45, 147-168.
- Küsel, K., Pinkart, H.C., Drake, H.L., Devereux, R., 1999. Acetogenic and sulfate-reducing bacteria inhabiting the rhizoplane and deep cortex cells of the sea grass *Halodule wrightii*. *Applied and Environmental Microbiology* 65, 5117-5123.
- Kuo, J., den Hartog, C., 2006. Seagrass morphology, anatomy and ultra structure. In *Seagrasses: Biology, ecology and conservation*, ed. A. W. D. Larkum, R. J. Orth, and C. M. Duarte, The Netherlands: Springer, p. 51-87.
- Kuwae, T., Kibe, E., Nakamura, Y., 2003. Effect of emersion and immersion on the porewater nutrient dynamics of an intertidal sandflat in Tokyo Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57, 929-940.

- Lara, C., Romero, J.M., Guerrero, M.G., 1987. Regulated nitrate transport in the cyanobacterium *Anacystis nidulans*. *Journal of Bacteriology* 169, 4376-4378.
- Lebreton, B., Richard, P., Radenac, G., Bordes, M., Bréret, M., Arnaud, C., Mornet, F., Blanchard, G.F., 2009. Are epiphytes a significant component of intertidal *Zostera noltii* beds? *Aquatic Botany* 91, 82-90.
- Lee, K.S., Dunton, K.H., 1997. Effects of *in situ* light reduction on the maintenance, growth and partitioning of carbon resources in *Thalassia testudinum* Banks ex Konig. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 210, 53-73.
- Lee, K.S., Dunton, K.H., 1999. Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum*: Development of a whole-plant nitrogen budget. *Limnology and Oceanography* 44, 1204-1215.
- Lee, K.-S., Park, S.R., Kim, Y.K., 2007. Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: A review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 350, 144-175.
- Lijklema, L., 1980. Interaction of orthophosphate with iron(III) and aluminum hydroxides. *Environmental Science & Technology* 14, 537-541.
- Lillebo, A.I., Flindt, M.R., Pardal, M.A., Marques, J.C., 2006. The effect of *Zostera noltii*, *Spartina maritima* and *Scirpus maritimus* on sediment pore-water profiles in a temperate intertidal estuary. *Hydrobiologia* 555, 175-183.
- Lim, J.H., Longphurt, S.N., Leynaert, A., Claquin, P., Koh, C.H., Kwon, B.O., An, S., 2009. The tidal/diurnal cycles of the nutrients evolution for microphytobenthos activity. *Lowland Technology International* 11, 68-73.
- Llagostera, I.; Perez, M., Romero, J. (2011). Heavy metal content in the seagrass *Cymodocea nodosa*: differential accumulation in plant organs. *Aquatic Botany*, 95: 124-128.
- Long, M.H., McGlathery, K.J., Zieman, J.C., Berg, P., 2008. The role of organic acid exudates in liberating phosphorus from seagrass-vegetated carbonate sediments. *Limnology and Oceanography* 53, 2616-2626.
- Longphurt, S.N., Leynaert, A., Guarini, J.M., Chauvaud, L., Claquin, P., Herlory, O., Amice, E., Huonnic, P., Ragueneau, O., 2006. Discovery of microphytobenthos migration in the subtidal zone. *Marine Ecology Progress Series* 328, 143-154.
- Loquès F., 1990. Biologie de la phanérogame marine *Zostera noltii* Hornem. sur le littoral méditerranéen français. Thèse de Doctorat. Université de Nice-Sophia Antipolis, 157 pp.
- Luther III, G.W., Brendel, P.J., Lewis, B.L., Sundby, B., Lefrançois, L., Silverberg, N., Nuzzio, D.B., 1998. Simultaneous measurement of O₂, MN, Fe, I, and S(-II) in marine pore waters with a solid-state voltammetric microelectrode. *Limnology and Oceanography* 43, 325-333.
- Luther III, G.W., Glazer, B.T., Hohmann, L., Popp, J.I., Tailefert, M., Rozan, T.F., Brendel, P.J., Theberge, S.M., Nuzzio, D.B., 2001. Sulfur speciation monitored in situ with solid state gold amalgam voltammetric microelectrodes: Polysulfides as a special case in sediments, microbial mats and hydrothermal vent waters. *Journal of Environmental Monitoring* 3, 61-66.

- Luther III, G.W., Glazer, B.T., Ma, S., Trouwborst, R.E., Moore, T.S., Metzger, E., Kraiyya, C., Waite, T.J., Druschel, G., Sundby, B., Taillefert, M., Nuzzio, D.B., Shank, T.M., Lewis, B.L., Brendel, P.J., 2008. Use of voltammetric solid-state (micro)electrodes for studying biogeochemical processes: Laboratory measurements to real time measurements with an in situ electrochemical analyzer (ISEA). *Marine Chemistry* 108, 221-235.
- Luther III, G.W., Reimers, C.E., Nuzzio, D.B., Lovalvo, D., 1999. In situ deployment of voltammetric, potentiometric, and amperometric microelectrodes from a ROV to determine dissolved O₂, Mn, Fe, S(-2), and pH in porewaters. *Environmental Science and Technology* 33, 4352-4356.
- Ma, J.F., Takahashi, E., 2002. *Soil, Fertilizer, and Plant Silicon Research in Japan*. Elsevier.
- Ma, S., Luther III, G.W., Keller, J., Madison, A.S., Metzger, E., Emerson, D., Megonigal, J.P., 2008. Solid-state Au/Hg microelectrode for the investigation of Fe and Mn cycling in a freshwater wetland: Implications for methane production. *Electroanalysis* 20, 233-239.
- Ma, S., Luther III, G.W., Scarborough, R.W., Mensinger, M.G., 2007. Voltammetry: An in situ tool to monitor the health of ecosystems. *Electroanalysis* 19, 2051-2058.
- Madsen, T.V., Sand-Jensen, K., 1991. Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes. *Aquatic Botany* 41, 5-40.
- Madsen, T.V., Olesen, B., Bagger, J., 2002. Carbon acquisition and carbon dynamics by aquatic isoetids. *Aquatic Botany* 73, 351-371.
- Magni, P., Montani, S., 2006. Seasonal patterns of pore-water nutrients, benthic chlorophyll a and sedimentary AVS in a macrobenthos-rich tidal flat. *Hydrobiologia* 571, 297-311.
- Mahaut, M., Sibuet, M., Shirayama, Y., 1995. Weight-dependent respiration rates in deep-sea organisms. *Deep-Sea Research Part I* 42, 1575-1582.
- Manaud, F., Bouchet, J.-M., Deltreil, J.-P., Maurer, D., Trut, G., Auby, I., Dreno, J.-P., Masson, N., Pellier, C. and L'Yavanc, J., 1997. *Etude intégrée du bassin d'Arcachon. Tome I : Physique*. DEL/AR/RDN/1997-09, IFREMER.
- Mantoura, R.F.C., Martin, J.M and Wollast, R., 1991. *Ocean margin processes*, in *Global Change*, Chichester, UK: Wiley & Sons, 469 pp.
- Marbà, N., Holmer, M., Gacia, E., Barron, C., 2006. Seagrass beds and coastal biogeochemistry. In: Larkum, A., Orth, R., Duarte, C. (Eds.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht, pp. 135-157.
- Mateo, M.A., Romero, J., Pérez, M., Littler, M.M. and Littler, D.S., 1997. Dynamics of milenary organic deposits resulting from the growth of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44, 103-110.
- Mazzella, L., Alberte, R.S., 1986. Light adaptation and the role of autotrophic epiphytes in primary production of the temperate seagrass, *Zostera marina* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 100, 165-180.
- McArdle, B.H., Anderson, M.J., 2001. Fitting multivariate models to community data: a comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82, 290-297.
- McGlathery, K.J., Berg, P., Marino, R., 2001. Using porewater profiles to assess nutrient availability in seagrass-vegetated carbonate sediments. *Biogeochemistry* 56, 239-263.

- McGlathery, K.J., Reynolds, L.K., Cole, L.W., Orth, R.J., Marion, S.R., Schwarzschild, A., 2012. Recovery trajectories during state change from bare sediment to eelgrass dominance. *Marine Ecology Progress Series* 448, 209-221.
- McGlathery, K.J., Sundby, K., Anderson, I.C., 2007. Eutrophication in shallow coastal bays and lagoons: The role of plants in the coastal filter. *Marine Ecology Progress Series* 348, 1-18.
- McRoy, C.P. and McMillan, C. 1977. Production ecology and physiology of seagrasses, in: McRoy, C.P., Helferrich, C. (Eds.), *Production Ecology and Physiology of Seagrasses*. Dekler, New York, USA, 58-87.
- Mellors, J., Waycott, M., Marsh, H., 2005. Variation in biogeochemical parameters across intertidal seagrass meadows in the central Great Barrier Reef region. *Marine Pollution Bulletin* 51, 335-342.
- Meysman, F.J.R., Galaktionov, O.S., Glud, R.N., Middelburg, J.J., 2010. Oxygen penetration around burrows and roots in aquatic sediments. *Journal of Marine Research* 68, 309-336.
- Migné, A., Spilmont, N., Boucher, G., Denis, L., Hubas, C., Janquin, M.A., Rauch, M., Davoult, D., 2009. Annual budget of benthic production in Mont Saint-Michel Bay considering cloudiness, microphytobenthos migration, and variability of respiration rates with tidal conditions. *Continental Shelf Research* 29, 2280-2285.
- Miller III, H.L., Meile, C., Burd, A.B., 2007. A novel 2D model of internal O₂ dynamics and H₂S intrusion in seagrasses. *Ecological Modelling* 205, 365-380.
- Miyajima, T., Suzumura, M., Umezawa, Y., Koike, I., 2001. Microbiological nitrogen transformation in carbonate sediments of a coral-reef lagoon and associated seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series* 217, 273-286.
- Moller, C.L., Jensen, K.S., 2008. Iron plaques improve the oxygen supply to root meristems of the freshwater plant, *Lobelia dortmanna*. *New Phytologist* 179, 848-856.
- Montgomery, S., Mucci, A., Lucotte, M., 1996. The application of in situ dialysis samplers for close interval investigations of total dissolved mercury in interstitial waters. *Water, Air and Soil Pollution* 87, 219-229.
- Moore, K.A., Short, F.T., 2006. *Zostera*: biology, ecology and management. In: Larkum, T., Orth, R.J., Duarte, C.M. (Eds.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, The Netherlands, pp. 361-386.
- Mørck Ottosen, L.D., Risgaard-Petersen, N., Nielsen, L.P., 1999. Direct and indirect measurements of nitrification and denitrification in the rhizosphere of aquatic macrophytes. *Aquatic Microbial Ecology* 19, 81-91.
- Moriarty, D.J.W., 1985. Microbial biomass and productivity in seagrass beds. *Geomicrobiology Journal* 4, 21-51.
- Morse, J.W., Dimarco, S.F., Sell, K.S., Hebert, A.B., 2003. Determination of the optimum sampling intervals in sediment pore waters using the autocovariance function. *Aquatic Geochemistry* 9, 41-57.
- Mortimer, R.J.G., Krom, M.D., Hall, P.O.J., Hulth, S., Ståhl, H., 1998. Use of gel probes for the determination of high resolution solute distributions in marine and estuarine pore waters. *Marine Chemistry* 63, 119-129.
- Mozdzer, T.J., Kirwan, M., McGlathery, K.J., Zieman, J.C., 2011. Nitrogen uptake by the shoots of smooth cordgrass *Spartina alterniflora*. *Marine Ecology Progress Series* 433, 43-52.

- Mulholland, M.R., Boneillo, G.E., Bernhardt, P.W., Minor, E.C., 2009. Comparison of nutrient and microbial dynamics over a seasonal cycle in a mid-Atlantic coastal lagoon prone to *Aureococcus anophagefferens* (brown tide) blooms. *Estuaries and Coasts* 32, 1176-1194.
- Murphy, J., Riley, J.P., 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27, 31-36.
- Murray, L.G., Mudge, S.M., Newton, A., Icely, J.D., 2006. The effect of benthic sediments on dissolved nutrient concentrations and fluxes. *Biogeochemistry* 81, 159-178.
- Nayar, S., Collings, G.J., Miller, D.J., Bryars, S., Cheshire, A.C., 2010. Uptake and resource allocation of ammonium and nitrate in temperate seagrasses *Posidonia* and *Amphibolis*. *Marine Pollution Bulletin* 60, 1502-1511.
- Nielsen, L.B., Finster, K., Welsh, D.T., Donnelly, A., Herbert, R.A., De Wit, R., Lomstein, B.A.A., 2001. Sulphate reduction and nitrogen fixation rates associated with roots, rhizomes and sediments from *Zostera noltii* and *Spartina maritima* meadows. *Environmental Microbiology* 3, 63-71.
- Nielsen, O.I., Koch, M.S., Jensen, H.S., Madden, C.J., 2006. *Thalassia testudinum* phosphate uptake kinetics at low in situ concentrations using a ³³P radioisotope technique. *Limnology and Oceanography* 51, 208-217.
- Nielsen, P., 1990. Tidal dynamics of the water table in beaches. *Water Resources Research* 26, 2127-2134.
- Nixon, S., Buckley, B., Granger, S., Bintz, J., 2001. Responses of Very Shallow Marine Ecosystems to Nutrient Enrichment. *Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal* 7, 1457-1481.
- Nunes, P.A.L.D., Silvestri, S., Pellizzato, M., Boatto, V., 2008. Regulation of the fishing activities in the lagoon of Venice, Italy: Results from a socio-economic study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 80, 173-180.
- Olivé, I., Brun, F.G., Vergara, J.J., Pérez-Lloréns, J.L., 2007. Effects of light and biomass partitioning on growth, photosynthesis and carbohydrate content of the seagrass *Zostera noltii* Hornem. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 345, 90-100.
- Olivé, I., Garcia-Sanchez, M.P., Brun, F.G., Vergara, J.J., Pérez-Lloréns, J.L., 2009. Interactions of light and organic matter under contrasting resource simulated environments: The importance of clonal traits in the seagrass *Zostera noltii*. *Hydrobiologia* 629, 199-208.
- Opsahl, S., Benner, R., 1993. Decomposition of senescent blades of the seagrass *Halodule wrightii* in a subtropical lagoon. *Marine Ecology Progress Series* 94, 191-205.
- Orth, R.J., 1992. A perspective on plant-animal interactions in seagrasses : physical and biological determinants influencing plant and animal abundance. In John, D.M., Hawkins, S.J., Price, J.H. (Eds): *Plant-Animal Interactions in the Marine Benthos*. Clarendon Press, Oxford, pp. 147-164.
- Orth, R.J., Carruthers, T.J.B., Dennison, W.C., Duarte, C.M., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Olyarnik, S., Short, F.T., Waycott, M., Williams, S.L., 2006. A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. *Bioscience* 56, 987-996.
- Osenga, G.A., Coull, B.C., 1983. *Spartina alterniflora* Loisel root structure and meiofaunal abundance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 67, 221-225.

- Ouisse, V., Migné, A., Davoult, D., 2010. Seasonal variations of community production, respiration and biomass of different primary producers in an intertidal *Zostera noltii* bed (Western English Channel, France). *Hydrobiologia* 649, 3-11.
- Ouisse, V., Migné, A., Davoult, D., 2011. Community-level carbon flux variability over a tidal cycle in *Zostera marina* and *Z. Noltii* beds. *Marine Ecology Progress Series* 437, 79-87.
- Papadimitriou, S., Kennedy, H., Rodrigues, R.M.N.V., Kennedy, D.P., Heaton, T.H.E., 2006. Using variation in the chemical and stable isotopic composition of *Zostera noltii* to assess nutrient dynamics in a temperate seagrass meadow. *Organic Geochemistry* 37, 1343-1358.
- Pastor, L., 2010. Etude de l'impact des apports du Rhône sur la biogéochimie des sédiments du prodelta. Thèse de doctorat, Université Paris 7.
- Pauly, D. et Christensen, V., 1995. Primary production required to sustain global fisheries. *Nature*, 374(6519), 255-257.
- Pedersen, M.F., Borum, J., 1992. Nitrogen dynamics of eelgrass *Zostera marina* during a late summer period of high growth and low nutrient availability. *Marine Ecology Progress Series* 80, 65-73.
- Pedersen, O., Borum, J., Duarte, C.M., Fortes, M.D., 1998. Oxygen dynamics in the rhizosphere of *Cymodocea rotundata*. *Marine Ecology Progress Series* 169, 283-288.
- Pedersen, O., Binzer, T., Borum, J., 2004. Sulphide intrusion in eelgrass (*Zostera marina* L.). *Plant, Cell and Environment* 27, 595-602.
- Penhale, P.A., Wetzel, R.G., 1983. Structural and functional adaptations of eelgrass (*Zostera marina* L.) to the anaerobic sediment environment. *Canadian Journal of Botany* 61, 1421-1428.
- Perez-Llorens, J.L. , Niell, F.X., 1993. Seasonal dynamics of biomass and nutrient content in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem, from Palmones River estuary, Spain. *Aquatic Botany* 46 (1), 49-63.
- Pernetta, J.C, Milliman, J.D., 1995. Land-Ocean interactions in the coastal zone. Implementation plan, IGPB Rep. 33, 1-215.
- Plus, M., Chapelle, A., Ménesguen, A., Deslous-Paoli, J.M., Auby, I., 2003. Modelling seasonal dynamics of biomasses and nitrogen contents in a seagrass meadow (*Zostera noltii* Hornem.): Application to the Thau lagoon (French Mediterranean coast). *Ecological Modelling* 161, 213-238.
- Plus, M., Deslous-Paoli, J.-M., Auby, I., Dagault, F.o., 2001. Factors influencing primary production of seagrass beds (*Zostera noltii* Hornem.) in the Thau lagoon (French Mediterranean coast). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 259, 63-84.
- Plus, M., Stanisière, J.-Y., Maurer, D., Dumas, F., 2008. Etude comparative des composantes hydrodynamiques de deux systèmes côtiers mésotidaux, les Bassins d'Arcachon et de Marennes-Oléron. Rapport commun LER-AR/LER-PC/DYNECO PHYSED, Ifremer, 1-25.
- Plus, M., Sébastien, D., Gilles, T., Isabelle, A., de Montaudouin, X., Emery, E., Claire, N., Christophe, V., 2010. Long-term evolution (1988-2008) of *Zostera* spp. meadows in Arcachon Bay (Bay of Biscay). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87, 357-366.
- Polsenaere, P. 2011. Echanges de CO2 atmosphérique dans la lagune d'Arcachon et relations avec le métabolisme intertidal. Thèse de doctorat, Université Bordeaux 1, 260 p.

- Polsenaere P., Lamaud E., Bonnefond, J.-M., Lafon V., Bretel, P., Delille, B., Deborde, J., Loustau, D., Abril G., 2012. Spatial and temporal CO₂ exchanges measured by Eddy Covariance over a temperate intertidal flat and their relationships to net ecosystem production. *Biogeosciences*, 9, 249-268.
- Prentice, I.C., Farquhar, G.D., Fasham, M.J.R., Goulden, M.L., Heimann, M., Jaramillo, V.J., Kheshgi, H.S., Le Quéré, C., Scholes, R.J., Wallace, D.W.R., 2001. The Carbon Cycle and Atmospheric Carbon Dioxide. In: *Climate Change 2001: The Scientific Basis. Contribution of Working Group I to the Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Houghton, J.T., Y., Ding, D.J. Griggs, et al. (eds.)], Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp 185-237.
- Pronk, J.T., Johnson, D.B., 1992. Oxidation and reduction of iron by acidophilic bacteria. *Geomicrobiology Journal* 10, 153-171.
- Qu, W., Morrison, R.J., West, R.J., Su, C., 2005. Diagenetic stoichiometry and benthic nutrient fluxes at the sediment-water interface of Lake Illawarra, Australia. *Hydrobiologia* 537, 249-264.
- Querné, J., Ragueneau, O., Poupart, N., 2012. In situ biogenic silica variations in the invasive salt marsh plant, *Spartina alterniflora*: A possible link with environmental stress. *Plant and Soil* 352, 157-171.
- Rabouille, C., Denis, L., Dedieu, K., Stora, G., Lansard, B., Grenz, C., 2003. Oxygen demand in coastal marine sediments : comparing in situ microelectrodes and laboratory cores incubations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 285-286, 49-69.
- Rasmussen, H., Jorgensen, B.B., 1992. Microelectrode studies of seasonal oxygen uptake in a coastal sediment: role of molecular diffusion. *Marine Ecology Progress Series* 81, 289-303.
- Rauch, M., Denis, L., 2008. Spatio-temporal variability in benthic mineralization processes in the eastern English Channel. *Biogeochemistry* 89, 163-180.
- Redfield, A.C., Ketchum, B.H. , Richard, F.A., 1963. The influence of organisms on the decomposition of seawater. In: M.N. Hill (Ed.), *The sea*. Wiley-Interscience, New York, pp 26-77.
- Reimers, C.E., Stecher, H.A., Taghon, G.L., Fuller, C.M., Huettel, M., Rusch, A., Ryckelynck, N., Wild, C., 2004. In situ measurements of advective solute transport in permeable shelf sands. *Continental Shelf Research* 24, 183-201.
- Reise, K., 2002. Sediment mediated species interactions in coastal waters. *Journal of Sea Research* 48, 127-141.
- Revsbech, N.P., Jorgensen, B.B., Blackburn, T.H., Cohen, Y., 1983. Microelectrode studies of the photosynthesis and O₂, H₂S, and pH profiles of a microbial mat. *Limnology and Oceanography* 28, 1062-1074.
- Rigaud S., Radakovitch O., Couture R.M., Deflandre B., Cossa D., Garnier C., Garnier J.M. (In press). Mobility and fluxes of trace elements and nutrients at sediment-water interface in lagoon under contrasted oxygen contents in the water column. *Applied Geochemistry*.
- Rimmelin, P., Dumon, J.C., Maneux, E., Gonzalves, A., 1998. Study of annual and seasonal dissolved inorganic nitrogen inputs into the Arcachon Lagoon, Atlantic Coast (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 47, 649-659.

- Roberts, D.G., McComb, A.J., Kuo, J., 1984. The structure and continuity of the lacunar system of the seagrass *Halophila ovalis* (R. Br.) Hook f. (Hydrocharitaceae). *Aquatic Botany* 18, 377-388.
- Rocha, C., Cabral, P., 1998. The influence of tidal action on porewater nitrate concentration and dynamics in intertidal sediments of the Sado Estuary. *Estuaries* 21, 635-645.
- Romero, J., K.-S. Lee, M. Perez, M. A. Mateo, and T. Alcoverro. 2006. Nutrient dynamics in seagrass ecosystems. in A. W. D. Larkum, R. J. Orth, Duarte, C. M. editors. *Seagrass biology, ecology and conservation*. Springer-Verlag, Amsterdam, The Netherlands, pp 227-254.
- Round, F.E., Palmer, J.D., 1966. Persistent, vertical-migration rhythms in benthic microflora.: II. Field and Laboratory Studies On Diatoms From The Banks Of The River Avon. *Journal of the Marine Biological Association of the UK* 46, 191-214.
- Roy, H., S. L. Jae, S. Jansen & D. De Beer, 2008. Tide-driven deep pore-water flow in intertidal sand flats. *Limnology and oceanography* 53, 1521-1530.
- Roychoudhury, A.N., 2007. Spatial and seasonal variations in depth profile of trace metals in saltmarsh sediments from Sapelo Island, Georgia, USA. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72, 675-689.
- Ruiz-Halpern, S., Macko, S.A., Fourqurean, J.W., 2008. The effects of manipulation of sedimentary iron and organic matter on sediment biogeochemistry and seagrasses in a subtropical carbonate environment. *Biogeochemistry* 87, 113-126.
- Rusch, A., Huettel, M., 2000. Advective particle transport into permeable sediments - Evidence from experiments in an intertidal sandflat. *Limnology and Oceanography* 45, 525-533.
- Rusch, A., Huettel, M., Forster, S., 2000. Particulate organic matter in permeable marine sands - Dynamics in time and depth. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51, 399-414.
- Sakamaki, T., Nishimura, O., Sudo, R., 2006. Tidal time-scale variation in nutrient flux across the sediment-water interface of an estuarine tidal flat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67, 653-663.
- Sand-Jensen, K., 1975. Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (*Zostera marina* L.) population in Verllerup Vig, Denmark. *Ophelia* 14, 185-201.
- Sangster, A.G., Hodson, M.J., Tubb, H.J., 2001. Chapter 5 Silicon deposition in higher plants, pp. 85-113.
- Santos, R., Silva, J., Alexandre, A., Navarro, N., Barrón, C., Duarte, C.M., 2004. Ecosystem metabolism and carbon fluxes of a tidally-dominated coastal lagoon. *Estuaries* 27, 977-985.
- Schaub, B.E.M., Van Gernerden, H., 1996. Sulfur bacteria in sediments of two coastal ecosystems: The Bassin d'Arcachon and the Etang du Prévost, France. *Hydrobiologia* 329, 199-210.
- Schoelynck, J., Bal, K., Backx, H., Okruszko, T., Meire, P., Struyf, E., 2010. Silica uptake in aquatic and wetland macrophytes: A strategic choice between silica, lignin and cellulose? *New Phytologist* 186, 385-391.
- Shull, D.H., J.M. Benoit, C. Wojcik, and J.R. Senning. 2009. Infaunal burrow ventilation and pore-water transport in muddy sediments. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 83, 277-286.

- Schulz, H. D., Zabel, M., 2006. *Marine Geochemistry*. Springer, Berlin: 575 pp.
- Serôdio, J., 2003. A chlorophyll fluorescence index to estimate short-term rates of photosynthesis by intertidal microphytobenthos. *Journal of Phycology* 39, 33-46.
- Serôdio, J., Cartaxana, P., Coelho, H., Vieira, S., 2009. Effects of chlorophyll fluorescence on the estimation of microphytobenthos biomass using spectral reflectance indices. *Remote Sensing of Environment* 113, 1760-1768.
- Serôdio, J., Catarino, F., 2000. Modelling the primary productivity of intertidal microphytobenthos: Time scales of variability and effects of migratory rhythms. *Marine Ecology Progress Series* 192, 13-30.
- Serôdio, J., Da Silva, J.M., Catarino, F., 1997. Nondestructive tracing of migratory rhythms of intertidal benthic microalgae using in vivo chlorophyll a fluorescence. *Journal of Phycology* 33, 542-553.
- Serôdio, J., Da Silva, J.M., Catarino, F., 2001. Use of in vivo chlorophyll a fluorescence to quantify short-term variations in the productive biomass of intertidal microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 218, 45-61.
- Sfriso, A., Birkemeyer, T., Ghetti, P.F., 2001. Benthic macrofauna changes in areas of Venice lagoon populated by seagrasses or seaweeds. *Marine Environmental Research* 52, 323-349.
- Shapiro., S.S., Wilk, M.B., 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52, 591-611.
- Sheppard, J.K., Carter, A.B., McKenzie, L.J., Pitcher, C.R., Coles, R.G., 2008. Spatial patterns of sub-tidal seagrasses and their tissue nutrients in the Torres Strait, northern Australia: Implications for management. *Continental Shelf Research* 28, 2282-2291.
- Short, F.T., Burdick, D.M., 1996. Quantifying eelgrass habitat loss in relation to housing development and nitrogen loading in Waquoit Bay, Massachusetts. *Estuaries* 19, 730-739.
- Signorini, A., Massini, G., Migliore, G., Tosoni, M., Varrone, C., Izzo, G., 2008. Sediment biogeochemical differences in two pristine Mediterranean coastal lagoons (in Italy) characterized by different phanerogam dominance - A comparative approach. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18, S27-S44.
- Silva, J., Santos, R., 2004. Can chlorophyll fluorescence be used to estimate photosynthetic production in the seagrass *Zostera noltii*? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 307, 207-216.
- Silva, J., Santos, R., Calleja, M.L., Duarte, C.M., 2005. Submerged versus air-exposed intertidal macrophyte productivity: from physiological to community-level assessments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 317, 87-95.
- Skilleter, G.A., 2002. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review, Volume 39*: R.N. Gibson, M. Barnes and R.J.A. Atkinson (eds.), Taylor and Francis (2001), ISBN 0-415-23874-9 (hbk). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 267, 245-249.
- Smith, R.D., Pregnall, A.M., Alberte, R.S., 1988. Effects of anaerobiosis on root metabolism of *Zostera marina* (eelgrass): implications for survival in reducing sediments. *Marine Biology* 98, 131-141.
- Soetaert, K., Hofmann, A.F., Middelburg, J.J., Meysman, F.J.R., Greenwood, J., 2007. The effect of biogeochemical processes on pH. *Marine Chemistry* 105, 30-51.

- Solorzano, L., 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnology and Oceanography* 14.
- Soriano-Sierra, E.J., 1992. Etude écologique des marais salés du Bassin d'Arcachon : structure et évolution des schorres, production et dégradation de leur végétation et échanges de matières particulières entre les schorres et le bassin. Thèse de 3e cycle, Université Bordeaux I.
- Spilmont, N., Migné, A., Seuront, L., Davoult, D., 2007. Short-term variability of intertidal benthic community production during emersion and the implication in annual budget calculation. *Marine Ecology Progress Series* 333, 95-101.
- Stapel, J., Aarts, T.L., Van Duynhoven, B.H.M., De Groot, J.D., Van Den Hoogen, P.H.W., Hemminga, M.A., 1996. Nutrient uptake by leaves and roots of the seagrass *Thalassia hemprichii* in the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Marine Ecology Progress Series* 134, 195-206.
- Stookey, L.L., 1970. Ferrozine - A new spectrophotometric reagent for iron. *Analytical Chemistry* 42, 779-781.
- Street-Perrott, F.A., Barker, P.A., 2008. Biogenic silica: A neglected component of the coupled global continental biogeochemical cycles of carbon and silicon. *Earth Surface Processes and Landforms* 33, 1436-1457.
- Struyf, E., Van Damme, S., Gribsholt, B., Middelburg, J.J., Meire, P., 2005. Biogenic silica in tidal freshwater marsh sediments and vegetation (Schelde estuary, Belgium). *Marine Ecology Progress Series* 303, 51-60.
- Sulzberger, B., Suter, D., Siffert, C., Banwart, S., Stumm, W., 1989. Dissolution of Fe(III)(hydr)oxides in natural waters; laboratory assessment on the kinetics controlled by surface coordination. *Marine Chemistry* 28, 127-144.
- Sundby, B., 2006. Transient state diagenesis in continental margin muds. *Marine Chemistry* 102, 2-12.
- Sundby, B., Vale, C., Caetano, M., Luther III, G.W., 2003. Redox chemistry in the root zone of a salt marsh sediment in the Tagus Estuary, Portugal. *Aquatic Geochemistry* 9, 257-271.
- Sundby, B., Gobeil, C., Silverberg, N., Mucci, A., 1992. The phosphorus cycle in coastal marine sediments. *Limnology and Oceanography* 37, 1129-1145.
- Suter, D., Banwart, S., Stumm, W., 1991. Dissolution of hydrous iron(III) oxides by reductive mechanisms. *Langmuir* 7, 809-813.
- Taillefert, M., Luther III, G. W., Nuzzio, D. B., 1999. The application of electrochemical tools for in situ measurements in aquatic systems. *Electroanalysis* 12, 401-412.
- Taillefert, M., Hover, V.C., Rozan, T.F., Theberge, S.M., Luther, G.W., 2002. The influence of sulfides on soluble organic-Fe(III) in anoxic sediment porewaters. *Estuaries* 25, 1088-1096.
- Taillefert, M., Neuhuber, S., Bristow, G., 2007. The effect of tidal forcing on biogeochemical processes in intertidal salt marsh sediments. *Geochemical Transactions* 8.
- Taillefert, M., Rozan, T.F., Glazer, B.T., Herszage, J., Trouwborst, R.E., Luther, G.W., 2002b. Seasonal Variations of Soluble Organic-Fe(III) in Sediment Porewaters as Revealed by Voltammetric Microelectrodes, *ACS Symposium Series*, pp. 247-264.
- Teasdale, P.R., Batly, G.E., Apte, S., Webster, I.T., 1995. Porewater sampling with sediment peepers. *TrAC* 14, 250-256.

- Terrados, J., Duarte, C.M., Kamp-Nielsen, L., Agawin, N.S.R., Gacia, E., Lacap, D., Fortes, M.D., Borum, J., Lubanski, M., Greve, T., 1999. Are seagrass growth and survival constrained by the reducing conditions of the sediment? *Aquatic Botany* 65, 175-197.
- Terrados, J., Williams, S.L., 1997. Leaf versus root nitrogen uptake by the surfgrass *Phyllospadix torreyi*. *Marine Ecology Progress Series* 149, 267-277.
- Theberge, S.M., Luther, G.W., 1997. Determination of the Electrochemical Properties of a Soluble Aqueous FeS Species Present in Sulfidic Solutions. *Aquatic Geochemistry* 3, 191-211.
- Thomas, F.I.M., Cornelisen, C.D., 2003. Ammonium uptake by seagrass communities: Effects of oscillatory versus unidirectional flow. *Marine Ecology Progress Series* 247, 51-57.
- Thouzeau, G.R., Grall, J., Clavier, J., Chauvaud, L., Jean, F.D.R., Leynaert, A., ni Longphuirt, S., Amice, E., Amouroux, D., 2007. Spatial and temporal variability of benthic biogeochemical fluxes associated with macrophytic and macrofaunal distributions in the Thau lagoon (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 72, 432-446.
- Touchette, B.W., Burkholder, J., 2001. Nitrate reductase activity in a submersed marine angiosperm: Controlling influences of environmental and physiological factors. *Plant Physiology and Biochemistry* 39, 583-593.
- Touchette, B.W., Burkholder, J.M., 2000. Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250, 133-167.
- Truesdale, V.W., Smith, C.J., 1976. The automatic determination of silicate dissolved in natural fresh water by means of procedures involving the use of either α - or β -molybdsilicic acid. *The Analyst*, 19-31.
- Tu Do, V., De Montaudoin, X., Lavesque, N., Blanchet, H., Guyard, H., 2011. Seagrass colonization : Knock-on effects on zoobenthic community, populations and individual health. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 95, 458-469.
- Turner, R.E., Qureshi, N., Rabalais, N.N., Dortch, Q., Justic, D., Shaw, R.F., Cope, J., 1998. Fluctuating silicate:nitrate ratios and coastal plankton food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95, 13048-13051.
- Turpin, D.H., 1991. Effects of inorganic N availability on algal photosynthesis and carbon metabolism. *Journal of Phycology* 27, 14-20.
- Valentine J.F., Duffy J.E., 2006. The central role of grazing in seagrass ecology. In: Larkum AWD Orth RJ, Duarte CM (Eds.), *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Springer, Dordrecht, 463-501
- Van Beueskom, J.E.E., Van Bennekom, A.J., Tréguer, P., Morvan, J., 1997. Aluminium and silicic acid in water and sediments of the Enderby and Crozet Basins. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 44, 987-1003.
- Van Cappellen, P., Qiu, L., 1997. Biogenic silica dissolution in sediments of the Southern Ocean. I. Solubility. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 44, 1109-1128.
- Van Cappellen, P. , Wang, Y., 1996. Cycling of iron and manganese in surface sediments: a general theory for the coupled transport and reaction of carbon, oxygen, nitrogen, sulfur, iron, and manganese. *American Journal of Science* 296, 197-243.

- Van Haren, H., 2001. Estimates of sea level, waves and winds from a bottom-mounted ADCP in a shelf sea. *Journal of Sea Research* 45, 1-14.
- Vermaat, J.E., Verhagen, F.C.A., 1996. Seasonal variation in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem.: Copuling demographic and physiological patterns. *Aquatic Botany* 52, 259-281.
- Viaroli, P., Bartoli, M., Bondavalli, C., Christian, R.R., Giordani, G., Naldi, M., 1996. Macrophyte communities and their impact on benthic fluxes of oxygen, sulphide and nutrients in shallow eutrophic environments. *Hydrobiologia* 329, 105-119.
- Viaroli, P., Bartoli, M., Giordani, G., Naldi, M., Orfanidis, S., Zaldivar, J.M., 2008. Community shifts, alternative stable states, biogeochemical controls and feedbacks in eutrophic coastal lagoons: A brief overview. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18, S105-S117.
- Viollier, E., Rabouille, C., Apitz, S.E., Breuer, E., Chaillou, G., Dedieu, K., Furukawa, Y., Grenz, C., Hall, P., Janssen, F., Morford, J.L., Poggiale, J.C., Roberts, S., Shimmield, T., Taillefert, M., Tengberg, A., Wenzhöfer, F., Witte, U., 2003. Benthic biogeochemistry: state of the art technologies and guidelines for the future of in situ survey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 285-286, 5-31.
- Virnstien, R.W., Hayek, L.A.C., Morris, L.J., 2009. Pulsating patches: A model for the spatial and temporal dynamics of the threatened seagrass *Halophila johnsonii*. *Marine Ecology Progress Series* 385, 97-109.
- Walker, D.I., Kendrick, G.A., McComb, A.J., 2006. Decline and recovery of seagrass ecosystems - the dynamics of change. In: Larkum A.W.D. (Editor), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, pp. 551-565.
- Walpersdorf, E., U. Werner, L. Polerecky, U. Franke, P. Bird, De Beer., D. Tidal dynamics of O₂, H₂S and pH in permeable sands. In ASLO 2009 Meeting, January 25-30, 2009, Nice, France.
- Wang, Y., Van Cappellen, P., 1996. A multicomponent reactive transport model of early diagenesis: Application to redox cycling in coastal marine sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 60, 2993-3014.
- Ward, L.G., Michael Kemp, W., Boynton, W.R., 1984. The influence of waves and seagrass communities on suspended particulates in an estuarine embayment. *Marine Geology* 59, 85-103.
- Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, T.J.B., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Short, F.T., Williams, S.L., 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, 12377-12381.
- Wear, D.J., Sullivan, M.J., Moore, A.D., Millie, D.F., 1999. Effects of water-column enrichment on the production dynamics of three seagrass species and their epiphytic algae. *Marine Ecology Progress Series* 179, 201-213.
- Welsh, D.T., Bartoli, M., Nizzoli, D., Castaldelli, G., Riou, S.A., Viaroli, P., 2000. Denitrification, nitrogen fixation, community primary productivity and inorganic-N and oxygen fluxes in an intertidal *Zostera noltii* meadow. *Marine Ecology Progress Series* 208, 65-77.
- Welsh, D.T., Bourguès, S., De Wit, R., Auby, I., 1997. Effect of plant photosynthesis, carbon sources and ammonium availability on nitrogen fixation rates in the rhizosphere of *Zostera noltii*. *Aquatic Microbial Ecology* 12, 285-290.

- Welsh, D.T., Bourgues, S., De Wit, R., Herbert, R.A., 1996a. Seasonal variations in nitrogen-fixation (acetylene reduction) and sulphate-reduction rates in the rhizosphere of *Zostera noltii*: Nitrogen fixation by sulphate-reducing bacteria. *Marine Biology* 125, 619-628.
- Welsh, D.T., Wellsbury, P., Bourgues, S., De Wit, R., Herbert, R.A., 1996b. Relationship between porewater organic carbon content, sulphate reduction and nitrogen fixation (acetylene reduction) in the rhizosphere of *Zostera noltii*. *Hydrobiologia* 329, 175-183.
- Wenzhöfer, F., Glud., R.N., 2004. Small-scale spatial and temporal variability in coastal benthic O₂ dynamics: Effects of faunal activity. *Limnology and Oceanography* 49, 1471-1481.
- Weston, N.B., Porubsky, W.P., Samarkin, V.A., Erickson, M., Macavoy, S.E., Joye, S.B., 2006. Porewater stoichiometry of terminal metabolic products, sulfate, and dissolved organic carbon and nitrogen in estuarine intertidal creek-bank sediments. *Biogeochemistry* 77, 375-408.
- Widdows, J., Pope, N.D., Brinsley, M.D., Asmus, H., Asmus, R.M., 2008. Effects of seagrass beds (*Zostera noltii* and *Z. marina*) on near-bed hydrodynamics and sediment resuspension. *Marine Ecology Progress Series* 358, 125-126.
- Wilkie, L., O'Hare, M.T., Davidson, I., Dudley, B., Paterson, D.M., 2012. Particle trapping and retention by *Zostera noltii*: A flume and field study. *Aquatic Botany* 102, 15-22.
- Winkel, A., Borum, J., 2009. Use of sediment CO₂ by submersed rooted plants. *Annals of Botany* 103, 1015-1023.
- Wollast, R., 1991. The coastal organic carbon cycle : fluxes, sources and sinks. In : R.F.C. Mantoura, J.M. Martin et R. Wollast (Editors), *Ocean margin processes in global change*. Wiley and Sons, Chichester, U.K, pp.365-381.
- Wollast, R., 1998. Evaluation and comparison of the global carbon cycle in the coastal and in open ocean. In *The Sea: the global coastal ocean*. Willey and Sun, 213-252.
- Yamamuro, M. 2012. Herbicide-induced macrophyte-to-phytoplankton shifts in Japanese lagoons during the last 50 years: consequences for ecosystem services and fisheries. *Hydrobiologia* 699, 5-19.
- Yarbro, L., Carlson, P., Jr., 2008. Community Oxygen and Nutrient Fluxes in Seagrass Beds of Florida Bay, USA. *Estuaries and Coasts* 31, 877-897.
- Zimmerman, R.C., Smith, R.D., Alberte, R.S., 1987. Is growth of eelgrass nitrogen limited? A numerical simulation of the effects of light and nitrogen on the growth dynamics of *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series* 41, 167-176.
- Zimmermann, C.F., Montgomery, J.R., Carlson, P.R., 1985. Variability of dissolved reactive phosphate flux rates in nearshore estuarine sediments: Effects of groundwater flow. *Estuaries* 8, 228-236.

Annexes

Annexe A. Présentation de la soutenance de thèse (21/05/2013)

Annexe B. NCT (Nouveau Chapitre de la Thèse)

Annexe A. Présentation de la soutenance de thèse (21/05/2013)



**Étude des effets et du rôle des herbiers à *Zostera noltii*
sur la dynamique biogéochimique
des sédiments intertidaux**

- Bassin d'Arcachon, France -



Soutenance de thèse **Marie Lise DELGARD**
Encadrants : Bruno Deflandre et Pierre Anschutz

 Équipe ECOBIOC

1

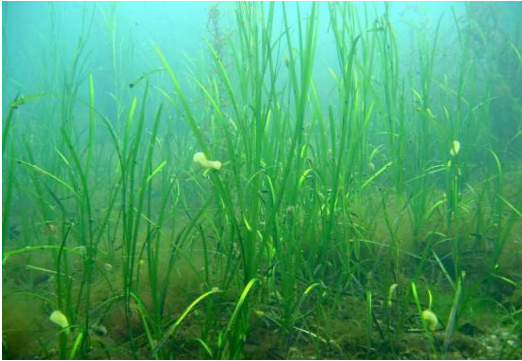
INTRODUCTION **Généralités sur les herbiers**

Ecosystèmes formés par les **phanérogames marines** (14 genres, 58 espèces)

Herbier (seagrass) : prairie sous-marine



Herbier tropical (*Syringodium isoetifolium*)



Herbier tempéré (*Zostera noltii*)

2

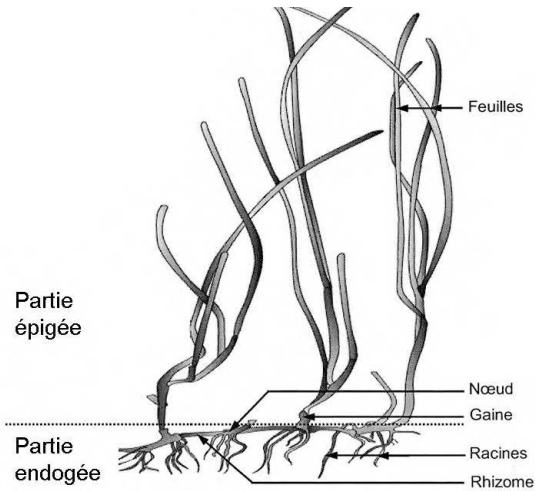
INTRODUCTION

Généralités sur les herbiers

Ecosystèmes formés par les **phanérogames marines** (14 genres, 58 espèces)

Des **ingénieurs de l'écosystème**, fonctions écologiques :

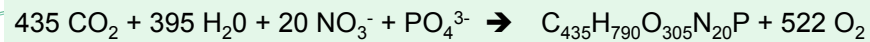
- **hydrodynamisme** (piège à particules, limite l'érosion)
- **Forte biodiversité** (habitat, nurserie, source de nourriture)
- **Fort impact sur les cycles biogéochimiques des zones côtières**



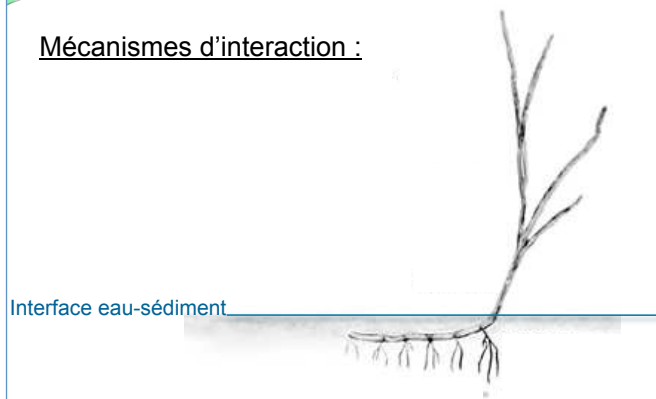
(Orth et al. 2006) ³

INTRODUCTION

Interactions herbiers et biogéochimie côtière



Mécanismes d'interaction :



Modèle conceptuel
(modifié d'après Marba et al., 2006)

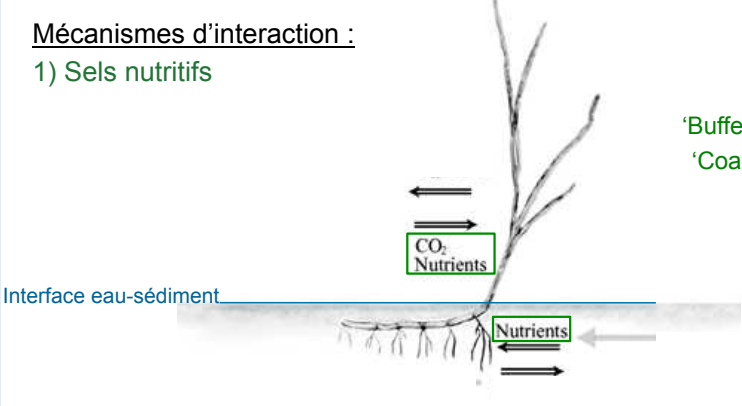
4

INTRODUCTION Interactions herbiers et biogéochimie côtière

$$435 \text{ CO}_2 + 395 \text{ H}_2\text{O} + 20 \text{ NO}_3^- + \text{PO}_4^{3-} \rightarrow \text{C}_{435}\text{H}_{790}\text{O}_{305}\text{N}_{20}\text{P} + 522 \text{ O}_2$$

Mécanismes d'interaction :

1) Sels nutritifs



Interface eau-sédiment

'Buffering capacities' (De Wit et al. 2001)
'Coastal filters' (McGlathery et al. 2007)
→ Puits de nutriments

Modèle conceptuel
(modifié d'après Marba et al., 2006)

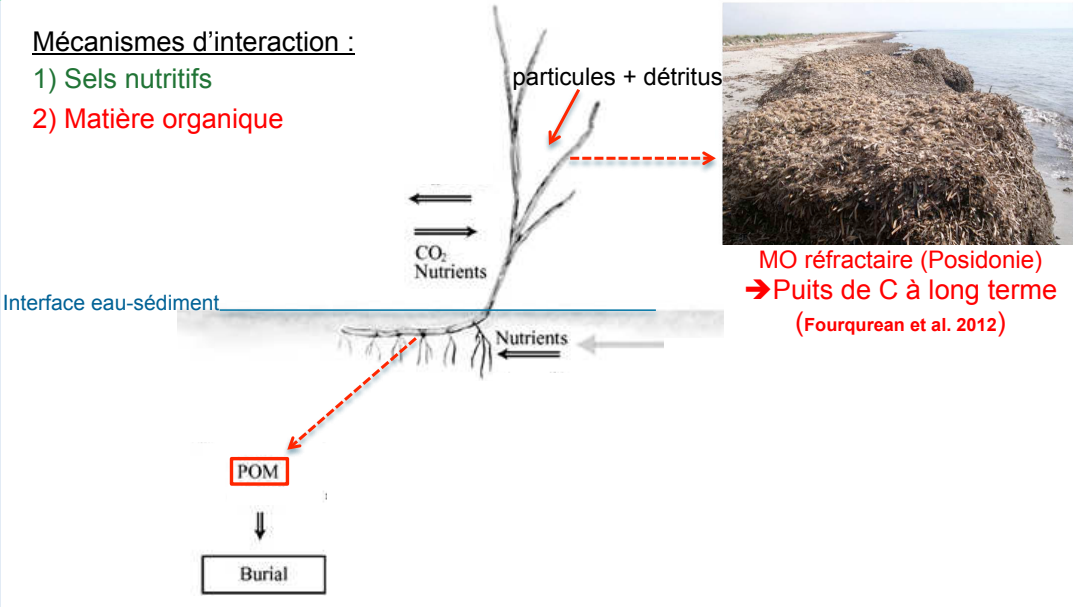
5

INTRODUCTION Interactions herbiers et biogéochimie côtière

$$435 \text{ CO}_2 + 395 \text{ H}_2\text{O} + 20 \text{ NO}_3^- + \text{PO}_4^{3-} \rightarrow \text{C}_{435}\text{H}_{790}\text{O}_{305}\text{N}_{20}\text{P} + 522 \text{ O}_2$$

Mécanismes d'interaction :

1) Sels nutritifs
2) Matière organique



Interface eau-sédiment

particules + détritus

CO₂
Nutrients

Nutrients

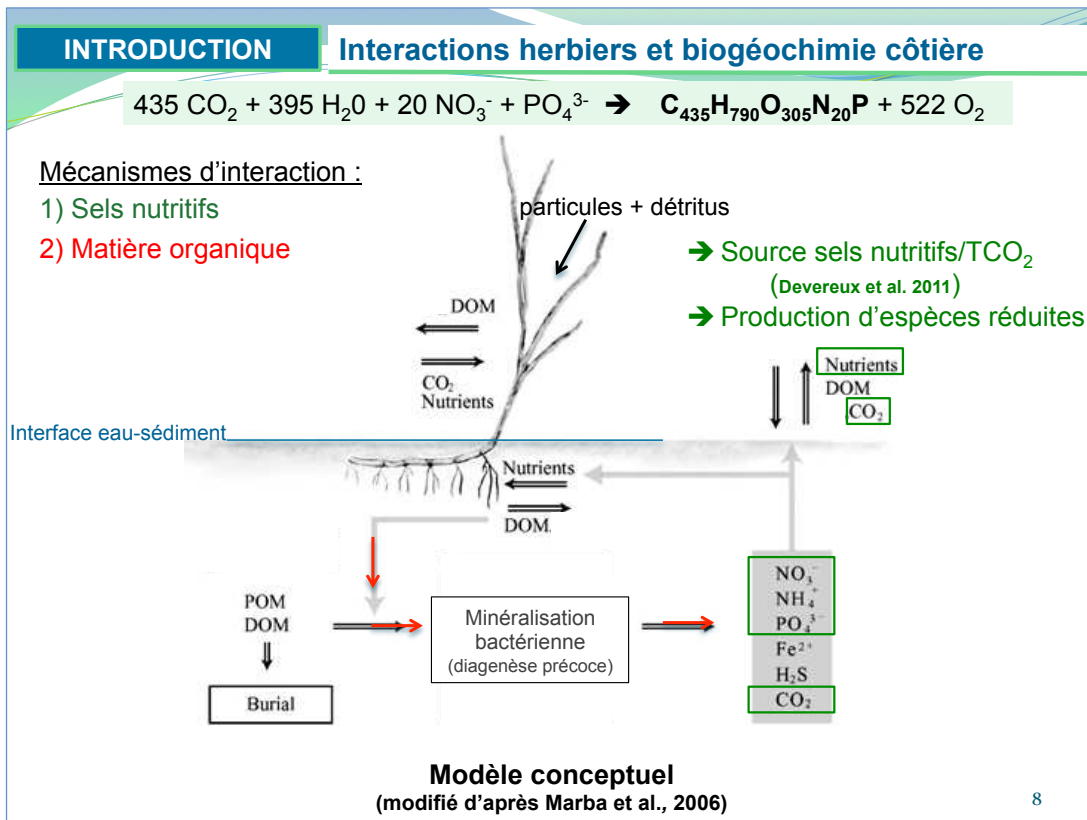
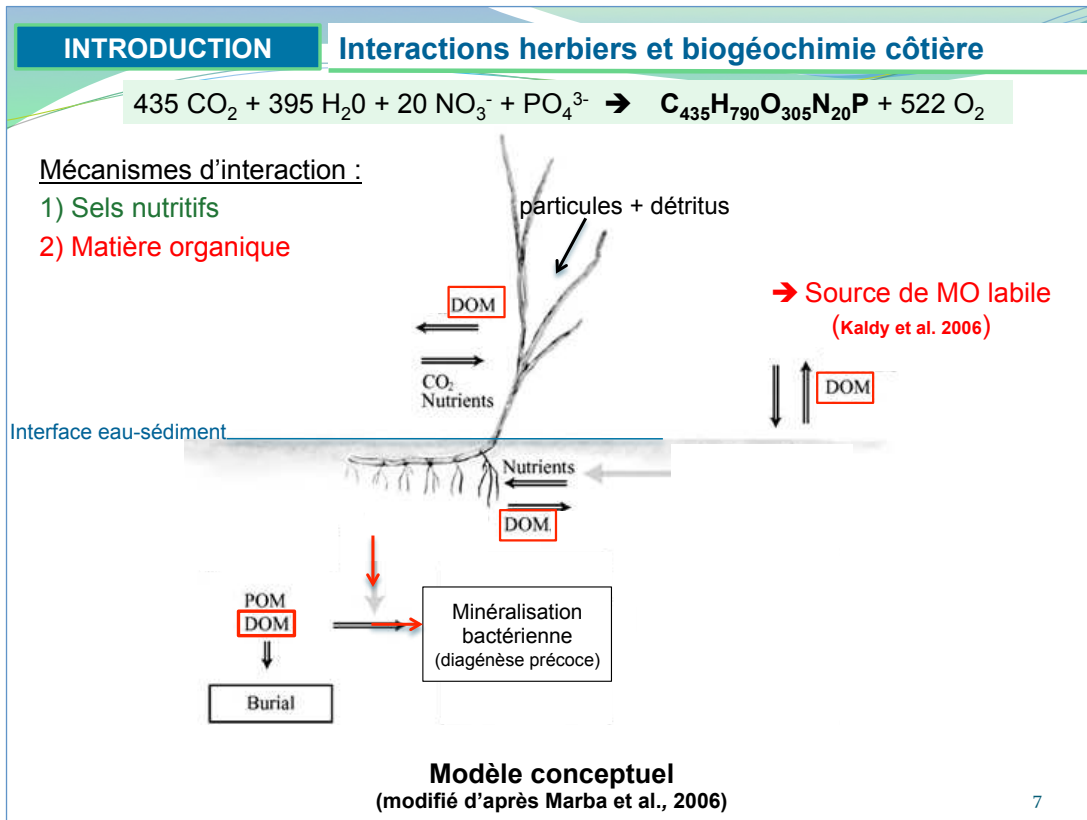
POM

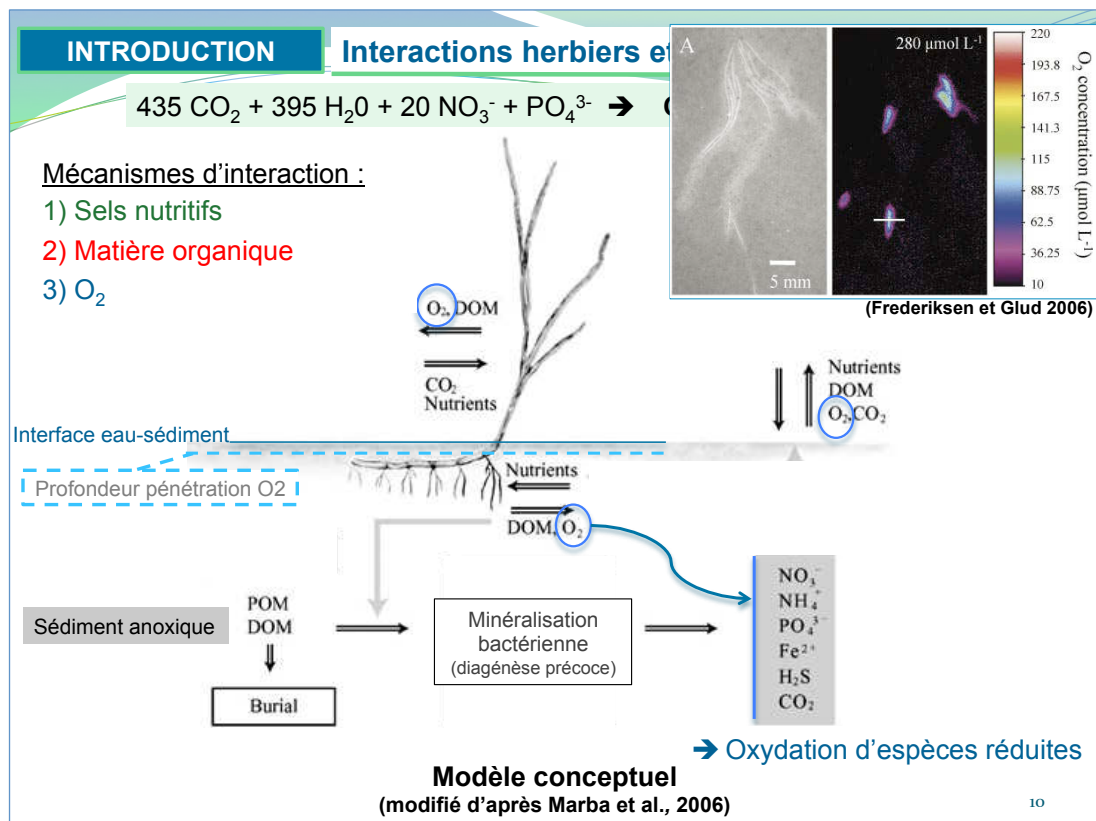
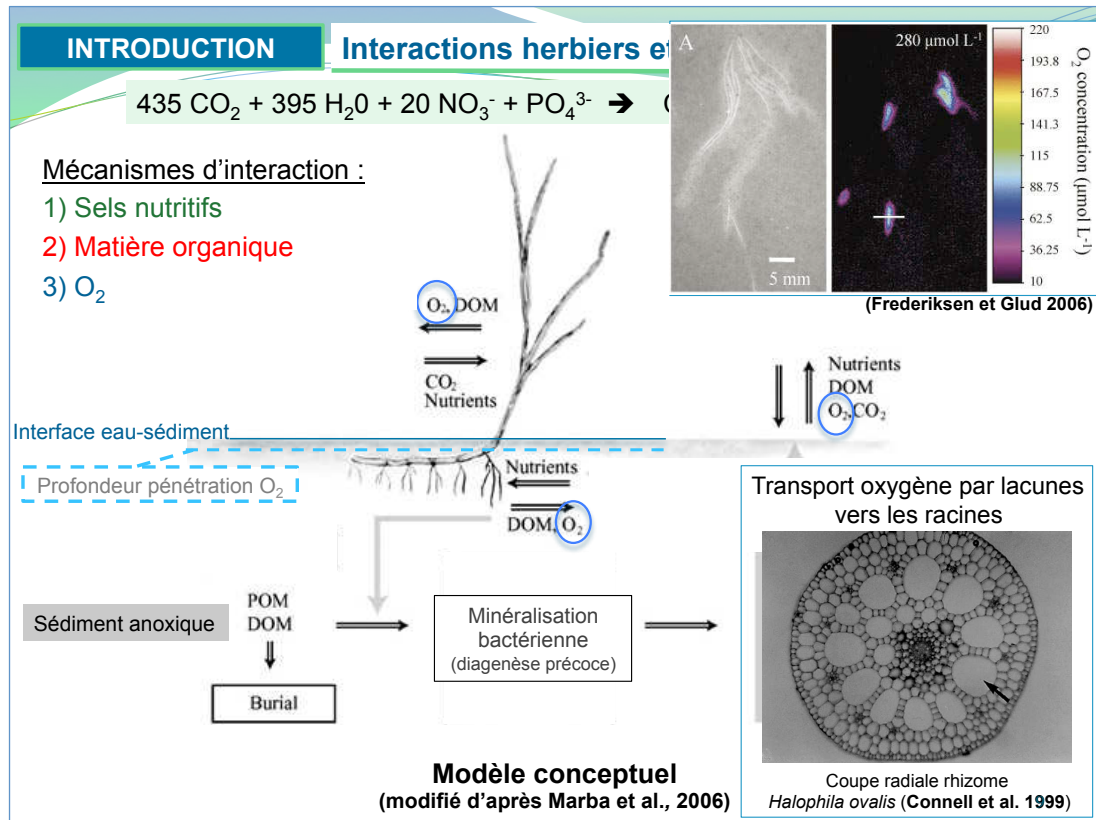
Burial

MO réfractaire (Posidonie)
→ Puits de C à long terme
(Fourqurean et al. 2012)

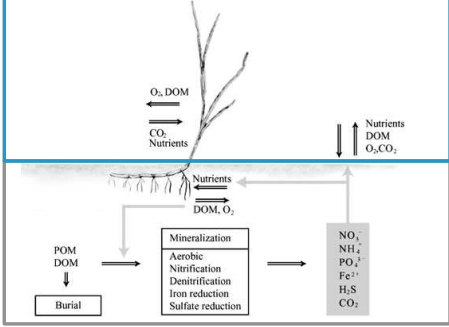
Modèle conceptuel
(modifié d'après Marba et al., 2006)

6





INTRODUCTION Interactions herbiers et biogéochimie côtière

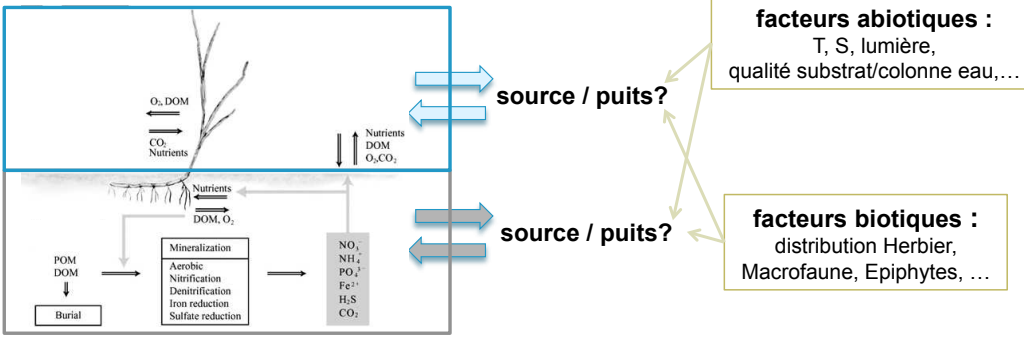


Les questions qui subsistent :

- Mécanismes décrits pour certaines espèces (Posidonie, *Zostera marina*):
 - ➔ **Modèle généralisable ? *Zostera noltii* ?**
- Interaction herbier-biogéochimie benthique NH_4^+ et DIP (PO_4^{3-}) bien connus mais autres 'nutriments' peu étudiés :
 - ➔ **$\text{CO}_{2(\text{aq})}$? $\text{Si}_{(\text{d})}$?**

11

INTRODUCTION Interactions herbiers et biogéochimie côtière



Les questions qui subsistent :

- Mécanismes complexes : source / puits d'éléments biogènes
 - ➔ **Variabilités spatiales (densité herbier) et temporelles (tidal, diurne, saisons)?**
 - ➔ **Comment traduire une couverture d'herbier en flux biogéochimiques?**

12

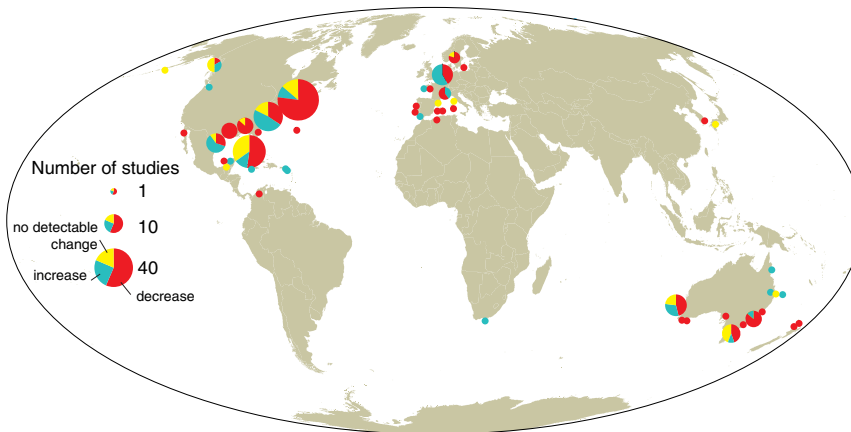
INTRODUCTION

Interactions herbiers et biogéochimie côtière

Contexte de régression des herbiers à l'échelle mondiale

2009 Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems

Michelle Waycott^{a,1}, Carlos M. Duarte^b, Tim J. B. Carruthers^c, Robert J. Orth^d, William C. Dennison^c, Suzanne Olyarnik^e, Ainsley Calladine^a, James W. Fourqurean^f, Kenneth L. Heck, Jr.^{g,h}, A. Randall Hughes^e, Gary A. Kendrickⁱ, W. Judson Kenworthy^j, Frederick T. Short^k, and Susan L. Williams^a

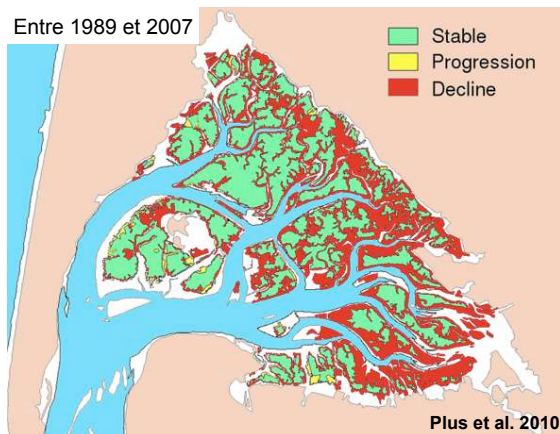


13

INTRODUCTION

Interactions herbiers et biogéochimie côtière

Contexte de régression à l'échelle régionale : le Bassin d'Arcachon



- Lagune intertidale (174 km²)
 - Abrite le plus grand herbier à *Zostera noltii* d'Europe
- En **sévère régression** : - 33 % entre 1989 et 2007

14

OBJECTIFS GÉNÉRAUX

- Mieux comprendre les différentes interactions herbier (*Z. noltii*) / biogéochimie
- Qualifier / Quantifier l'impact des herbiers de *Z. noltii* sur la biogéochimie benthique en tenant compte des variabilités spatio-temporelles
- Prévoir les conséquences de leur régression sur le fonctionnement biogéochimique et écologique du Bassin d'Arcachon



15

OBJECTIFS SPÉCIFIQUES

- Etudier l'impact de l'herbier sur la dynamique de :
O₂, TCO₂, NH₄⁺, DIP, Si
- Evaluer la **variabilité spatio-temporelle** de cet impact en lien avec les spécificités de l'herbier à *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon :

Espèce **intertidale** avec **fortes variations saisonnières** de biomasse
En **sévère régression** → **Herbier hétérogène**

Stratégie multi-échelles



- 1) Variations à courtes échelles (mm/cm, **cycle diurne / tidal**)
- 2) Variations **spatiales** (≠ couvertures herbiers)
- 3) Variations **saisonnières** (impact herbier et macrofaune associée)
- 4) Variations interannuelles (impact **régression**)

16

RÉSULTATS



A - Echanges benthiques d'O₂ : saisonnalité et hétérogénéité spatiale
(≠ couvertures herbiers)

B - Dynamique de TCO₂, NH₄⁺, DIP, Si dans les sédiments

- 1) **Hétérogénéité spatiale** en période de croissance
(≠ couvertures herbiers)
- 2) **Variabilité interannuelle** liée à la régression de l'herbier

17

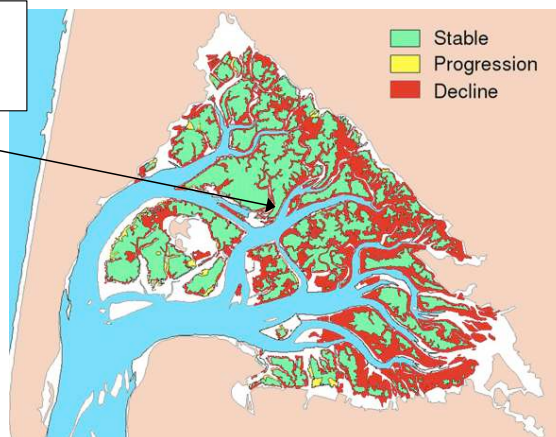
RÉSULTATS

A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatiale

Objectifs : Étudier l'impact de l'herbier sur les flux benthiques d'O₂

- Variations saisonnières
- Hétérogénéité spatiale liée à différentes couvertures foliaires
- Facteurs contrôlant ces variations (f. abiotiques, herbier, macrofaune)

Site Germanan :
Herbier stable & hétérogène
(≠couverture foliaire)



Plus et al. 2010

18

RÉSULTATS**A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatiale****Echantillonnage** : Prélèvement carottes de sédimentspatch (m²)

- Nus (N) et végétalisés (Z)

- Suivi saisonnier d'Automne 2010 à Automne 2011

- Gradient de couverture foliaire en Automne et en été

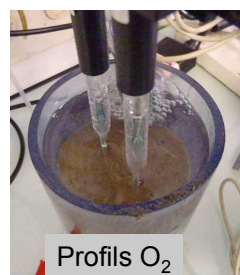
N	-
Z 1	Z. noltii
Z 2	
Z 3	
	+



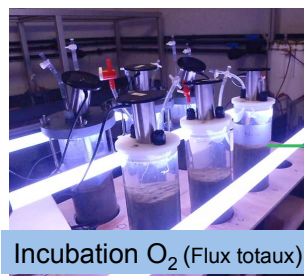
Hiver	Print.	Eté	Aut.
N			
		Z1	Z1
Z2	Z2	Z2	Z2
		Z3	Z3

6 carottes /station et /date

19

RÉSULTATS**A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatiale****Méthodologie** : Mésocosme (température *in situ*)Profils O₂**D.O.U**

Diffusive Oxygen Uptake

Incubation O₂ (Flux totaux)**NPR**

Net production rate

R

Respiration rate

T, S
Porosité, COP, NOP

→ Tamisage

Caractérisation
Herbier / Macrofaune

(Collaboration G. Bernard)

GPR
Gross production rate

20

RÉSULTATS**A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatiale****Traitement des données :**

(Collaborations G. Bernard, M. Richard)

Effet de la présence de l'herbier (Z vs N)

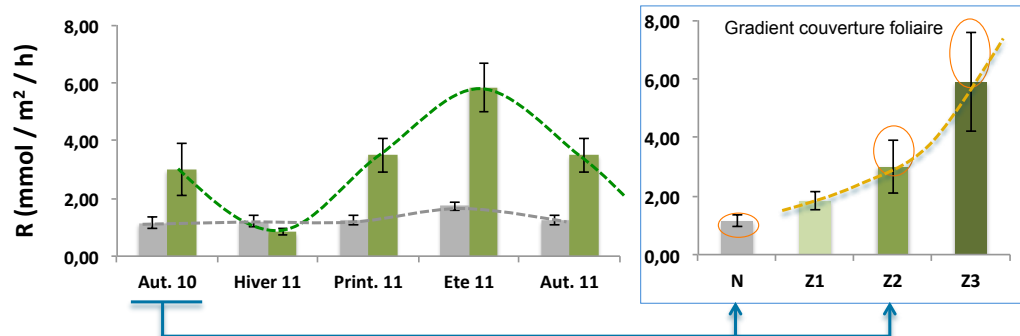
Variabilité saisonnière et spatiale

→ **Permanova (Anova non paramétriques)**Facteurs contrôlant la variabilité spatio-temporelle des échanges benthiques d'O₂→ **Régression simple / multiple**

21

RÉSULTATS**A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatiale****Taux de Respiration**

N	Sédiment nus
Z 2	Sédiments avec <i>Zostera noltii</i>

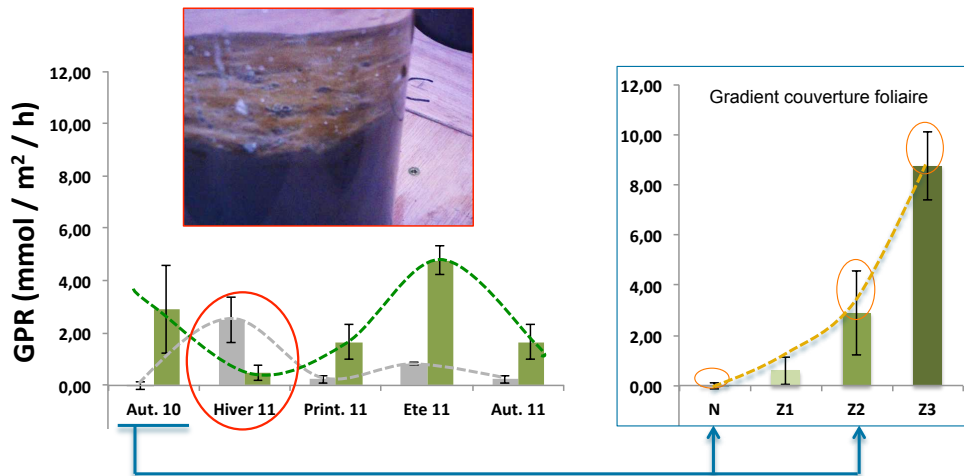


22

RÉSULTATS

A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatiale

Taux de Production primaire brute



Facteurs contrôlant variabilité des taux de respiration / de production primaire

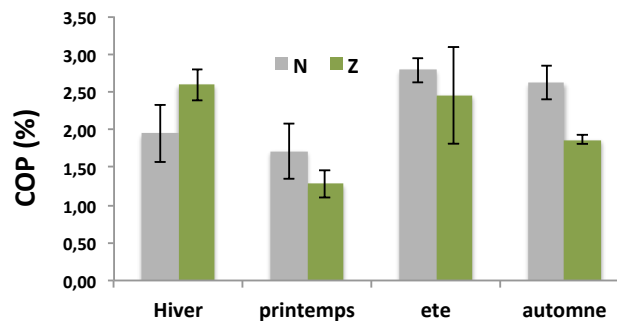
23

RÉSULTATS

A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatiale

Facteurs abiotiques :

- **Température** entre 5 et 21 °C
- **Salinité** entre 29 et 34
- **Matière organique particulaire: COP, NOP** (1er cm de sédiment)

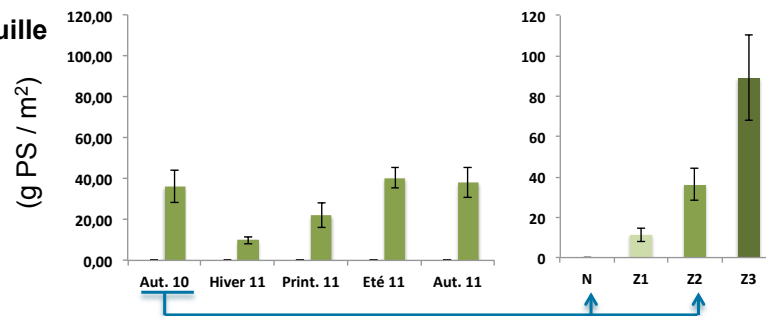


24

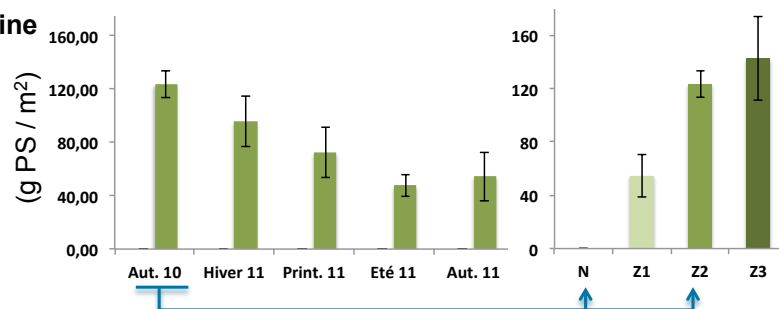
RÉSULTATS

A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatialeFacteurs biotiques : **herbier**

- biomasse feuille



- biomasse racine



25

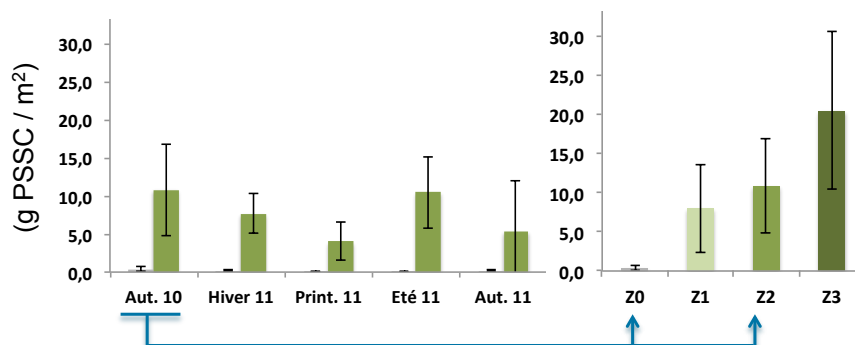
RÉSULTATS

A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatialeFacteurs biotiques : **macrofaune****Epifaune**

Hydrobia ulvae, env. 70 % en biomasse
env. 80 % en abondance



- biomasse épifaune

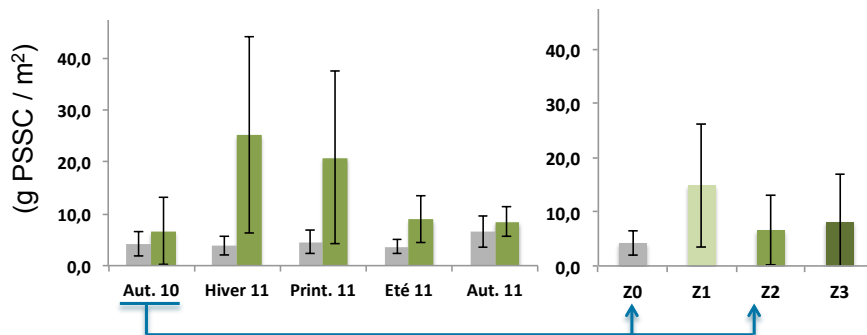


26

RÉSULTATS

A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatialeFacteurs biotiques : **macrofaune****Endofaune**

Melinna palmata, env. 60 % en biomasse
env. 75 % en abondance

- biomasse endofaune

27

RÉSULTATS

A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatiale

→ Déterminer les facteurs contrôlant les variations spatio-temporelles des flux benthiques d'O₂

Régressions simples : Flux O₂ vs facteur (a)biotique**Respiration**

R	Temp.	Salinity	<i>Zostera noltii</i>			epifauna			endofauna		
			AG biom	BG biom	shoot d.	biom.	abund.	species n.	biom.	abund.	species n.
N	0,61***	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Z stations	0,68***	0,51***	0,79***	—	0,48***	0,45**	—	0,56***	—	—	—

$$r^2 = 0,64$$

Production primaire

GPR	Temp.	Salinity	AG biom	BG biom	shoot d.
N	-0,54**	—	—	—	—
Z stations	0,50***	0,53***	0,86***	0,35*	0,53***

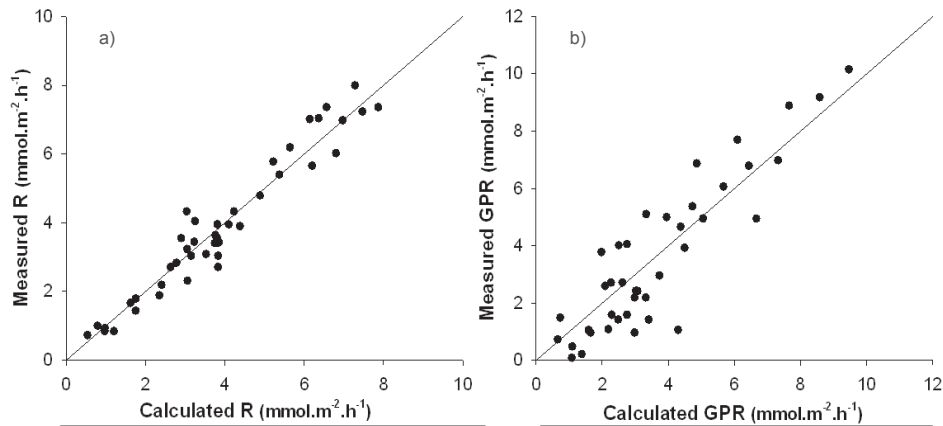
$$r^2 = 0,74$$

⇒ Biomasse feuille : facteur prédominant

⇒ Autres facteurs permettant de mieux décrire ces variations, contribution relative de ces facteurs (modèle de régression multiple)

28

RÉSULTATS

A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatialeRégressions multiples : Flux O₂ vs facteurs (a)biotiques

$$R = -110 + 0.159 \times \text{leaf biom} (64) + 0.234 \times \text{temperature} (24) + 1.198 \cdot 10^{-4} \times \text{abund. endofauna} (5)$$

(n = 45, r² = 0,93)

$$GPR = -2.26 + 0.084 \times \text{leaf biom} (74) + 0.159 \times \text{temperature} (7)$$

(n = 45, r² = 0,81)

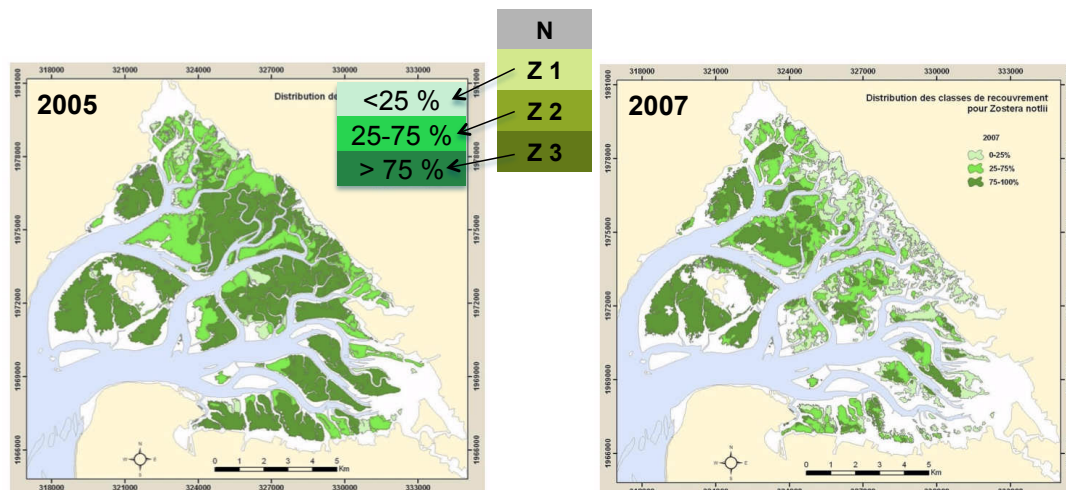
→ Biomasse feuille et température : facteurs prépondérants dans le contrôle de la variabilité spatio-temporelle des flux benthiques O₂

29

RÉSULTATS

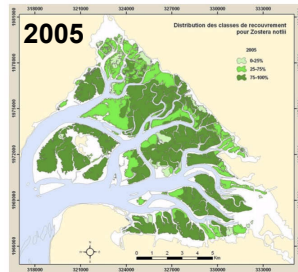
A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatiale

↳ Extrapolation à l'échelle du Bassin d'Arcachon
Conséquences de la régression des herbiers à *Z. noltii* sur les taux métaboliques de la lagune

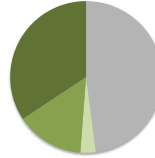
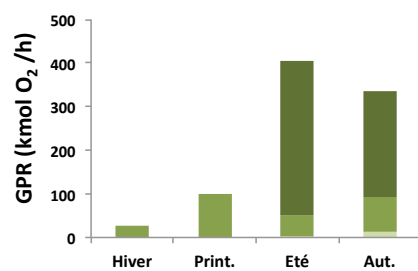
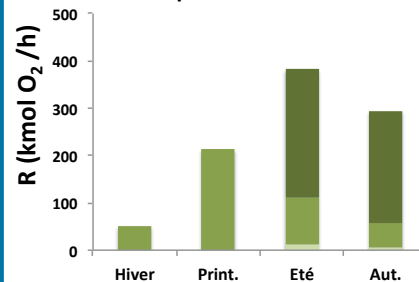
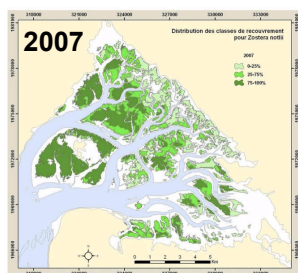


Dalloyau et al. 2009
Auby et al. 2011

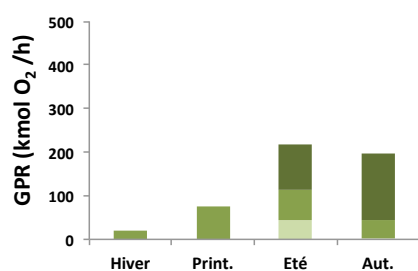
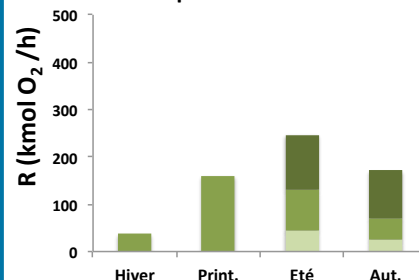
30

RÉSULTATS**A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatiale**Taux métaboliques de l'herbier à *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon

<25 %
25-75 %
> 75 %

**Production primaire Herbier - 2005****Respiration Herbier - 2005****RÉSULTATS****A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatiale**Taux métaboliques de l'herbier à *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon

<25 %
25-75 %
> 75 %

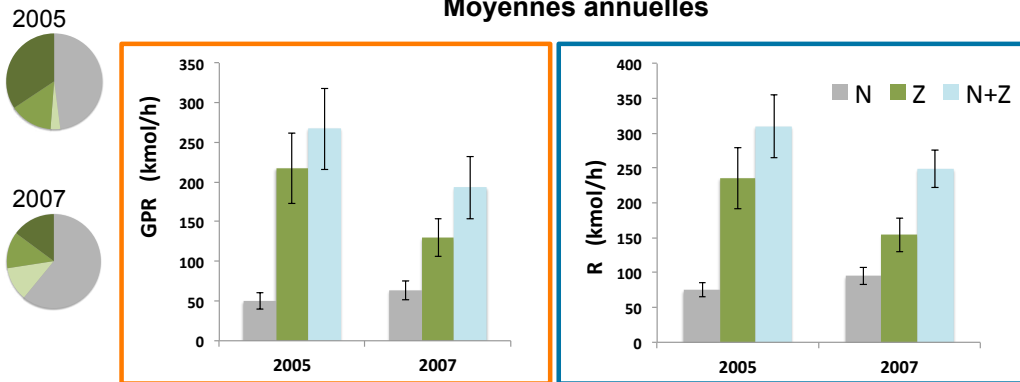
**Production primaire Herbier - 2007****Respiration Herbier - 2007**

RÉSULTATS

A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatiale

Taux métaboliques de l'herbier à *Zostera noltii* du Bassin d'Arcachon

Moyennes annuelles



Entre 2005 et 2007, - 25 % de surface d'herbier

- Taux métaboliques **herbier** : R : - 35 % et GPR : - 40 %
- Taux métaboliques **lagune** : R : - 20 % et GPR : - 28 %
(herbier + sédiments nus)

33

RÉSULTATS

A- Échanges benthiques O₂, saisonnalité / hétérogénéité spatiale

CONCLUSIONS PARTIE A :

Caractérisation de la variabilité saisonnière et spatiale (couverture foliaire) de l'impact de l'herbier sur le métabolisme benthique : respiration, production primaire

- Facteurs dominant biomasse feuille + température
- Faible effet macrofaune
- Conséquences de la régression des herbiers

34

RÉSULTATS

A - Echanges benthiques d'O₂ : saisonnalité et hétérogénéité spatiale

B - Dynamique de TCO₂, NH₄⁺, DIP, Si dans les sédiments

- 1) **Hétérogénéité spatiale** pendant la période de croissance
- 2) **Variabilité interannuelle**, impact de la régression de l'herbier

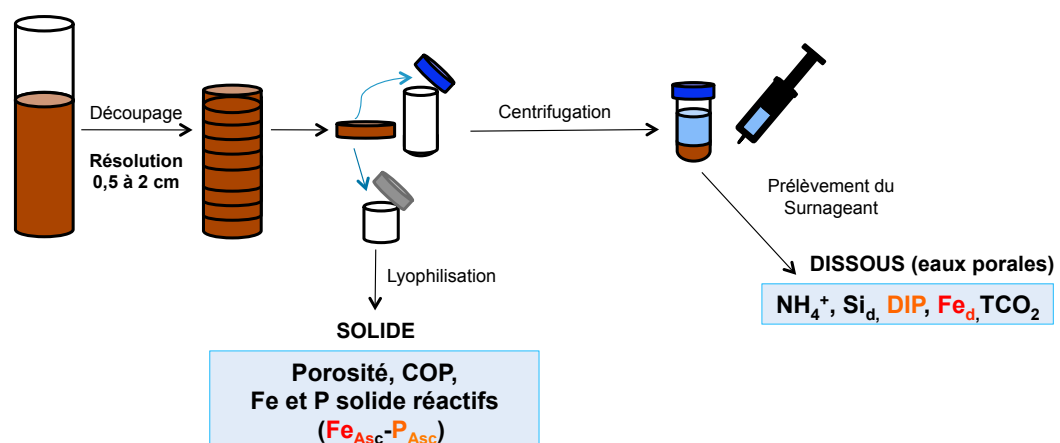
35

RÉSULTATS

B- Sels nutritifs

Méthodologie: Découpage carottes de **sédiments végétalisés (Z)** et **nus (N)** (n=3)

→ profils de concentrations en sels nutritifs



36

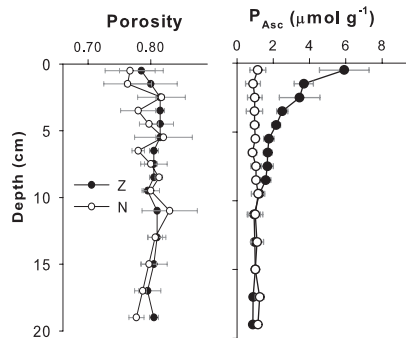
RÉSULTATS

B- Sels nutritifs

Méthodologie: Traitement des profils

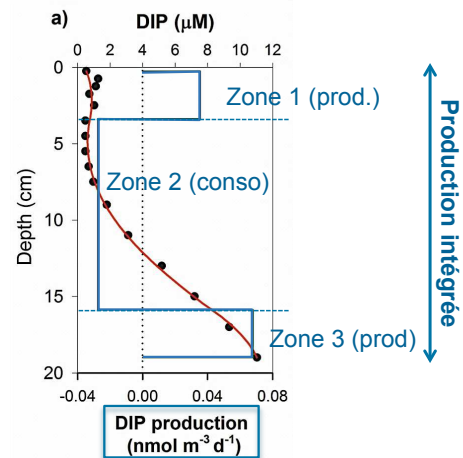
SOLIDE

Porosité, COP,
(Fe_{Asc} - P_{Asc})



⇒ Stocks P_{sol} (fraction réactive)
en mol / m^2

NH_4^+ , Si_d , DIP, Fe_d , TCO_2



Modélisation (Berg et al. 1998)

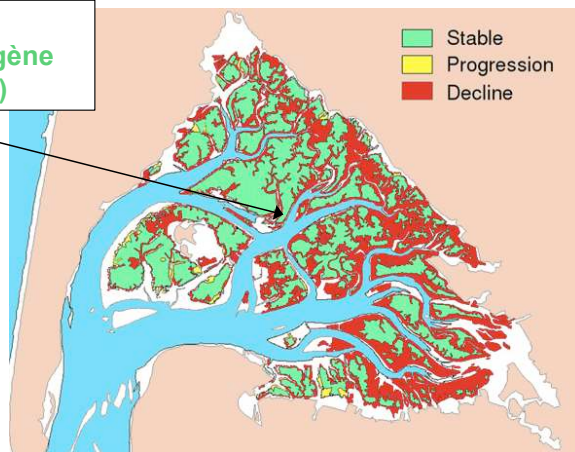
⇒ Taux de production intégrée en $\text{mol} / \text{m}^2 / \text{jour}$

37

RÉSULTATS

B- Sels nutritifs

Site Germanan :
Herbier stable & hétérogène
(≠couverture foliaire)



Plus et al. 2010

➡ 1) Hétérogénéité spatiale (couverture foliaire) en période de croissance

38

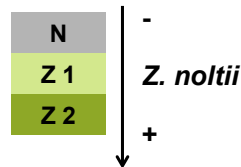
RÉSULTATS

B- Sels nutritifs 1) Période de croissance, Hétérogénéité spatiale

Echantillonnage:

Au printemps et en été :

Prélèvement carottes de sédiments végétalisés (**Z1 et Z2**) et nus (**N**) en triplicatas



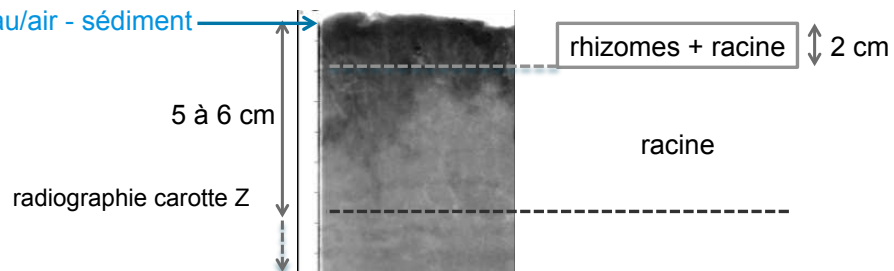
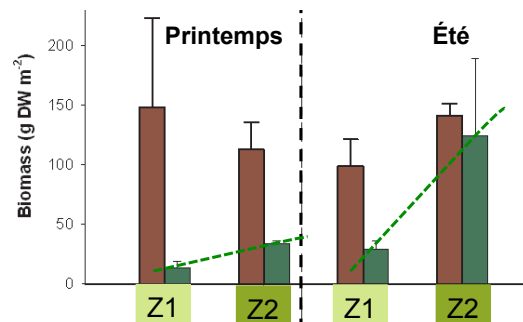
39

RÉSULTATS

B- Sels nutritifs 1) Période de croissance, Hétérogénéité spatiale

Paramètre herbier : **structure zone racinaire**

Interface eau/air - sédiment →

Paramètre herbier : biomasse **racine** / **feuille**

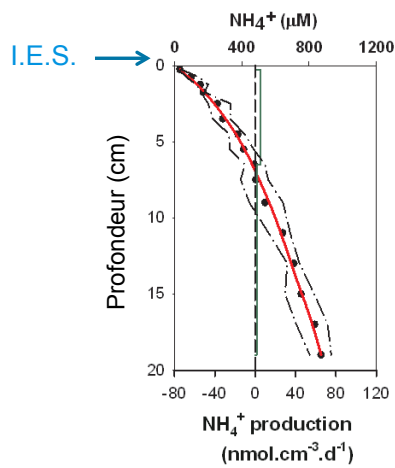
40

RÉSULTATS

B- Sels nutritifs 1. Hétérogénéité spatiale, période de croissance

NH₄⁺ : Printemps

Sédiments nus N



eau / air

sédiment

MO

Minéralisation

TCO₂NH₄⁺

DIP

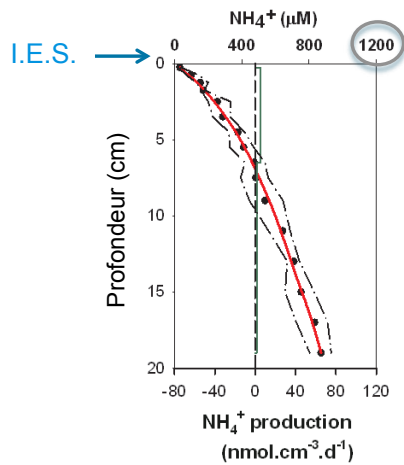
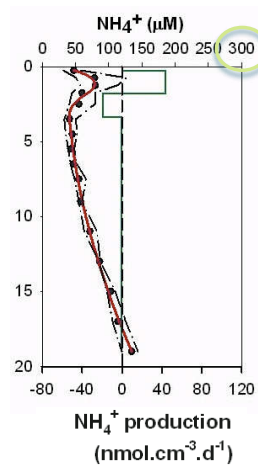
41

RÉSULTATS

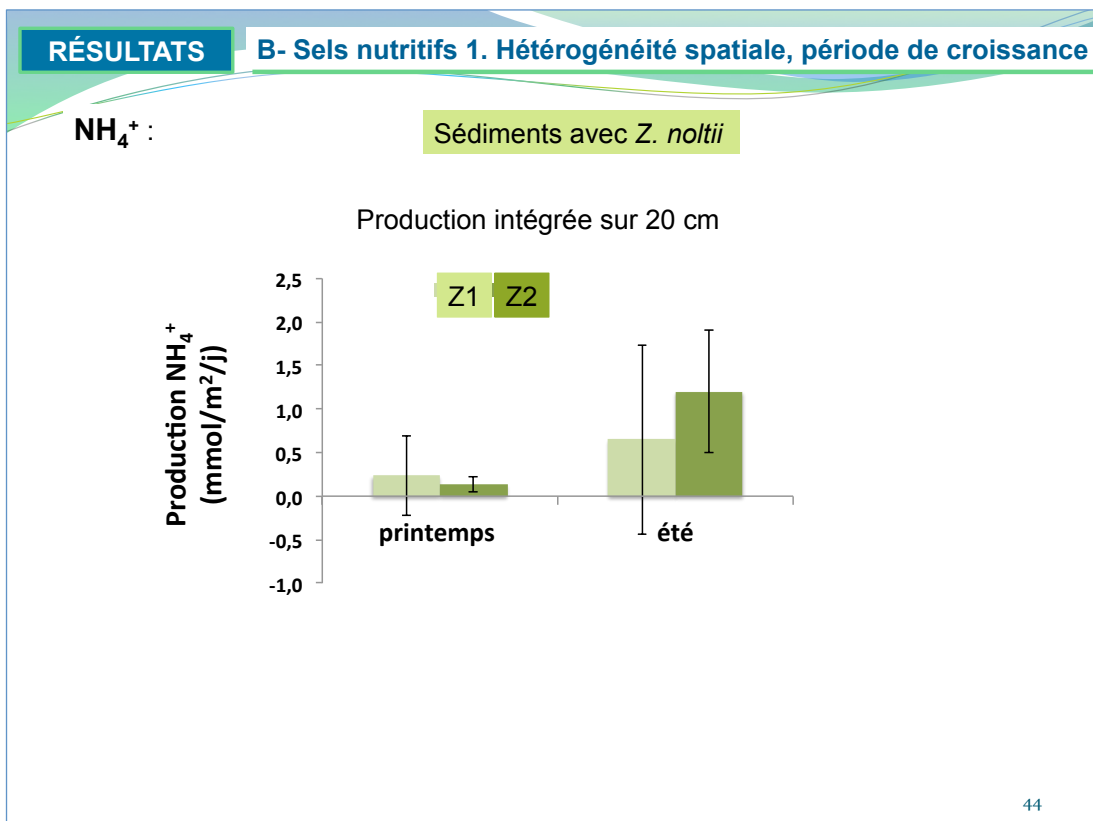
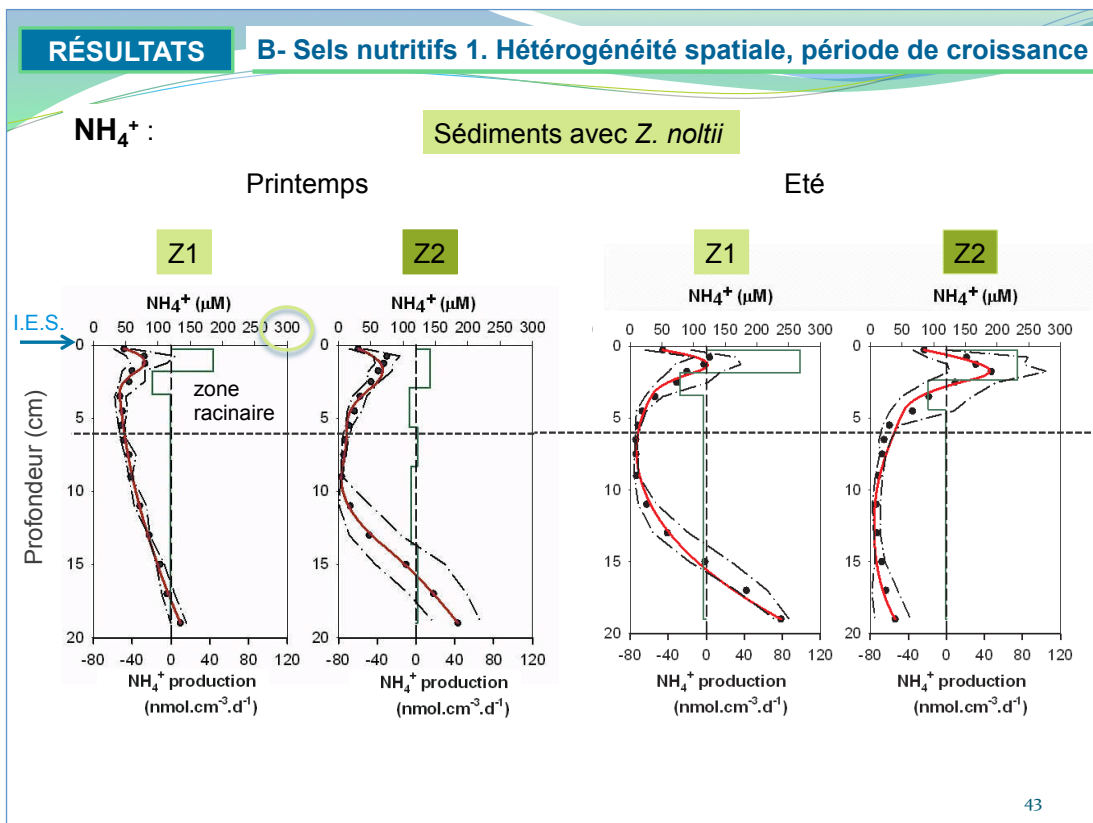
B- Sels nutritifs 1. Hétérogénéité spatiale, période de croissance

NH₄⁺ : Printemps

Sédiments nus N

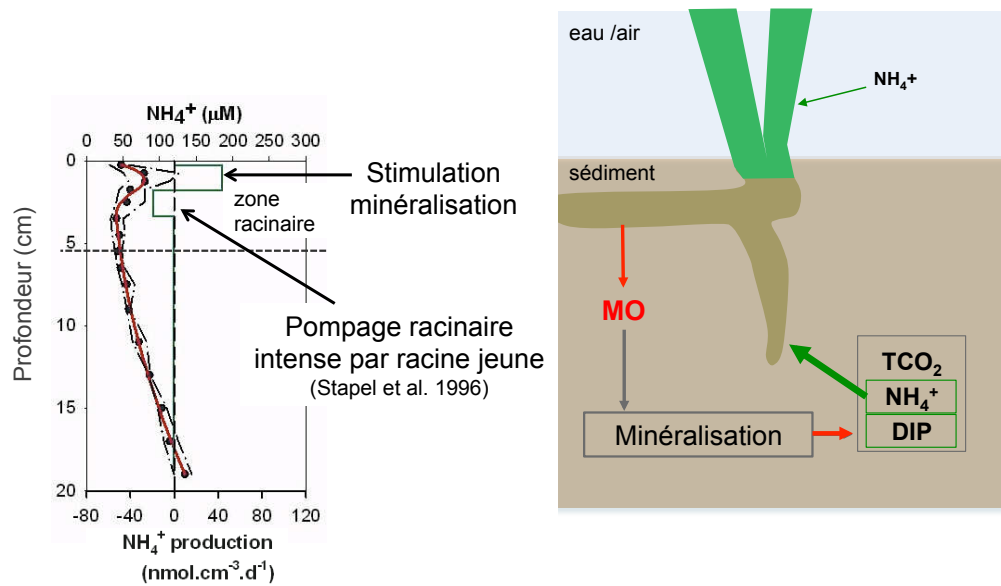
Sédiments avec *Z. noltii* Z1

42



RÉSULTATS

B- Sels nutritifs 1. Hétérogénéité spatiale, période de croissance

 NH_4^+ :

45

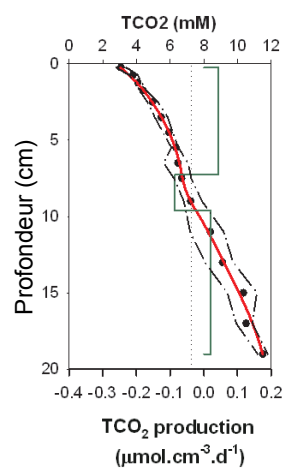
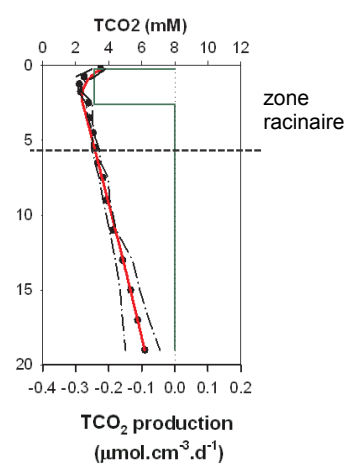
RÉSULTATS

B- Sels nutritifs 1. Hétérogénéité spatiale, période de croissance

 TCO_2 :

Printemps

Sédiments nus N

Sédiments avec *Z. noltii* Z1

46

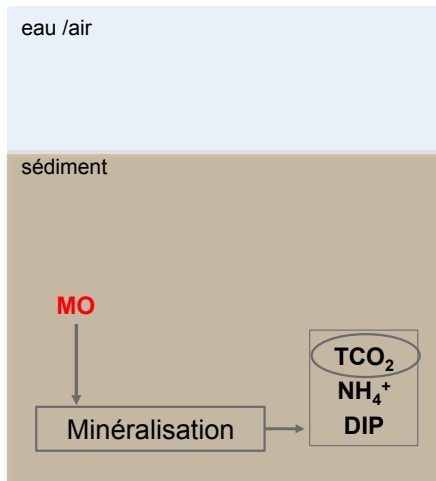
RÉSULTATS

B- Sels nutritifs 1. Hétérogénéité spatiale, période de croissance

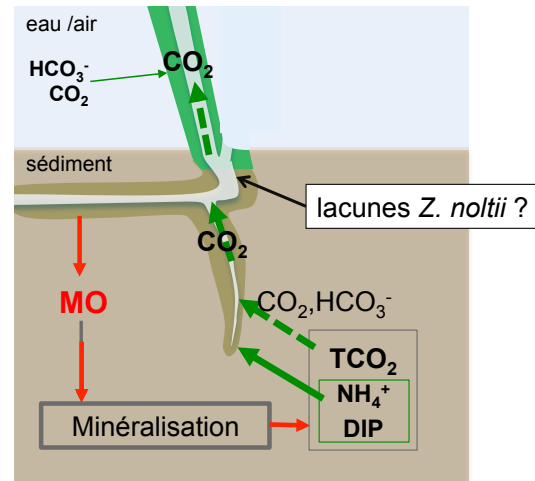
TCO₂ :

Printemps

Sédiments nus N



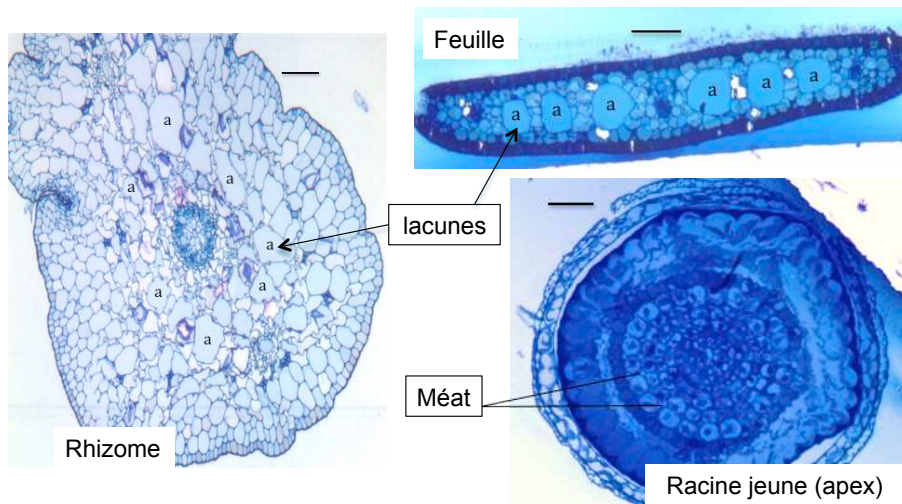
$$\text{DIC} = \sum \text{CO}_2 = [\text{CO}_2] + [\text{HCO}_3^-] + [\text{CO}_3^{2-}]$$

Sédiments avec *Z. noltii* Z1Consommation TCO₂ dans zone racinaire

47

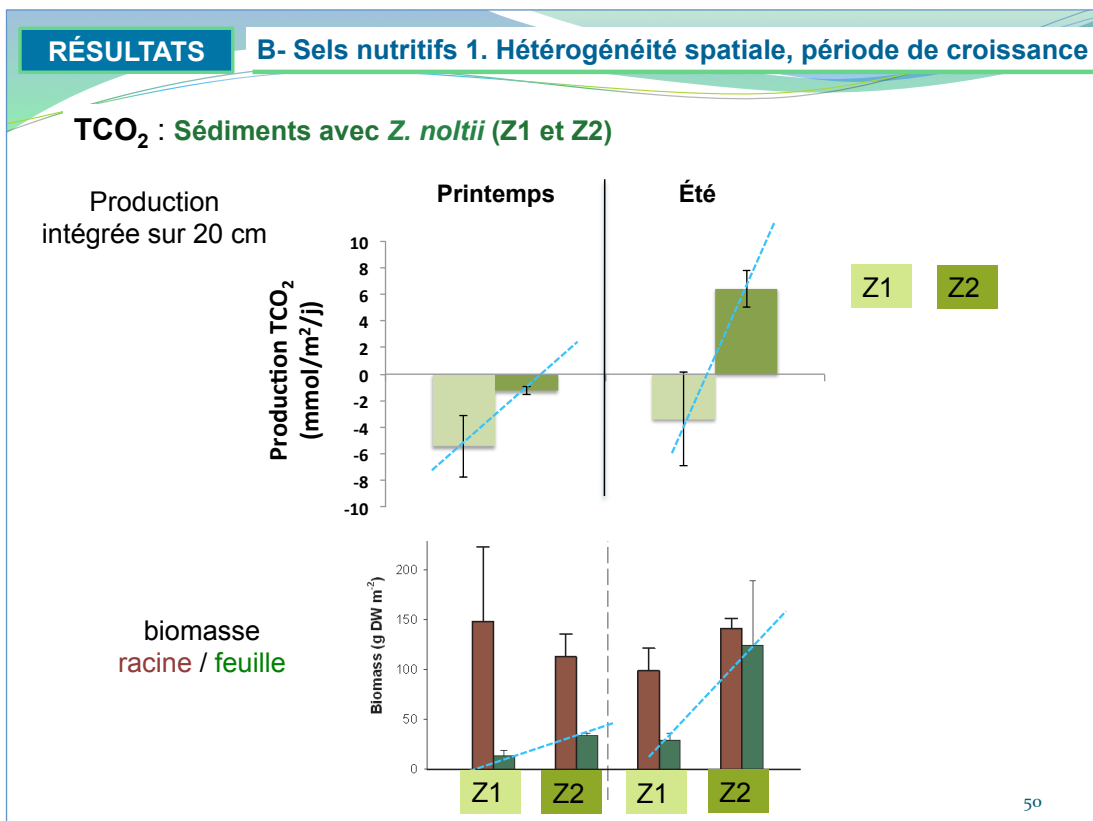
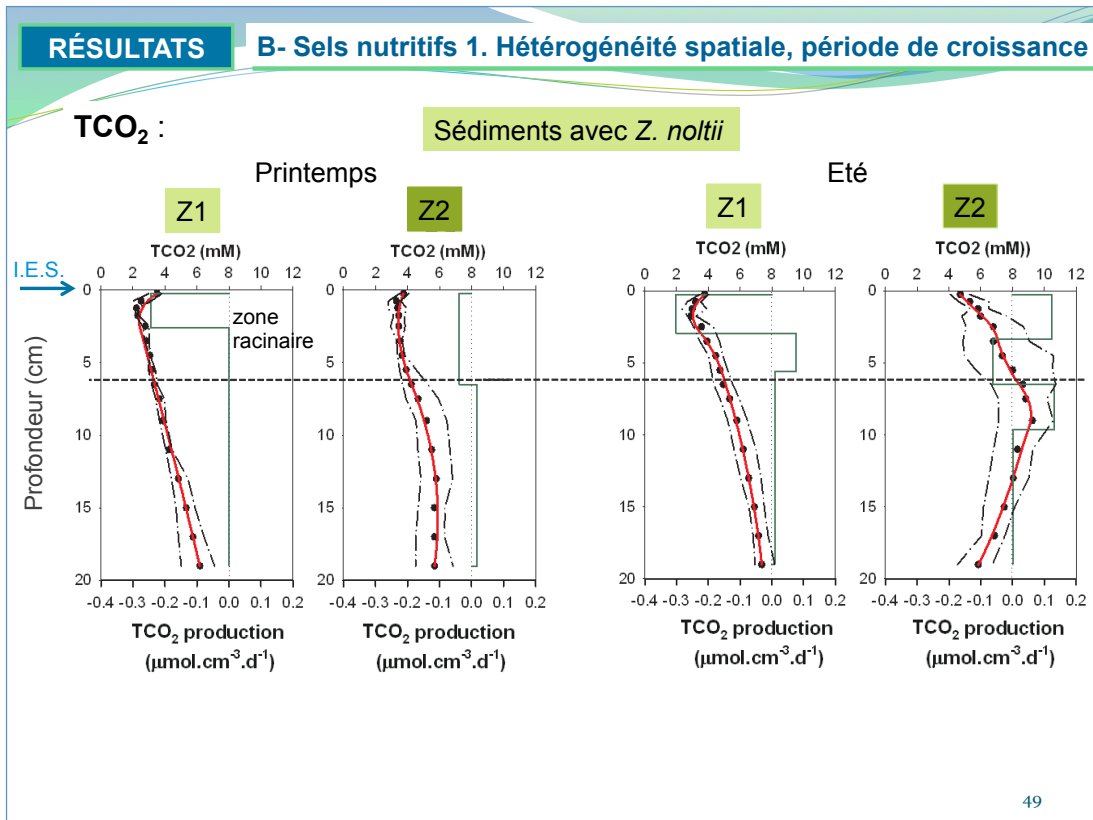
RÉSULTATS

(collaboration C. Cheniclet, INRA)

Première étude du réseau de lacunes de *Zostera noltii*

- ➔ Surface 'occupée' par lacunes diminue des feuilles vers racines
- ➔ Transport sous forme gazeuse

48

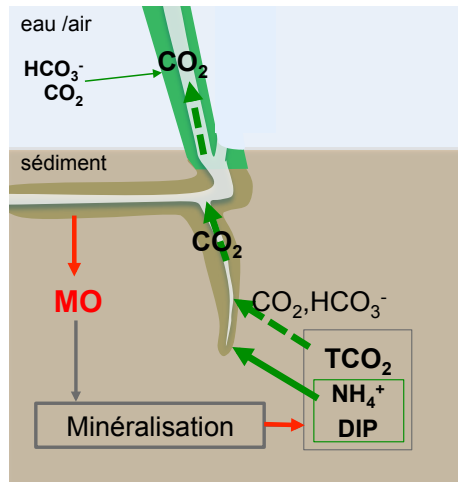


RÉSULTATS

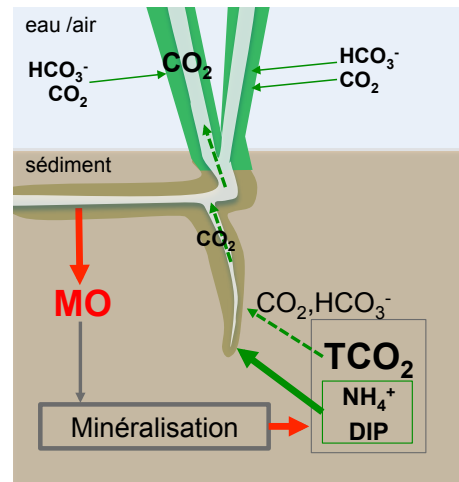
B- Sels nutritifs 1. Hétérogénéité spatiale, période de croissance

TCO₂ : Sédiments avec *Z. noltii* (Z1 et Z2)

Faible biomasse feuille :
consommation TCO₂ dans zone racinaire



Forte biomasse feuille :
production TCO₂ dans zone racinaire



51

RÉSULTATS

B- Sels nutritifs 1. Hétérogénéité spatiale, période de croissance

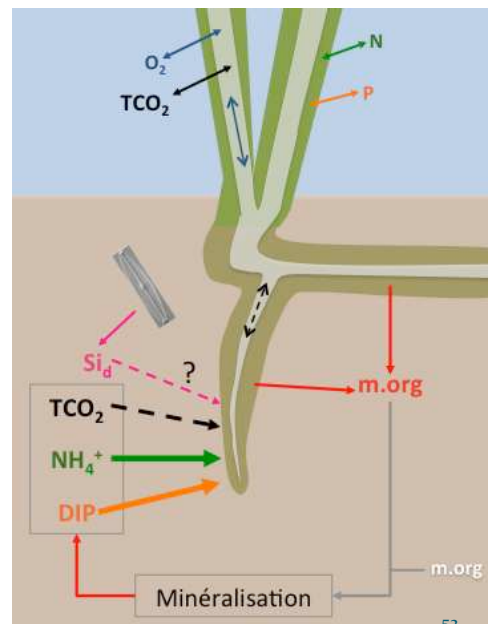
CONCLUSIONS PARTIE B. 1.

Vers une meilleure compréhension des interactions herbier - sels nutritifs

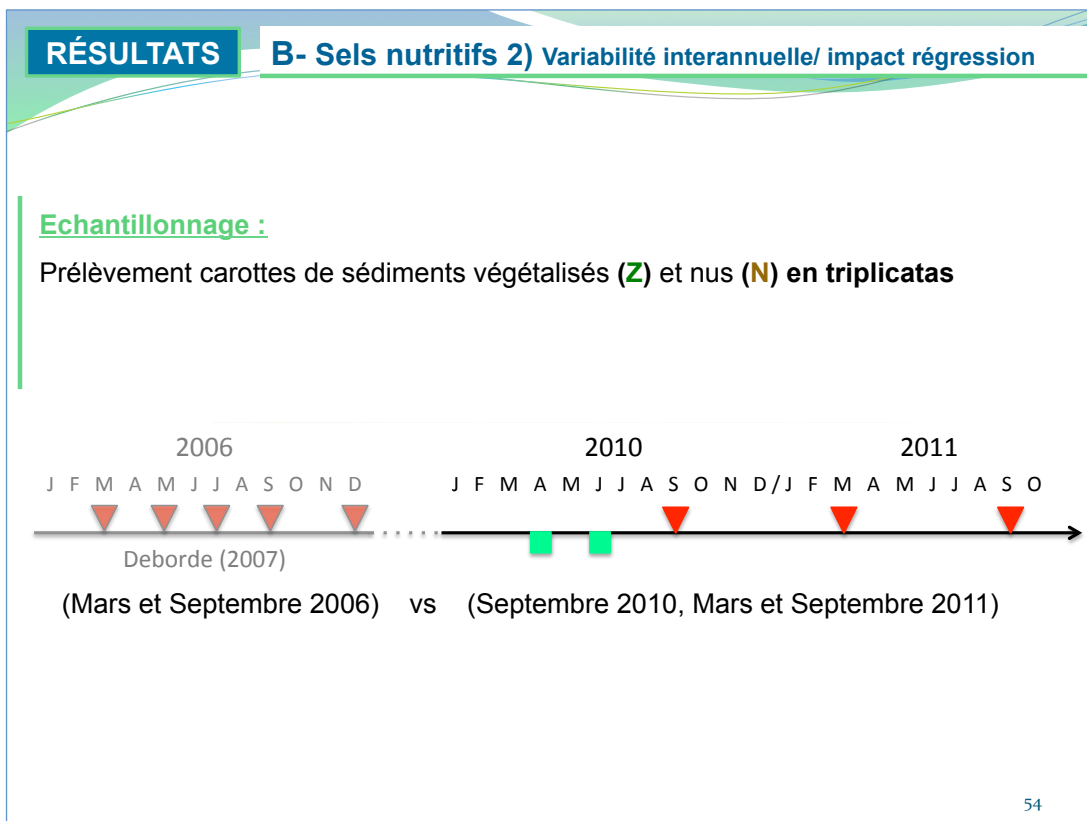
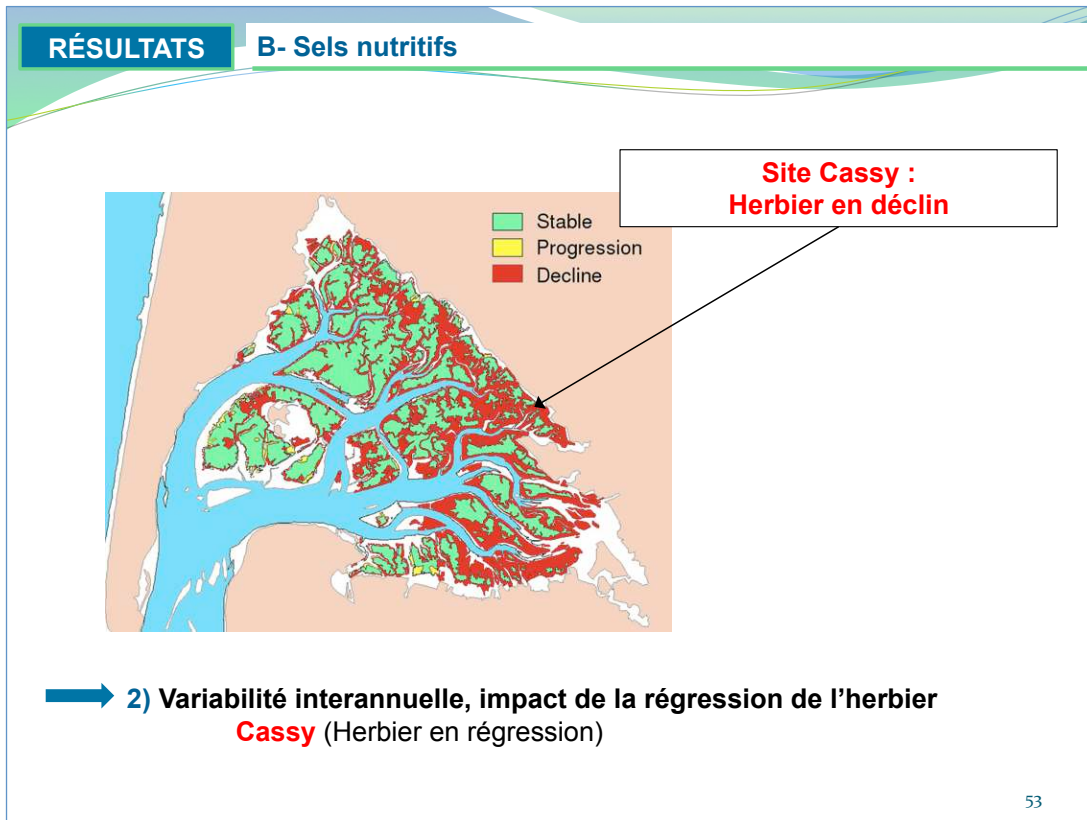
➔ Pompage racinaire intense NH₄⁺, TCO₂ et Si_d, DIP

➔ Variabilité spatiale en lien avec biomasses feuilles qui :

- augmente production TCO₂
- augmente production P_{sol}



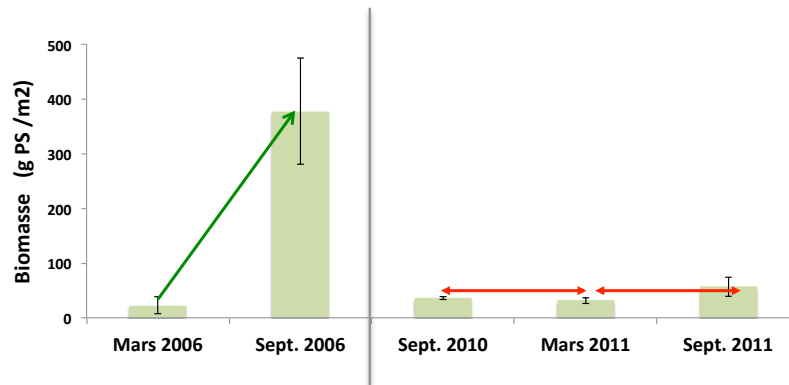
52



RÉSULTATS

B- Sels nutritifs 2) Variabilité interannuelle/ impact régression

Paramètres herbier : biomasse totale = **racine** + **feuille**

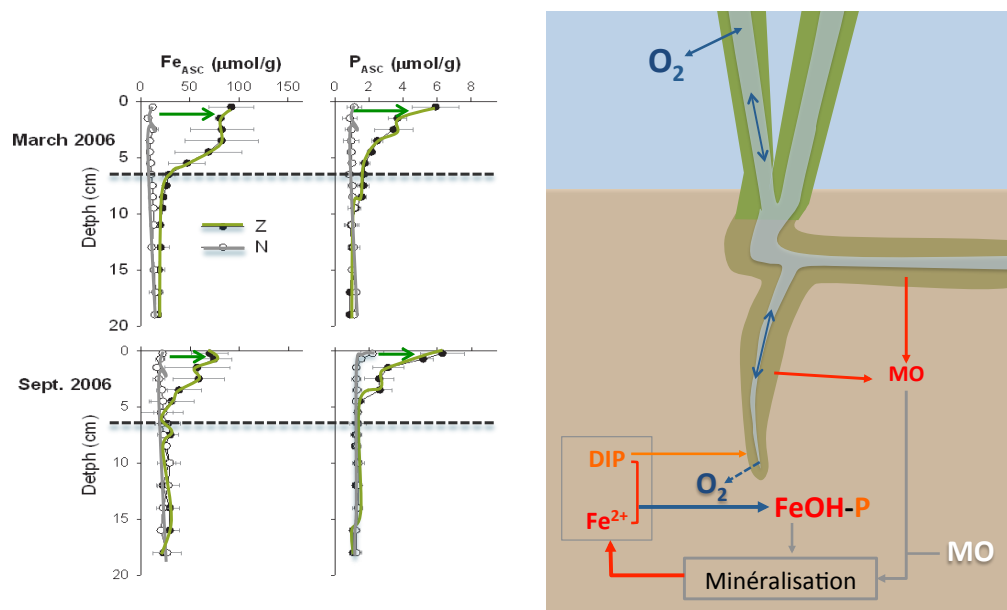


55

RÉSULTATS

B- Sels nutritifs 2) Variabilité interannuelle/ impact régression

Impact sur Fer et P particulaire mobilisable

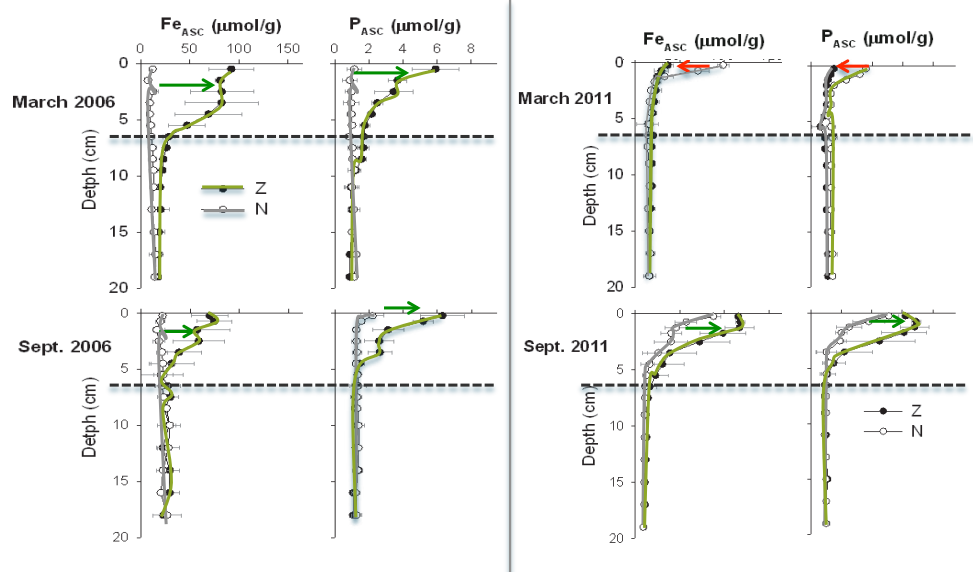


56

RÉSULTATS

B- Sels nutritifs 2) Variabilité interannuelle/ impact régression

Impact sur Fer et P particulaire mobilisable



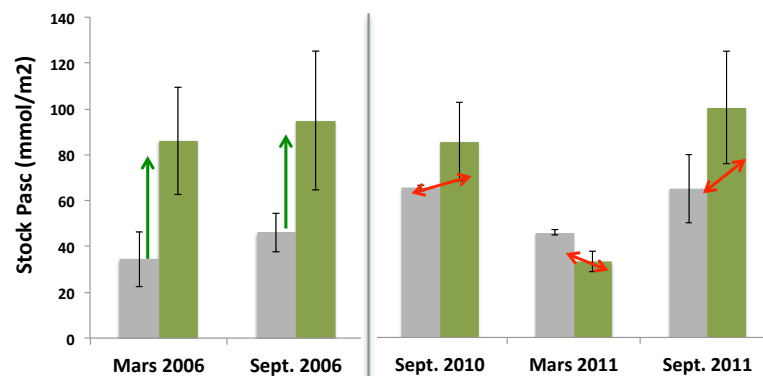
↳ Calcul de stock de P particulaire mobilisable dans la zone racinaire (0-6 cm)

57

RÉSULTATS

B- Sels nutritifs 2) Variabilité interannuelle/ impact régression

Impact sur stock P particulaire mobilisable (0-6 cm)



58

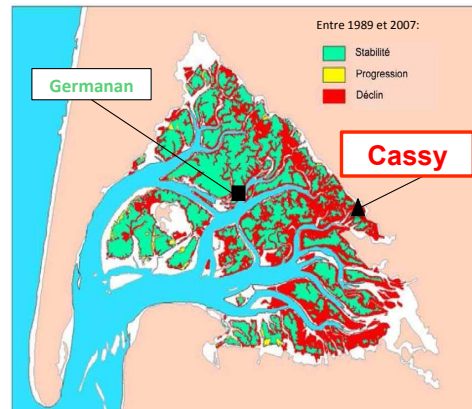
RÉSULTATS

B- Sels nutritifs 2) Variabilité interannuelle/ impact régression

CONCLUSIONS PARTIE B. 2 :

Conséquences du déclin sur les interactions herbier – biogéochimie :

- Herbier perd sa capacité à former un stock de P_{sol} mobilisable
- Herbier induit une production de NH_4^+



Conséquences de la régression de l'herbier à l'échelle du Bassin d'Arcachon

Entre 1989 et 2007 (perte 33 %), surtout entre 2005 et 2007 (perte 25 %) :

- Perte stock de 1,2 Mmol P_{sol} mobilisable ≈ 10 X apports annuels par rivières
- Production 25 kmol NH_4^+ / jour $\approx 1/6$ apports par pompe tidal

59

Synthèse

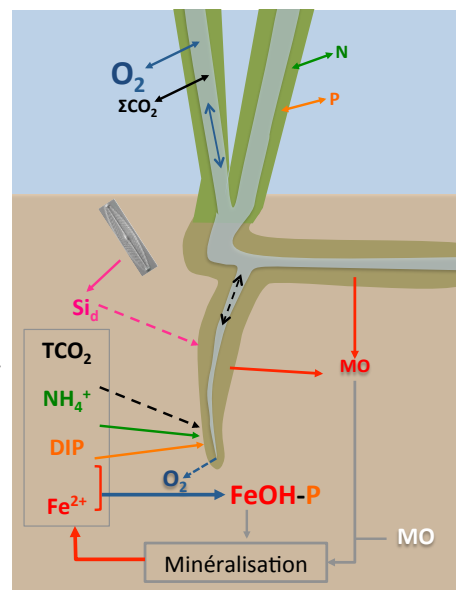
Les apports de ce travail :

Meilleure compréhension des interactions *Zostera noltii* - biogéochimie :

→ Sels nutritifs et TCO_2 :

→ Dynamique O_2 :

- Transports d' O_2 au niveau des racines
- études des lacunes de *Z. noltii*
- Flux diffusifs et totaux d' O_2
- effet macrofaune associée à herbier



60

Synthèse

Les apports de ce travail :

Quantification de la variabilité spatio-temporelle de ces interactions :

→ Variabilité spatiale avec couverture foliaire

- production TCO_2
- taux de respiration (effet macrofaune faible devant herbier)
- production primaire

→ Cycle tidal / diurne

- Concentration O_2 dans les lacunes de *Zostera noltii*

61

Synthèse

Les apports de ce travail :

Quantification de la variabilité spatio-temporelle de ces interactions :

→ Cycle saisonnier et variabilité spatiale avec couverture foliaire

			Taux de respiration benthique ($\text{mmol}/\text{m}^2/\text{h}$)			
			Hiver	Printemps	Ete	Automne
Viaroli et al. 1996	Chambre benthique	Z		2,5 ±0,8	7,9 ±1,9	
Welsh et al. 2000	Incubation carotte (lumière naturelle)	Z	3,6 ±1	10,5 ±1		env 9
Deborde 2007	Chambre benthique	N	3,4	3,1		
		Z	1,9	3,1		
Polsenaere et al. 2012	Eddy covariance ¹	Z (22%)				9,7 ±13,3
		Z (90%)			3,6 ±3,2	0,8 ±4,0
Delgard et al. in prep	Incubation carotte (lumière artificielle)	N	1,2 ±0,2	1,2 ±0,2	1,7 ±0,2	1,1 ±0,2
		Z1			3,2 ±0,5	1,8 ±0,3
		Z2	0,8 ±0,1	3,5 ±0,6	5,8 ±0,8	3,0 ±0,9
		Z3			6,7 ±0,9	5,9 ±1,7

- Facteurs contrôlant la variabilité des taux de respiration et de production primaire
Biomasse feuille et Température

62

Synthèse

Les apports de ce travail :

Quantification de la variabilité spatio-temporelle de ces interactions :

→ Conséquences de la régression de l'herbier à *Z. noltii* du Bassin d'Arcachon : (Variation interannuelle)

Entre 2005 et 2007

- baisse de 40 % de la production primaire de l'herbier
- baisse de 30 % de la production primaire de la lagune (herbier+sédiments nus)

Surface herbier en déclin entre 1989 et 2007

- Perte stock de 1,2 Mmol P_{sol} mobilisable
- Production 25 kmol NH_4^+ / jour

63

Perspectives

→ Dynamique O_2 : mesures *in situ* (cycle tidal / diurne)

- Courtes échelles spatiales (mm, cm) : profileur benthique
Fuites O_2 par système racinaire de *Z. noltii*
Impact sur dynamique espèces réduites dans le sédiment
- Grandes échelles spatiales (10 aines m) : eddy covariance
Flux à l'interface eau-sédiment à l'échelle de l'écosystème



64

Perspectives

→ Dynamique de Si_d et TCO_2

- mesures *in situ* à hautes résolutions verticales et/ou temporelles

→ Quantification du rôle de *Z. noltii* dans le Bassin d'Arcachon :

- Variations en fonction des substrats (vase, sable), niveau tidal
- Impact régression et recolonisation : suivi pérenne sur le site Cassy

→ Intégration des résultats dans un modèle :

- Mécanistiques
- Empiriques (extrapolation à l'échelle du Bassin d'Arcachon, prévision effet régression herbier)

65





Valorisation des compétences des docteurs «Un nouveau chapitre de la thèse @»

Marie Lise DELGARD

Mentor: Claude FORSANS

*Ecole doctorale Sciences et Environnements,
Université Bordeaux 1*

Projet IZOFLUX (ANR)

**Étude intégrée de l'Impact des herbiers de Zostères
sur les processus et FLUX benthiques en milieu côtier**

✓ **Sujet de thèse:** Etude de l'impact des herbiers à Zostères naines
sur la biogéochimie des sédiments intertidaux (Cas du Bassin d'Arcachon)

✓ **Encadrants:** Pierre ANSCHUTZ et Bruno DEFLANDRE (EPOC,
Université Bordeaux 1)

(NCT écrit en juillet 2012, Thèse soutenue en mai 2013)

PARTIE 1: Cadre général et enjeux de ma thèse

A) Problématiques et enjeux scientifiques

Les zones côtières abrite une forte production biologique ainsi qu'une richesse écologique unique à l'origine d'une activité économique importante (ostréiculture, pêche, tourisme). Cette pression anthropique fragilise dans de nombreux cas le milieu notamment par des phénomènes d'eutrophisation. Ceux-ci se traduisent par un enrichissement des eaux en sels nutritifs entraînant une prolifération algale qui peut aboutir à une hypoxie/anoxie de la colonne d'eau dans les cas extrêmes. Ces épisodes d'eutrophisation peuvent être particulièrement destructifs notamment dans les zones semi-fermées comme les lagunes. La préservation de ces milieux nécessite une bonne compréhension des cycles des éléments chimiques. Il s'agit de comprendre les interactions complexes des processus physiques (e.g. marées), chimiques (e.g. oxydation-réduction) et biologiques, tout en prenant en compte leur fortes variabilités spatio-temporelles (e.g. saisons).

Les herbiers sont des prairies subaquatiques édifiées par des plantes à fleurs adaptées à la vie sous-marines sont considérés comme un composant essentiel des environnements côtiers lagunaires qu'ils colonisent. Les zostères, largement répandue dans l'Atlantique Nord, peuvent édifier de vastes herbiers en colonisant des substrats sableux ou vaseux. Ils contribuent à la stabilisation de ce substrat et joue un rôle fondamental sur les cycles biogéochimiques des lagunes colonisées. Le prélèvement et la rétention des sels nutritifs dans la biomasse des herbiers sont des mécanismes tampon naturels aux augmentations d'apports externes en nutriment et à l'eutrophisation. L'étude de ces écosystèmes est devenu une nécessité puisqu'une régression des herbiers à l'échelle mondiale a été constatée.

Le projet IZOFLUX a pour objectif de caractériser les relations entre flux et processus (mécanismes) dans les sédiments colonisés par les herbiers de Zostères. Une stratégie pluridisciplinaire basée sur une approche expérimentale et un transfert vers la modélisation a été mise en place afin de mieux comprendre le rôle des herbiers sur les cycles des éléments biogènes (constituants majeurs des êtres-vivants C,N,P,...) dans les lagunes. Ce projet implique un partenariat entre 3 laboratoires français. Deux thèses ainsi qu'un

post-doctorat sont totalement impliquées dans ce projet, une troisième thèse est aussi partiellement impliquée.

Le salaire de ma thèse est financé par une bourse de l'école doctorale Sciences et Environnements de l'université Bordeaux 1. Elle a débuté en octobre 2009 soit un an avant la mise en place du projet IZOFLUX. L'objectif initial de ma thèse était alors d'étudier in situ (sur le terrain) l'impact des herbiers sur la dynamique biogéochimique des sédiments en prenant comme cas d'étude le Bassin d'Arcachon. Cette lagune abrite un herbier à zostères qui est lui aussi touché par une régression observée depuis 2005. Le projet IZOFLUX a été en grande partie initié dans l'idée de financer mes travaux de thèses (mission terrain, matériel expérimentales et analyses). La problématique du projet englobe donc les problématiques spécifiques à ma thèse telles que je les avais définies au cours des premiers mois de travail.

B) Contexte du projet de thèse

→ Place de la thèse dans le projet global de l'équipe

L'UMR CNRS 5805 EPOC est une Unité Mixte de Recherche commune à l'Université de Bordeaux 1 et au CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique). Cette unité spécialisée dans les Environnements et les Paléoenvironnements Océanographiques et Côtiers a pour mission la recherche fondamentale et appliquée dans les domaines de l'océanographie littorale et marine, la sédimentologie, les paléoclimats et la géochimie de l'environnement à l'interface continent-océan. Ce laboratoire est subdivisé en 3 équipes thématiques distinctes. **L'équipe thématique d'Océanographie côtières et en particulier l'équipe scientifique ECOBIOC (Ecologie et Biogéochimie des Systèmes côtiers) au sein de laquelle j'effectue ma thèse**, est spécialisée dans l'étude de la structuration du vivant ainsi que son rôle dans le fonctionnement de ces écosystèmes côtiers. Elle est structurée en trois axes de recherche :

- ✓ *Santé des populations, qualité des écosystèmes* : Cet axe de recherche vise à éclairer les relations de causalité entre qualité écologique des écosystèmes côtiers, l'état de santé des organismes et des populations ainsi que la structure des communautés résidentes.

- ✓ *Couplage biologie/biogéochimie à l'interface eau-sédiment* : Les recherches consistent en l'étude (i) de la biogéochimie des environnements non stationnaires (zones intertidales), (ii) des processus de bioturbation, (iii) des interactions biogéochimie/biologie (macrofaune, herbier).
- ✓ *Flux de matière à l'échelle des écosystèmes* : Les flux sont étudiés à différentes interfaces (continent-océan, eau-atmosphère et sédiment-atmosphère) et au sein de sous-systèmes (e.g. estuaires, lagunes). Les recherches portent aussi sur l'évolution à long terme de ces flux dans les écosystèmes côtiers.

Mes travaux de thèses s'insèrent principalement dans le deuxième axe abordé par notre équipe de recherche.

→ Situation au regard de la concurrence publique, privée ou internationale

L'équipe ECOBIOC occupe dans son domaine d'expertise une place de **premier plan dans la communauté nationale et est très largement reconnue au niveau international**. La production scientifique de l'équipe est élevée avec de nombreux articles publiés dans les revues phares de la discipline (~ 2,7 publications/équivalent Chercheur/an). Les relations contractuelles avec des EPIC (Ifremer), des organismes d'état (INRA, IRSTEA ex-Cemagref) et des industriels (EDF, Lyonnaise des Eaux) sont très nombreuses et suivies. La participation des membres de l'équipe dans l'organisation de sessions thématiques dans des conférences nationales et internationales est soutenue (Goldschmidt, ISOBAY, RST). L'équipe présente aussi une forte implication dans le domaine de la valorisation des recherches et dans le domaine des relations socio-économiques.

→ Compétences scientifiques, techniques et humaines mises à la disposition du projet

L'équipe scientifique d'accueil présente un **dynamisme de recherche** marqué avec 5 professeurs, 3 directeur de recherche, 8 maîtres de conférence, 4 chargé de recherche, 1 assistante-ingénieur, 5 techniciens ainsi que de nombreux doctorants (11) et stagiaires (en moyenne 15/an).

Ma thèse s'effectue sous la direction scientifique de Pierre ANSCHUTZ (Pr) et Bruno DEFLANDRE (MC) spécialisé dans l'étude des processus biogéochimiques dans les environnements aquatiques. Concernant l'analyse de mes données de thèse, les capacités analytiques du meilleur niveau proposé par le laboratoire (mesures à micro-échelle (μm) de l'oxygène, auto-analyseur sels nutritifs, analyseur carbone organique et soufre particulaire, analyseur carbone dissous, analyseur oxygène dissous...) ont permis une **analyse biogéochimique complète des échantillons de sédiments et d'eaux de ma thèse**. Le laboratoire a également mis à ma disposition tout le matériel nécessaire à mes nombreuses campagne d'échantillonnage (bateau de la station marine d'Arcachon, zodiac, matériel de prélèvements).

→ **Appartenance de l'équipe à un ou à des réseaux scientifiques, socio-économiques :**

L'équipe ECOBIOC est impliquée dans plusieurs réseaux scientifiques :

- **Collaborations internationales :** Projet CARBAMA (Cycle du CARBone dans le fleuve AMAzone), projet MATADA (collaboration Maroc),
- **Collaboration nationales :** Programmes ANR (IZOFLUX), Région Aquitaine (OSQUART), EC2CO-PNEC (EDDYCO). Organisation et co-organisation de sessions thématiques dans des conférences nationales et internationales.
- **Collaborations internes :** avec toutes les autres équipes scientifiques de EPOC.

PARTIE 2: Déroulement, gestion et coût estimé du projet de thèse

A) Préparation et cadrage du projet

→ **Evaluation des risques**

Un tel projet représente toujours des risques qui, une fois identifiés peuvent être pris en compte et acceptés, contournés ou bien peuvent modifier le cours du projet. Les principaux risques identifiés au cours de cette thèse sont détaillés ci dessous.

Risques scientifiques : L'objectif initial de ma thèse était d'étudier l'impact des herbiers sur la dynamique biogéochimique des sédiments. La contrainte principale du projet est l'écriture d'un article scientifique qui doit être publiée dans une revue internationale reconnue avant la soutenance en vue de l'obtention du doctorat. Les interactions herbier/biogéochimie du sédiment sont complexes et font, à ce jour, déjà l'objet de nombreuses publications scientifiques. Une problématique aussi large doit être traitée avec précautions pour aboutir à des résultats réellement novateurs dans le délai imparti et avec les moyens du laboratoire.

Risques méthodologiques : Le délai d'acquisition des données constitue un aléa important au cours de la thèse. Dans le cadre de mon projet, l'acquisition des données passent par les missions d'échantillonnage sur le terrain, le conditionnement et l'analyse des échantillons et enfin le traitement des résultats de ces analyses. Toutes ces étapes présentent autant de risques pouvant impliquer un manque de données à traiter pour la réalisation du projet.

Risques humains : L'encadrement de la thèse par deux responsables spécialisés dans le même domaine scientifique mais ayant des caractères très différents peut s'avérer comme un aléa puisqu'il multiplie les avis, les pistes à explorer et les objectifs à atteindre. Cette situation peut conduire à une atteinte partielle des attentes de chaque encadrant et entraîner des négociations pour la réalisation des travaux.

B) Conduite du projet

Les trois années de doctorat m'ont amené à gérer de façon autonome, simultanée et dans un temps imparti mon projet de recherche, mais également des activités d'enseignement, une mission doctorat-conseil et une mission océanographique de 2 mois dans l'océan austral.

→ **Initiation du sujet et définition des objectifs**

Les interactions herbier/biogéochimie du sédiment dans le bassin d'Arcachon avaient fait l'objet d'un chapitre de la thèse de J. Deborde (2007). L'activité microbiologique dans les sédiments colonisés par les herbiers avait elle aussi été étudiée dans la lagune par 2 projets CLEAN et ROBUST (1996 et

1999). Il a donc fallu initier dans un premier temps des recherches sur la bibliographie afin de déterminer les questions qui subsistent après ces nombreuses études. A partir de ces recherches, plusieurs points d'intérêt scientifique ont pu être dégagés :

- Etude des variations saisonnières des processus biogéochimiques et des flux à l'interface eaux-sédiment en tenant compte de l'hétérogénéité spatiale des densités/biomasse de l'herbier et de la macrofaune associée
- Etude de l'impact de la régression des herbiers sur les processus biogéochimiques dans les sédiments colonisés
- Etude de l'oxygénation des sédiments par les herbiers à Zostères naines (transport d'oxygène des feuilles vers les racines et fuite vers le sédiment anoxique)

→ Déroulement du projet

Calendrier prévisionnel

Les expérimentations de ma thèse sont financées par le projet ANR IZOFLUX. Le projet IZOFLUX est soumis à la restitution de livrables qui ont été établis dès la demande de financement du projet. Ces livrables seront restitués à la fin de l'année 2013, date de fin du projet IZOFLUX. Le salaire de ma thèse qui se terminera à la fin de l'année 2012, financé par une bourse de l'école doctorale, des rapports annuels d'avancement ont été fournis afin d'assurer un bon déroulement de la thèse (écriture d'une publication, participation aux colloques...). Dans le cadre des activités de recherche, les points forts du projet de thèse ont été :

- Planification, organisation, mise en place de plusieurs campagnes d'échantillonnage du suivi saisonnier de la biogéochimie des sédiments avec herbier sur le bassin d'Arcachon, collecte des échantillons ;
- Traitement et analyses chimiques des échantillons en laboratoire ;
- Mise en place et mesures en laboratoire de la dynamique de l'oxygène au niveau des racines de zostères naines (culture en aquarium), analyses de l'anatomie des racines (collaboration avec un laboratoire INRA) ;
- Interprétation des données et veille bibliographique.

Le déroulement du projet de thèse est résumé dans le tableau ci-dessous.

	2009	2010	2011	2012
	OND	JFMJJASON	JFMJJASON	JFMJJASON
Bibliographie				
Valorisation, écriture article				
Mission terrain Bassin d'Arcachon (Echantillonnage)				
Suivi saisonnier site 1 (10j par saison)				
Suivi saisonnier site 2 (4j par saison)				
Etude dynamique oxygène au niveau des racines de zostères				
Etude anatomie racine zostères naines				
analyse chimiques eaux et sédiments				
Encadrement stagiaires				
Congrès/école d'été				
Mission doctorat-conseil/consulting				
Mission océanographique hauturière				
Enseignement				

Tableau 1 : Représentation temporelle des activités menées au cours des trois années de thèse

Recherche de collaborations :

Les différentes thématiques abordées dans ce projet m'ont permis de développer des **collaborations avec des scientifiques de différentes spécialités** :

- ✓ l'étude de la macrofaune associée aux herbiers m'a conduite à travailler avec des chercheurs et doctorants spécialisés dans ce domaine ;
- ✓ mes travaux sur l'anatomie des racines de zostères naines m'ont amené à développer des collaborations avec des chercheurs de l'équipe du Pôle imagerie du Végétal de l'INRA (Villenave d'Ornon) ;
- ✓ j'ai eu la chance d'encadrer des stagiaires de différents niveaux (BTS, licence 3, master 1 et 2) qui m'ont apporté une aide indispensable à l'avancée de mes travaux de thèse

Activités complémentaires à mon projet de thèse :

- **Doctorat-conseil** : Cette mission a été pour moi l'occasion de collaborer avec la communauté de communes du Bassin d'Arcachon, le SIBA (Syndicat intercommunale du Bassin d'Arcachon). Cette première expérience de consulting a été riche d'enseignements. Il a fallu s'adapter aux demandes de cet organisme public qui est soumis à des pressions sociétales. J'ai eu la chance de travailler sur le sujet sensible des sédiments de dragages et leur impact sur l'environnement. Mon travail a consisté à mettre en valeurs des données acquises par le SIBA sur la qualité des sédiments des ports du Bassin d'Arcachon. Cette analyse associée à une veille technologique a abouti à un rapport de 50 pages qui sera rendu publique par le SIBA. A la suite de cette mission, le SIBA a financé un stage de master 2 dans l'équipe ECOBIOC qui traite d'une des problématiques soulevées par mon rapport.

- **Mission océanographique** : J'ai eu la chance de participer à une mission océanographique hauturière en octobre et novembre 2011. Cette campagne du projet ANR KEOPS 2 regroupait des spécialistes reconnues de nombreux domaines de l'océanographie (physique, biologique, chimique). Au cours de cette mission, j'ai eu à ma charge la responsabilité de la partie biogéochimie des sédiments. J'ai donc du assurer le bon déroulement de la préparation du matériel à embarquer, de l'échantillonnage et du traitement des échantillons ainsi que des analyses qui ont été effectuées à bord.

Problèmes rencontrés/solutions apportées:

Mon sujet de thèse tel que défini initialement est vite apparu trop large et pas assez concret. De nombreuses études traitent déjà de l'interaction herbier/biogéochimie du sédiment. Les recherches bibliographiques et les discussions avec mes superviseurs m'ont permis de cibler 3 axes avec des questions concrètes et qui nécessitent d'être traitées pour améliorer nettement la compréhension de l'écosystème formé par l'herbier du Bassin d'Arcachon. Dans l'élaboration de la stratégie de ma thèse, la contrainte principale dans l'élaboration de la stratégie du projet a été le critère temps. Mon projet de thèse comprenant de nombreuses sorties terrains et un suivi sur plusieurs

saisons, les marges d'erreur étaient donc limitées. La collaboration avec les stagiaires a permis une avancée plus rapide des analyses des échantillons et du traitement des données. J'ai ainsi pu mener de front plusieurs axes de ma thèse sur la même période. Les rapports de ces stages ont permis un avancement aussi sur l'interprétation des données. La gestion en parallèle de mes travaux de thèse et de mes missions complémentaires (mission océanographique de 2 mois et mission de consulting avec le SIBA) a nécessité une gestion du temps précise.

Valorisation des résultats obtenus :

La capacité à valoriser des résultats sous forme d'articles scientifiques est devenu un critère de jugement primordiale dans la carrière d'un chercheur. J'ai donc passé 3 mois de ma thèse à valoriser mes résultats de master 2 sous la forme d'une publication (publiée) et d'un congrès internationale. J'ai réalisé des **présentations** de mes résultats de thèse au sein du laboratoire. Les résultats obtenus ont été exposés à la communauté scientifique lors de réunions, congrès internationaux (2 interventions). Je suis en période de valorisation de mes travaux de thèse sous la forme de manuscrits : rédaction d'articles de rang international (1 en préparation) ; rédaction du NCT me permettant de conceptualiser ma thèse en tant que projet.

Fin du projet de thèse

En phase de finalisation de mon projet de thèse, je suis actuellement en train de rédiger le manuscrit et de planifier ma soutenance. En parallèle de la réalisation du NCT, je prépare des dossiers pour trouver des financements postdoctoraux.

C) Estimation et prise en charge du coût du projet

ESTIMATION DU COUT CONSOLIDE DE LA THESE								
Montants en euros TTC								
	Nature de la dépense	Détails	Coûts totaux (euros TTC)					
			Nombre d'unités	Coût unitaire moyen	Quote-part utilisation	Total		
1	Ressources Humaines							
1.1	Doctorant	Salaire brut	Charges (30/100)	36	1884	1	67824	
1.2	Encadrant 1	Salaire brut	Charges (30/100)	36	2533	0.3	27356.4	
1.3	Prime Encadrement							
1.4	Encadrant 2	Salaire brut	Charges (30/100)	36	5000	0.15	27000	
1.5	Prime Encadrement							
1.6	Autre personnel (hors sous-traitance)	Salaire brut	Charges (30/100)	6	416.67	1	2500	
1.7	Sous-traitance							
	Sous-total Ressources Humaines						124680.4	
2	Consommables							
2.1	Fournitures expérimentales						18000	
2.2	Fournitures de bureau						200	
2.3	Autres achats							
	Sous-total Consommables						18200	
3	Infrastructures							
3.1	Entretien, gardiennage, secrétariat							
3.2	Loyers des locaux	Loyer brut	Charges locatives					
3.3	Electricité, eau, chauffage, ... (si non inclus dans les charges locatives)			36		0.25	144	
3.4	Autres							
	Sous-total Infrastructures						144	
4	Matériel (amortissements)							
4.1	Matériel d'expérimentation (dont les ordinateurs et logiciels spécialisés)	Taux d'amortissement : 0.1 à 0.3					12310	
4.2	Ordinateur de bureau	Taux d'amortissement : 1			1	1200	1	1200
4.3	Logiciels de bureau			3			400	
4.4	Autre							
	Sous-total Matériel						13910	
5	Déplacements							
5.1	Missions en France	Transport	Hébergement + autres frais	8	125	1	1000	
5.2	Missions à l'étranger	Transport	Hébergement + autres frais					
5.3	Congrès en France	Transport	Hébergement + autres frais	1		1	490	
5.4	Congrès à l'étranger	Transport	Hébergement + autres frais	2		1	2319	
	Sous-total Déplacements						3809	
6	Formation							
6.1	Formations			1		1	1400	
6.2	Autres frais (Inscription à l'Université, Sécurité Sociale étudiante, etc.)			3	350	1	1050	
	Sous-total Formation						2450	
7	Documentation et communication							
7.1	Affranchissements, Internet, téléphone							
7.2	Publicité, communication, impressions	Direct	Sous-traitance agence					
7.3	Documentation (périodiques, livres, bases de données, bibliothèque, etc.)						1714	
7.4	Autres							
	Sous-total Documentation et communication						1714	
8	Charges financières (intérêts des emprunts)							
	Sous-total Charges financières							
9	Charges exceptionnelles							
	Sous-total Charges exceptionnelles							
10	TOTAL						164907.4	

PARTIE 3 : Compétences mises en œuvre lors de mon projet

Compétences scientifiques		Qualités comportementales
Domaines d'expertise	- Biogéochimie des zones côtières - Dynamique des sels nutritifs à l'interface eau-sédiment - Interactions macrophyte et cycles biogéochimiques dans les lagunes	
Techniques	- Analyse chimique et électrochimique des éléments biogènes (C, N, P, S, Fe, Si, O₂) dans l'eau et les sédiments : auto-analyseurs sels-nutritifs, micro-électrodes, optode, LECO, analyse Carbone organique dissous et particulaire, analyse fer/phosphore/souffre dissous et particulaire, analyse winkler, polarographie, dialyseurs (peepers), DET.	- Rigueur - Sens de l'organisation - Adaptativité - qualité rédactionnelle
Méthodologiques	- Maîtrise d'une démarche expérimentale (échantillonnage sur le terrain, expérience en laboratoire) et scientifique - Veille scientifique et technologique	
Compétences en management		
Gestion d'équipe	- Campagnes d'échantillonnage sur le bassin d'Arcachon	
Gestion de projets	- Définition des objectifs/stratégie d'étude/évaluation des moyens/ planification des travaux; (multiplication des activités parallèles à ma thèse) - Mise en place de collaborations (INRA, SIBA) - Valorisation des résultats : articles scientifiques, colloques, rapports	- autonomie - gestion du temps - prise de risque - anticipation - tenacité - affronter l'inconnu
Communication et vulgarisation	- Communication des résultats à un public spécialiste/non spécialiste (journée du programme OSQUAR financée par la Région Aquitaine, journée de l'école doctorale Sciences et Environnements) - Interventions en congrès	- Mobilisation ressources adapter aux objectifs - savoir convaincre - empathie - respect des autres
encadrement	- 64 h d'enseignement en première année de thèse (TD et TP pour des étudiants de Licence 1 et Master 1) - Encadrements stagiaires (BTS, Licence 3, Master 1 et 2)	- dynamisme

PARTIE 4: Impacts de ma thèse

Impacts à l'échelle nationale et internationale

Les travaux de cette thèse sont en cours de valorisation dans des revues scientifiques. Ces travaux étant en lien avec la problématique de régression de l'herbier, les résultats obtenus vont être pris en compte par des organismes publics de gestion des environnements côtiers (notamment l'IFREMER). La publication des résultats sous forme d'articles scientifiques va permettre d'améliorer la compréhension de ces écosystèmes en régression en France et dans le monde. Les travaux menés ont aussi permis (i) d'établir des collaborations avec des équipes de recherche nationales (Pôle imagerie de l'INRA) et des collectivités territoriales (doctorat conseil avec le SIBA).

Retombées scientifiques

Les données obtenues pendant ma thèse devraient permettre la réalisation d'un modèle des interactions herbier/cycles biogéochimiques qui pourrait servir notamment à mieux prédire les effets de la régression des herbiers sur la qualité des eaux et des sédiments des lagunes (Post-doctorat IZOFLUX). Plusieurs pistes scientifiques restent à explorer sur mon sujet. Certaines de ces thématiques pourraient être prochainement explorées sous la forme d'un post-doctorat.

CONCLUSIONS

Mon projet de thèse ainsi que le NCT m'ont finalement permis d'identifier clairement un grand nombre de compétences scientifiques et personnelles que j'ai acquises et que je pourrais mettre à profil tout au long de ma carrière professionnelle. D'un point de vue général, ces trois années d'expérience m'ont permis d'apprendre à gérer un projet de façon autonome et collaboratif sur un domaine pluridisciplinaire et à acquérir les notions nécessaires à la conduite de projet. De plus, mes activités d'enseignement, ma mission de consulting et ma participation à une mission océanographique d'un programme reconnue internationalement m'ont apportée une vision plus globale du système de la recherche en France. Grâce à ces expériences, je suis maintenant capable de porter un projet et de participer à son organisation (objectifs, moyens nécessaires, coûts, collaboration).

Réalisation des objectifs personnels

Au cours de mes années de master, les stages réalisés en laboratoire ont conforté mes objectifs d'acquérir une méthodologie et une première expérience de recherche afin d'obtenir un niveau d'expertise dans le domaine des cycles biogéochimiques dans les zones côtières. La réalisation de cette thèse a constitué un **challenge** que j'ai relevé et qui m'a permis de confirmer mes ambitions et ma capacité de mener à bien un projet. J'ai ainsi appris au cours de ces trois années à gérer un projet, établir des collaborations, organiser la

participation des différents partenaires et communiquer les résultats afin de répondre aux objectifs fixés. Enfin j'ai pu développer mon autonomie, créer mon propre réseau professionnel et saisir les différentes opportunités qui se sont présentées.

Perspectives

A ce jour, je suis à la recherche d'un post-doctorat. Mon goût pour le travail d'équipe, mon besoin d'avoir des responsabilités m'amènent naturellement à choisir une voie où je puisse coordonner et diriger des projets scientifiques. D'autre part, ayant à cœur de travail sur des problématiques avec des enjeux sociétaux forts, je souhaiterai collaborer avec des chercheurs travaillant sur l'eutrophisation, sur les processus de remédiation des eaux eutrophisées. Mes recherches d'emplois futures s'orientent donc autant vers les EPIC (établissements public à caractère industriel et commercial) que vers les laboratoires universitaires.