



HAL
open science

Rôle des macrophytes dans la restauration des milieux lagunaires : successions écologiques

Ines Le Fur

► **To cite this version:**

Ines Le Fur. Rôle des macrophytes dans la restauration des milieux lagunaires : successions écologiques. Biodiversité et Ecologie. Université Montpellier, 2018. Français. NNT : 2018MONTG006 . tel-01815977

HAL Id: tel-01815977

<https://theses.hal.science/tel-01815977>

Submitted on 14 Jun 2018

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

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

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En écologie fonctionnelle et sciences agronomiques

École doctorale GAIA (N°584)

Unité de recherche UMR 9190 MARBEC

Rôle des macrophytes dans la restauration des milieux lagunaires : successions écologiques

Présentée par Ines Le Fur
le 16 mars 2018

Sous la direction de Rutger De Wit et Vincent Ouisse

Devant le jury composé de

M. Philippe SOUCHU, Cadre de Recherche, Ifremer
M. Pierluigi VIAROLI, Professeur, Université de Parme
Mme Vanina PASQUALINI, Professeur, Université de Corse
M. John D. THOMPSON, Directeur de Recherche, CNRS
Mme Anaïs GIRAUD, Chef de projet DCE, Agence de l'Eau RMC
M. Martin PLUS, Cadre de Recherche, Ifremer
M. Rutger DE WIT, Directeur de Recherche, CNRS
M. Vincent OUISSSE, Cadre de Recherche, Ifremer

Rapporteur
Rapporteur
Examinatrice
Président du jury
Membre invité
Membre invité
Directeur de thèse
Co-encadrant de thèse



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER



Cette thèse a été financée par l'Ifremer et l'Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse



Pour citer cette thèse

Le Fur Ines (2018). Rôle des macrophytes dans la restauration des milieux lagunaires : successions écologiques. Université de Montpellier. 210p.

« Ce qui est écrit sans peine est lu sans plaisir »

Louis-Philippe Robidoux, *Lueurs* (1951)

Sommaire

INTRODUCTION	1
1. Les lagunes côtières	3
1.1 Définition et fonctionnement	3
1.2 Valeurs écologiques et économiques des lagunes	4
2. Cycle des nutriments au sein des lagunes	5
2.1 Poids des interfaces dans le cycle de l'azote et du phosphore	6
2.2 Devenir de l'azote et du phosphore au sein des lagunes	8
2.3 Fluctuations saisonnières des concentrations en nutriments dans les lagunes.....	12
3. Dynamique des écosystèmes face aux perturbations naturelles et anthropiques	13
3.1 Réponse des écosystèmes aux changements graduels des conditions environnementales	13
3.2 Bassins d'attraction et résilience des écosystèmes	14
3.3 Phénomènes d'hystérésis	16
4. Eutrophisation, cause majeure de dégradation des lagunes méditerranéennes	18
4.1 Impact de l'eutrophisation sur les producteurs primaires	19
4.2 Trajectoires de l'eutrophisation, états stables alternatifs en milieu lagunaire	21
5. La restauration des milieux lagunaires, une dynamique récente	24
5.1 La restauration : Concepts et définitions	24
5.2 Les écosystèmes de références	25
5.3 La restauration des milieux lagunaires.....	25
6. Objectifs et organisation de la thèse.....	29
CHAPITRE I	31
DISTRIBUTION SPATIALE DES MACROPHYTES EN LIEN AVEC LES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES DES LAGUNES MEDITERRANEENES FRANCAISES	
1.1 Contexte général et résumé	33
Article 1	37
CHAPITRE II	69
DYNAMIQUE TEMPORELLE DES COMMUNAUTES DE MACROPHYTES AU COURS DU PROCESSUS D'OLIGOTROPHISATION DES MILIEUX LAGUNAIRES	
1.1 Contexte général et résumé	71
Article 2	75
CHAPITRE III	107
METABOLISME ET FLUX DE NUTRIMENTS DES COMMUNAUTES BENTHIQUES	
1.1 Contexte général et résumé	109
Article 3	111

SYNTHESE & PERSPECTIVES	141
1. Synthèse	143
1.1 Les lagunes méditerranéennes : une typologie unique naturellement hétérogène	143
1.2 Re-oligotrophisation des lagunes côtières polyhalines et euhalines	145
1.3 Résilience des milieux lagunaires face à l'eutrophisation	148
1.4 Facteurs retardant le processus de restauration.....	149
1.5 Etat de référence dynamique, quelles conséquences dans un contexte de restauration ?.....	151
1.6 Les macrophytes : facilitateurs de la ré-oligotrophisation.....	153
1.7. Implication de ce travail pour la gestion des milieux lagunaires	156
1.8. Limites des méthodes utilisées.....	159
2. Conclusions générales et perspectives.....	161
BIBLIOGRAPHIE	163
ANNEXES.....	191

Introduction

1. Les lagunes côtières

1.1 Définition et fonctionnement

Les lagunes côtières sont définies comme des masses d'eau littorales, généralement peu profondes, séparées de la mer par un cordon littoral appelé « lido » (Figure 0-1). A l'échelle mondiale, les lagunes côtières occupent près de 13 % du linéaire côtiers et sont présentes sur tous les continents, excepté en Antarctique. En Europe, elles occupent environ 5 % des côtes et sont particulièrement importantes le long des côtes méditerranéennes (Cromwell, 1971; Barnes, 1980). Sur la façade méditerranéenne française on dénombre une trentaine de lagunes ; la superficie de ces complexes lagunaires (lagunes et zones humides périphériques incluses) a été estimée à environ 1300 km² (¹) (Barral et al., 2007).

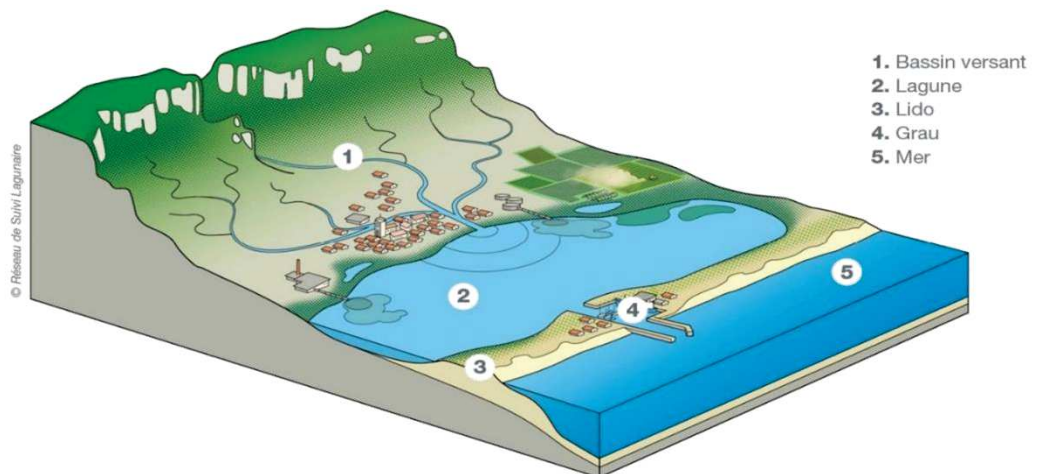


Figure 0-1 Représentation d'une lagune côtière.

Les lagunes côtières constituent une interface privilégiée entre les bassins versants qui les alimentent en eau douce, les zones humides périphériques et le milieu marin avec lequel elles communiquent *via* une ou plusieurs ouvertures (Kjerfve, 1994) appelées communément « graus » ou « embouchures » en français. Les échanges entre la lagune et la mer peuvent être permanents ou temporaires selon les lagunes. Ainsi, l'efficacité des échanges avec la mer est variable et principalement liée aux marées, en

¹ Lagunes et zones humides périphériques, superficie évaluée à partir de la classification Corine Land Cover.

particulier pour les zones soumises aux régimes microtidal (amplitude entre 0.5 m et 2 m), mésotidal (amplitude entre 2 et 4 m) et macrotidal (> 4 m). En Méditerranée, la dynamique des masses d'eau lagunaire est en revanche restreinte et principalement liée aux vents et aux pressions atmosphériques, particulièrement dans les lagunes nanotidales (amplitude des marées inférieure à 0.5 m) (Tagliapietra & Ghirardini, 2006). Dans ces conditions, l'efficacité des échanges entre la lagune et la mer est donc souvent limitée et fait de ces milieux des masses d'eau relativement confinées (Guelorget & Perthuisot, 1992). Les apports en eau douce provenant du bassin versant et le caractère temporaire ou permanent des échanges avec le milieu marin, confèrent aux eaux lagunaires une salinité variable allant des eaux oligohalines (salinité comprise entre 0.5 et 5) à des eaux hyperhalines (salinité > 40) (Venice System, 1958). Enfin, au sein de chaque lagune s'ajoute une hétérogénéité spatiale des conditions environnementales liées à l'efficacité du mélange avec la mer. Deux zones homogènes peuvent ainsi être définies dans de nombreux cas, une zone mélangée sous influence marine située près du grau et une zone confinée ; la surface de chacune de ces zones varie selon les processus physiques ou biologiques considérés (Fiandrino et al., 2017).

A cette variabilité spatiale intra et inter-lagunes s'ajoute une variabilité temporelle intra et interannuelle (fluctuations de salinité, de température, de lumière, de nutriments disponibles, ...) ayant des conséquences directes et indirectes sur la structure et le fonctionnement des communautés biologiques. Ces contraintes physiques et chimiques naturelles représentent une source potentielle de stress pour les communautés biologiques associées (Guelorget & Perthuisot, 1984) qui semble souvent difficile à différencier des perturbations anthropiques.

1.2 Valeurs écologiques et économiques des lagunes

Les lagunes remplissent de nombreuses fonctions et rendent des services qui contribuent directement ou indirectement au développement économique et social des populations. Réceptacle final des eaux douces du bassin versant, caractérisées par un faible renouvellement des eaux et une faible profondeur, les lagunes côtières sont des milieux naturellement riches en éléments nutritifs et sont classées parmi les écosystèmes les plus productifs dans le monde (Kjerfve, 1994; Cloern, 2001; Kennish & Paerl, 2010). Pour un grand nombre d'espèces migratrices d'oiseaux et de poissons, les lagunes sont des zones d'étapes à certains stades de leurs cycles de vie (ex : anguille,

daurade). Ainsi, ces milieux peuvent également jouer un rôle dans le maintien des stocks halieutiques marins en fournissant des zones de nurseries et de refuges essentielles pour de nombreuses espèces migratrices (Pihl et al., 2002; Franco et al., 2006; Tournois et al., 2013). Ces écosystèmes constituent donc des réservoirs de biodiversité et de productivité écologique (Boynton et al., 1996; Anthony et al., 2009). Grâce à ces caractéristiques, les lagunes fournissent aux populations de nombreux biens et services et sont donc au centre de nombreux intérêts socio-économiques. Elles constituent ainsi le support direct d'activités économiques locales importantes telles que la pêche artisanale et la conchyliculture (Pérez-Ruzafa et al., 2011; De Wit et al., 2017; Lagarde et al., 2017) et participent ainsi au bien-être des populations (Costanza et al., 1997; Barbier et al., 2011). De plus, les lagunes constituent des paysages remarquables sur le littoral et servent également de support à de nombreuses activités culturelles et récréatives (Barbier et al., 2011). Outre leurs rôles de réservoirs de biodiversité et de supports d'activités économiques, les lagunes jouent un rôle écologique d'épuration et de filtration des eaux douces en provenance des bassins versants, améliorant la qualité physico-chimique et bactériologique des eaux arrivant sur le littoral (Barral et al., 2007). Elles protègent également les villes littorales des inondations et contribuent à protéger les côtes de l'hydrodynamisme et de l'érosion sédimentaire.

2. Cycle des nutriments au sein des lagunes

Dans les milieux aquatiques, le comportement des éléments nutritifs est schématisé par leur cycle biogéochimique. Les échanges de ces éléments s'effectuent par deux voies principales : une **voie hydrogéochimique** caractérisée par des apports sous forme d'entrée d'eau douce ou marine et des exports caractérisés par des sorties d'eaux marines et des pertes sous formes gazeuses ; une **voie biologique** où les imports et exports des éléments se font via des processus d'assimilation, d'excrétion et de transfert vers des niveaux trophiques supérieurs. Enfin, une partie de ces éléments peut être exportée du système par l'intermédiaire des activités humaines telles que la pêche ou l'aquaculture.

L'identification des diverses sources en nutriment d'un écosystème est une étape indispensable dans la compréhension des déséquilibres et la dégradation des écosystèmes (cf. §4).

2.1 Poids des interfaces dans le cycle de l'azote et du phosphore

Les apports d'azote et de phosphore au sein des lagunes sont multiples (Figure 0-2). Les différentes interfaces (bassin versant/lagune, atmosphère/lagune, mer/lagune, compartiment benthique/lagune) jouent un rôle essentiel dans le cycle des nutriments.

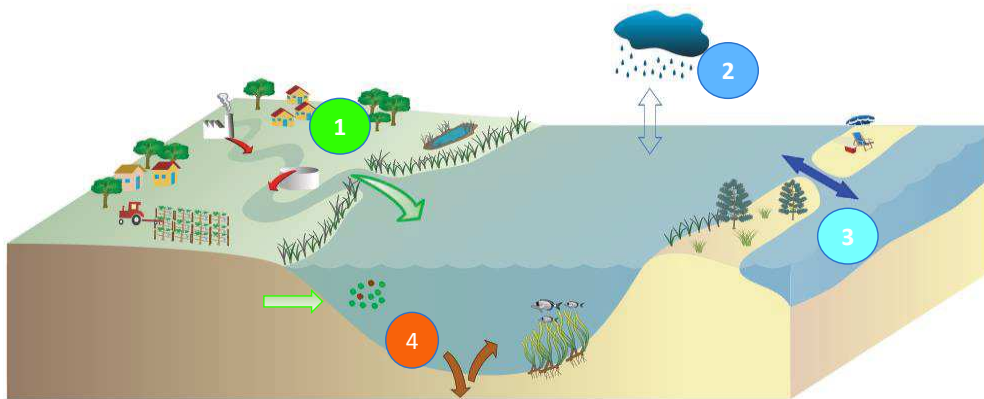


Figure 0-2 Schéma d'une lagune et des différentes interfaces jouant un rôle dans les apports et échanges de nutriments. (1) Bassin versant, (2) atmosphère, (3) mer, (4) compartiment benthique. Crédit images et symbols: the Integration and Application Network, University of Maryland Center for Environmental Science (ian.umces.edu/symbols/).

Apports issus des bassins versants et échanges avec l'atmosphère

Sur les bassins versants on distingue les **apports diffus** des **apports ponctuels**. Les apports diffus d'azote et de phosphore qui proviennent de l'ensemble du bassin versant sont principalement liés aux événements pluvieux. Ces sources d'apports diffus sont d'origine naturelle (érosion des sols, apports directs par les pluies), agricoles (fertilisants, déjections animales) mais peuvent également provenir du ruissellement urbain et des apports atmosphériques. Les nutriments sont ensuite collectés et déversés dans les milieux lagunaires via les réseaux hydrographiques superficiels et les eaux souterraines (Lieutaud & Burtin, 1995). Les sources d'apports ponctuels, situées en un point précis du bassin versant (généralement un cours d'eau), sont principalement

représentées par les rejets de stations d'épuration et les rejets industriels. Ces apports sont relativement constants dans le temps et dépendent peu des conditions climatiques (Cépralmar, 2006). Cependant, les quantités déversées dépendent du régime des rejets (ex : variations saisonnières liées au tourisme), de l'efficacité des stations d'épuration et du type de raccordement (réseau séparatif ou unitaire). Sous le climat méditerranéen, la quantité de nutriments apportés aux lagunes peut également fluctuer en fonction de conditions hydrologiques particulières (épisode de crues). 80 % des apports à l'environnement marin ont pour origine les activités humaines sur le continent (Gómez-Gutiérrez et al., 2006)

Les apports atmosphériques en azote sont reconnus comme d'importants contributeurs de nutriments en zones côtières (Spokes & Jickells, 2005; Jickells, 2006). Les apports atmosphériques directs à la surface des lagunes sont liés aux particules atmosphériques (dépôts secs et humides) pour l'azote et le phosphore et aux apports gazeux pour l'azote (Albigès et al., 1991; CELRL, 2000; Spokes & Jickells, 2005). Les apports atmosphériques en azote peuvent compter pour une grande part des contributions à l'apport total annuel (Burian et al., 2001; Tournoud et al., 2006). L'azote peut également être exporté par diffusion de la surface de la lagune vers l'atmosphère sous forme d'azote gazeux N_2 . En revanche, peu de données existent sur le poids de cette interface dans les bilans de matière (Voss et al., 2013; Eyre et al., 2016).

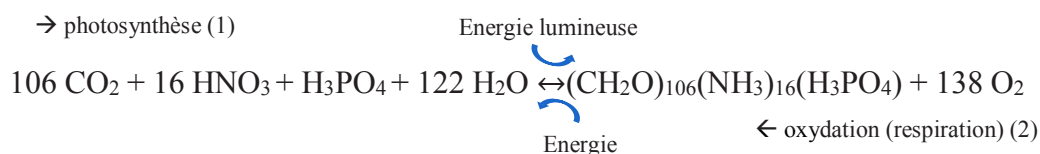
Les échanges avec la mer

L'eau de mer est généralement moins concentrée en nutriments que les lagunes. Dans de nombreux cas, les échanges d'eau entre la lagune et la mer sont bidirectionnels et se font directement par l'intermédiaire des graus. L'export d'azote et de phosphore de la lagune vers la mer est rarement quantifié. Cependant, les premières estimations au sein des lagunes méditerranéennes mettent en évidence un export variable selon les formes d'azote et de phosphore et les conditions hydro-climatiques. L'utilisation du taux de renouvellement comme taux d'exportation appliqué à toutes les formes de l'azote et du phosphore fournirait une approximation sous-estimée mais acceptable des bilans annuels d'exportation d'azote et de phosphore (Ouisse et al., 2014a). Les graus peuvent également être source d'azote et de phosphore lorsque ceux-ci sont anthropisés (Ouisse et al., 2014a). Dans le cas de connexions indirectes entre la lagune et la mer par

des systèmes plus complexes de canaux (ex : canal du Rhône à Sète), peu de données existent sur la quantité de nutriments apportés aux lagunes.

2.2 Devenir de l'azote et du phosphore au sein des lagunes

Dans les milieux aquatiques, le carbone, l'azote et le phosphore constituent des éléments de base indispensables à la croissance des producteurs primaires tels que le phytoplancton, les macrophytes et le microphytobenthos (microalgues benthiques). Le carbone sous forme inorganique dissous (CID : $\text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-} + \text{CO}_2$) dans l'eau est assimilé par les organismes autotrophes pour être converti en matière organique grâce à l'énergie lumineuse via le processus de photosynthèse. Le ratio atomique moyen C:N:P du phytoplancton marin est estimé à 106:16:1 (Redfield et al., 1963). A partir de ce ratio, l'équation de la production primaire via la photosynthèse et de l'oxydation (dégradation) de la matière organique est représentée sous la forme suivante (Stumm & Morgan, 1996) :



(1) Synthèse de matière organique via la photosynthèse

(2) Reminéralisation aérobie de la matière organique

La production primaire est limitée par la disponibilité en lumière et en nutriments. Parmi les formes minérales de l'azote (l'ammonium- NH_4^+ , le nitrite- NO_2^- , le nitrate- NO_3^-), l'ammonium est préférentiellement utilisé par les microalgues et les macrophytes (Hurd et al., 2014). Le nitrite et le nitrate (formes oxydées de l'azote) devant être réduits avant leur assimilation demandent une dépense énergétique plus importante aux cellules végétales. Les formes organiques dissoutes de l'azote (urée, acides aminés, par exemple) peuvent également être assimilées (Tyler et al., 2005; Linares, 2006; Bronk et al., 2007; Vonk et al., 2008) par de nombreux producteurs primaires. Des espèces de cyanobactéries diazotrophes, sont quant à elles, capables d'assimiler l'azote d'origine atmosphérique (N_2). Dans certains cas, le N_2 peut être assimilé par des bactéries sulfatoréductrices (diazotrophes hétérotrophes) présentes à la surface des racines et des rhizomes des zostères (Welsh, 2000). Entre 25 % et 95 % de la fixation d'azote dans les herbiers sont attribués à cette relation mutualiste ou

symbiotique entre ces bactéries et les herbiers de zostères (Welsh et al., 1996; McGlathery et al., 1998). L'azote fixé est ensuite rapidement utilisé par la plante pour sa croissance (Nielsen et al., 2001). Les producteurs primaires assimilent le phosphore sous forme d'ions phosphate PO_4^{3-} . En cas de déficit en phosphate, les cellules sont aussi capables d'hydrolyser le phosphore organique dissous grâce à des enzymes (Aminot & Kérouel, 2004).

La matière organique synthétisée est stockée plus ou moins durablement selon la durée de vie des producteurs primaires : sur une courte durée pour le phytoplancton, sur une durée moyenne pour les macroalgues et sur une plus longue durée pour les macroalgues pérennes et les plantes aquatiques. Qu'elle soit sous forme vivante ou détritique, cette matière organique issue des organismes autotrophes est à la base des réseaux trophiques et est transférée vers des niveaux trophiques supérieurs via le broutage ou la filtration (Vizzini & Mazzola, 2006; Carlier et al., 2008). Enfin, lors de la sénescence des organismes, la matière organique alimente le pool de matière détritique qui va ensuite être régénéré sous forme minérale par des bactéries. Ce processus long est appelé la minéralisation. Dans le cas des lagunes, où la profondeur est relativement faible, la matière organique sédimente rapidement sur le fond; la minéralisation se ferait donc essentiellement au niveau du compartiment benthique.

La minéralisation de l'azote organique produit de l'ammonium (forme réduite de l'azote inorganique) via des processus d'ammonification (Figure 0-3). Dans des conditions oxydiques, lors du processus de nitrification, l'ammonium est oxydé en nitrite (nitritation) puis en nitrate (nitratisation) respectivement par des bactéries du genre *Nitrosomonas* et *Nitrobacter*. En conditions anoxiques, les bactéries se développent en utilisant d'autres sources d'oxygène comme le nitrate lorsqu'il est présent. Lors de la dénitrification, le nitrate est alors réduit en oxyde nitreux (N_2O) et en diazote (N_2) gazeux exporté vers l'atmosphère. La transformation des nitrates en ammonium peut également avoir lieu via la réduction dissimilatrice des nitrates en ammonium (RDNA) (également appelée ammonification des nitrates). Cette réaction résulte de la respiration anaérobie des bactéries hétérotrophes qui oxydent la matière organique et utilisent le nitrate (à la place de l'oxygène) comme accepteur d'électron pour le réduire en nitrite puis en ammonium. Des bactéries peuvent également oxyder l'ammonium en diazote en utilisant le nitrite comme accepteur d'électron, c'est la réaction d'oxydation anaérobie de l'ammonium connue sous le nom d'anammox. En absence de nitrite et de nitrate, l'ammonium s'accumule dans les sédiments. Ces différentes réactions du cycle

de l'azote peuvent se succéder ou se dérouler plus ou moins simultanément en fonction des conditions environnementales.

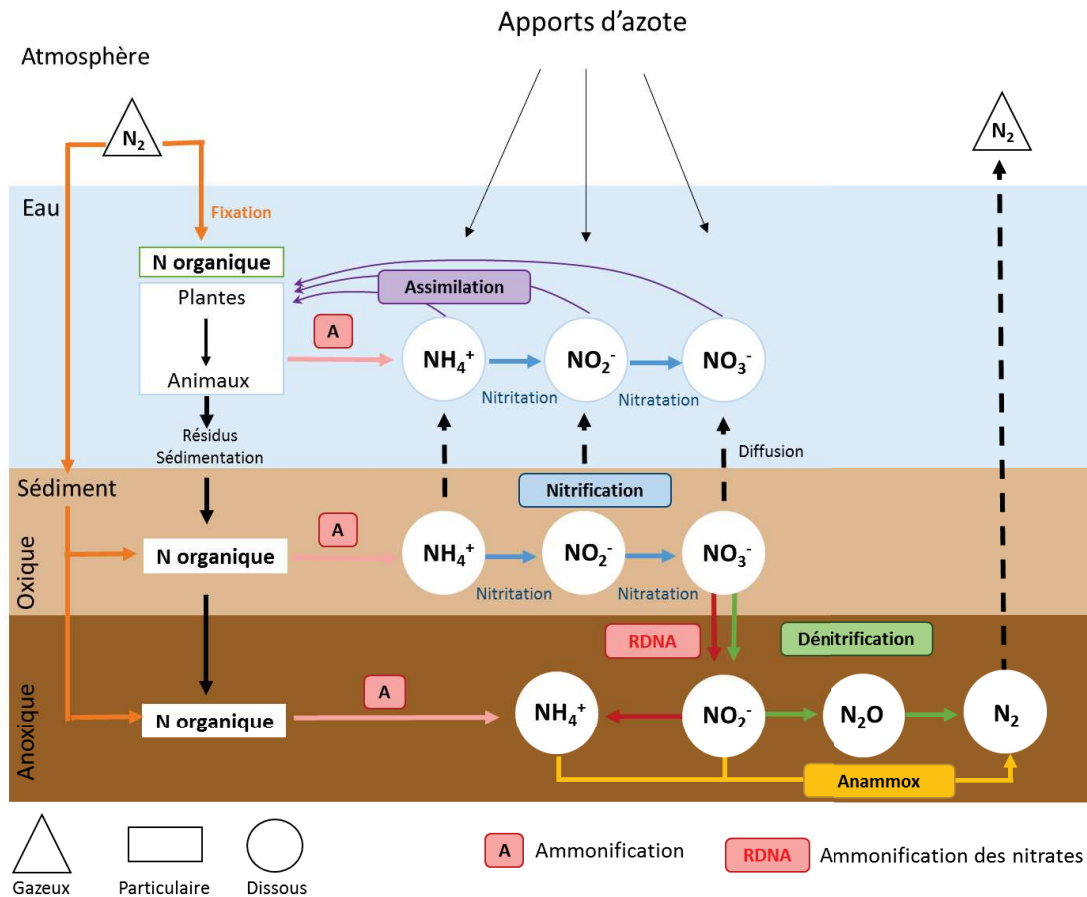


Figure 0-3 Schéma du cycle de l'azote dans les milieux lagunaires.

Le phosphore est un composant essentiel de la matière vivante (ADN, membranes cellulaires, enzymes, ATP, etc.). Les végétaux prélèvent les phosphates dissous pour produire de la matière organique lors du processus de biosynthèse. Le phosphore est ensuite transféré le long de la chaîne trophique par consommation des plantes par les animaux. Puis, il est de nouveau solubilisé via la décomposition de la matière organique par les bactéries hétérotrophes. A l'inverse de l'azote, le phosphore ne présente pas de forme gazeuse. Le phosphore se retrouve sous forme dissoute ou particulaire. Le phosphore dissous comprend les ions orthophosphates (souvent désignés phosphates PO_4^{3-}) et les formes organiques (phosphoprotéines, phospholipides). Les phosphates constituent la forme biodisponible pour les végétaux. Ils sont présents dans la colonne

d'eau et les sédiments. Le phosphore particulaire est soit organique ou minéral. La fraction organique correspond à l'ensemble des phosphates de la matière organique minérale vivante ou en voie de minéralisation. La fraction inorganique peut être présente sous deux formes, le phosphore cristallisé (sels de calcium, de fer) qui compte parmi les formes les moins solubles et le phosphore fixé ou adsorbé à la surface des particules et de ses constituants (carbonate de calcium, hydroxydes de fer, matière organique). Ces formes fixées ou adsorbées, sont en échange permanent avec les formes dissoutes grâce aux mécanismes d'adsorption et de désorption (Figure 0-4). Les sédiments se comportent comme accumulateur de phosphore dans les conditions oxydantes normales et peuvent au contraire relarguer des quantités importantes de cet élément si le milieu devient réducteur.

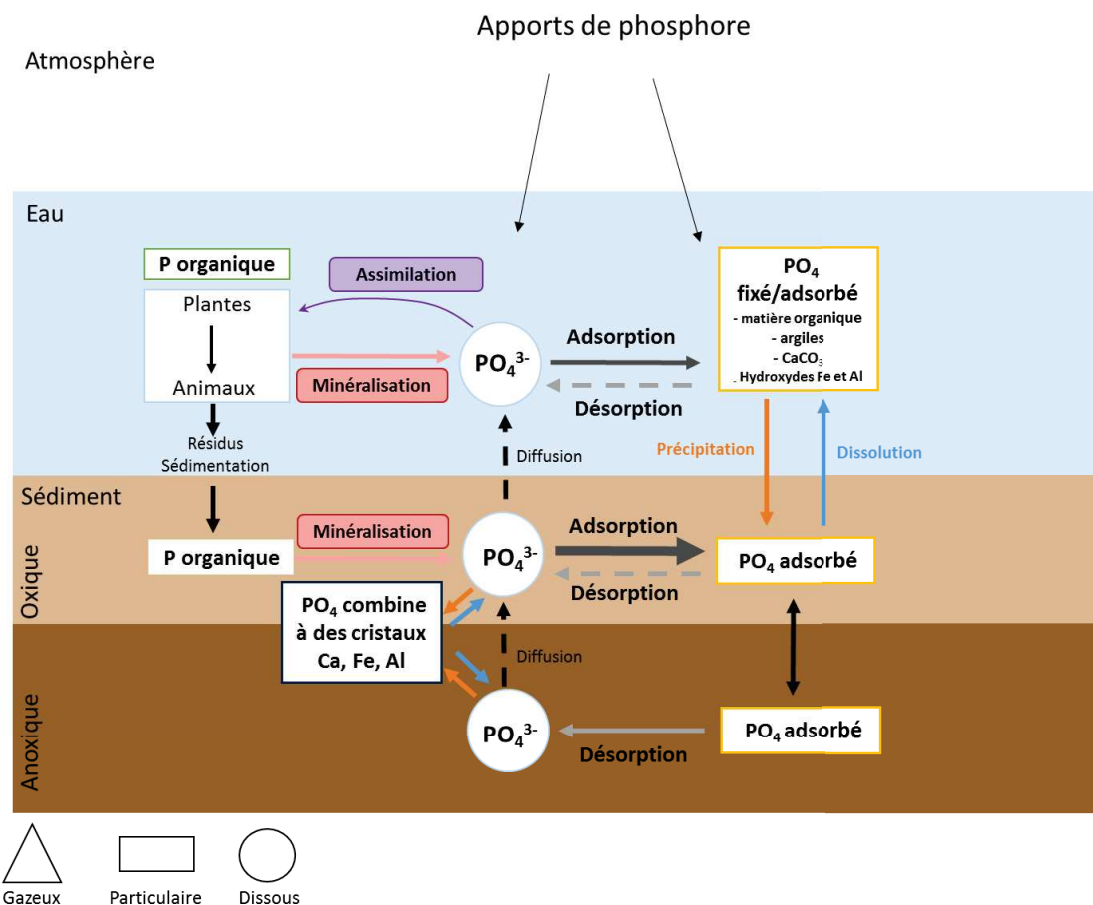


Figure 0-4 Schéma du cycle du phosphore en milieu lagunaire.

L'azote et le phosphore dissous peuvent être relargués des eaux interstitielles vers les eaux surnageantes par diffusion, le long du gradient de concentration. Les plantes marines sont capables d'absorber ces composés (uptake en anglais) directement dans les sédiments grâce à leurs racines (Duarte, 1995; Hemminga & Duarte, 2000; Larkum et al., 2006). La matière organique et inorganique peut également être stockée durablement dans les sédiments. La capacité de remobilisation de ces stocks est peu documentée et en partie liée à la remise en suspension des sédiments dû à l'action des vagues et du vent ou à la bioturbation.

2.3 Fluctuations saisonnières des concentrations en nutriments dans les lagunes

Quelle que soit leur origine (ponctuelle ou diffuse), les apports en nutriments varient tout au long de l'année. La quantité, le type de nutriments apportés aux lagunes ainsi que leur devenir au sein des milieux lagunaires sont liés aux événements climatiques (événements pluvieux, température, ...). Sous le climat méditerranéen, les étés sont chauds et secs et les hivers doux et humides. Les épisodes pluvieux sont peu fréquents et de faibles durées, mais peuvent être très intenses. Les pluies interviennent essentiellement durant l'automne mais peuvent aussi être marquées au printemps. Le transfert d'azote vers les lagunes se fait majoritairement sous forme de nitrate entre la fin de l'automne et le début du printemps via les pluies (lessivage des terres agricoles) et notamment lors des crues des cours d'eau. Les transferts d'ammonium et de phosphate sont plutôt liés aux rejets urbains (Ifremer, 2005), de façon plus ou moins continue tout au long de l'année, voire plus intense en été en période d'affluence touristique. Au printemps et en été, la consommation des nutriments par les algues et la dénitrification vont conduire à une diminution des concentrations en azote dans l'eau. En été, des pics d'ammonium peuvent cependant être observés dans des milieux avec de fortes biomasses algales en voie de décomposition. A l'inverse de l'azote, les concentrations en phosphate dans les lagunes sont généralement minimales en hiver et maximales en été du au relargage sédimentaire (CELRL, 2000).

A une échelle-interannuelle, les concentrations annuelles moyennes en nitrates dans les eaux lagunaires varient en fonction de pluies tombées sur le bassin versant. L'abondance relative des formes oxydées (nitrites, nitrates) et réduites (ammonium) est

variable suivant la quantité d'apports polluants aux lagunes, le type de pression existant sur les bassins versants et les conditions d'oxygénation du sédiment.

3. Dynamique des écosystèmes face aux perturbations naturelles et anthropiques

3.1 Réponse des écosystèmes aux changements graduels des conditions environnementales

Tous les écosystèmes sont exposés à des changements graduels voire linéaires des conditions environnementales au cours du temps (augmentation de la température, apports de nutriments ou de contaminants chimiques, ...) (Figure 0-5). On pourrait donc s'attendre à ce que les écosystèmes répondent eux aussi de manière graduelle (Figure 0-5B). Cependant, des études sur divers écosystèmes (lacs, récifs coralliens, océans, forêts, milieux arides) ont montré que sous l'effet de pressions croissantes, ces écosystèmes pouvaient atteindre des **seuils critiques** à partir desquels ils subissent des transformations brusques (Figure 0-5C) ou par saut (Figure 0-5D) passant d'un état sain à un état dégradé (Scheffer et al., 2001), ce changement rapide et abrupte d'état est nommé **régime shift** en anglais. Ceci implique que pour certaines conditions, l'écosystème présente deux **états stables alternatifs**, séparés par un équilibre instable qui marque la limite entre les « bassins d'attractions » (cf. définition § 3.2) des différents états.

L'eutrophisation des lacs peu profonds est un exemple de ce phénomène. Sous l'effet d'apports externes en nutriments, les lacs peu profonds peuvent soudainement passer d'un état riche en végétation submergée avec des eaux claires, à un état eutrophisé (cf. définition § 4) avec des eaux turbides et un système dominé par le phytoplancton (Scheffer et al. 2001). Ces modifications de l'état des écosystèmes provoquent des pertes importantes d'espèces et une modification au sein des communautés écologiques, affectant le cycle de la matière et plus généralement le fonctionnement des écosystèmes. Ces changements d'états ou régimes shifts peuvent avoir des conséquences écologiques et économiques dramatiques.

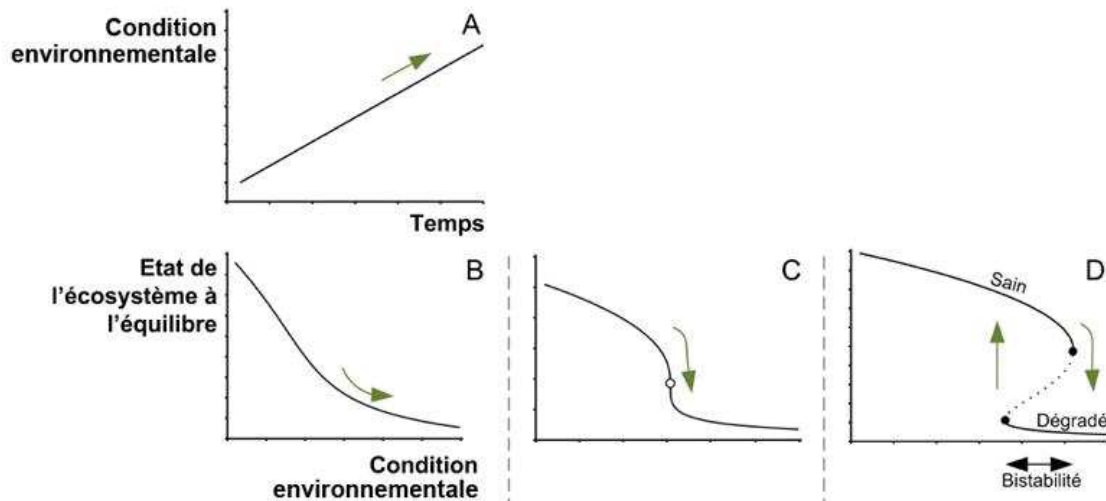


Figure 0-5 Différentes réponses des écosystèmes à un changement graduel des conditions environnementales (A). (B) Transition continue, graduelle : l'état de l'écosystème varie graduellement en réponse au changement de condition environnementale. (C) Transition continue abrupte. (D) transition discontinue (transition catastrophique) : l'état du système varie jusqu'à une valeur seuil. L'écosystème bascule alors vers un autre état et donc un autre mode de fonctionnement. Trois équilibres peuvent exister pour une condition donnée. En pointillé, un équilibre instable qui représente les limites entre bassins d'attraction de deux états stables alternatifs sur les branches supérieures et inférieures. Schéma Sonia Kéfi modifié de Scheffer et al. 2001.

3.2 Bassins d'attraction et résilience des écosystèmes

Les écosystèmes sont des systèmes dynamiques pouvant être caractérisés par de multiples états stables. Ces multiples états stables peuvent être schématisés sous formes de vallées appelées « **bassins d'attractions** ». Les différents bassins qu'un écosystème pourra occuper et les frontières qui les séparent sont appelés « **paysage de stabilité** » (Figure 0-6). Un bassin d'attraction est une région du paysage de stabilité au sein duquel le système tend à se maintenir. L'état d'équilibre est défini comme un **attracteur** (centre du bassin d'attraction). Plusieurs bassins d'attractions peuvent exister au sein du paysage de stabilité (dus à plusieurs combinaisons de variables) (Walker et al., 2004).

Dans les Figures 0-6 et 0-7, la balle décrit l'état du système à un moment donné ; celle-ci peut basculer d'un bassin d'attraction à un autre avec un régime différent (régime shift en anglais) soit par une modification du paysage (bassin moins profond, bords érodés) ou via des perturbations importantes fournissant l'énergie nécessaire pour basculer vers un autre bassin (Figure 0-7) (Scheffer et al., 2001; Walker et al., 2004).

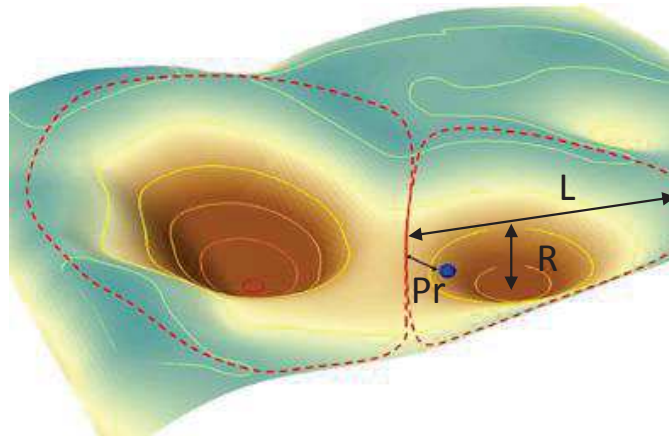


Figure 0-6 Paysage de stabilité à trois dimensions avec deux bassins d'attractions, présentant au sein de l'un d'entre eux la position actuelle du système (balle bleue) ainsi que les trois aspects de la résilience, L= Latitude, R= résistance, Pr=précarité. Source Walker et al. 2004.

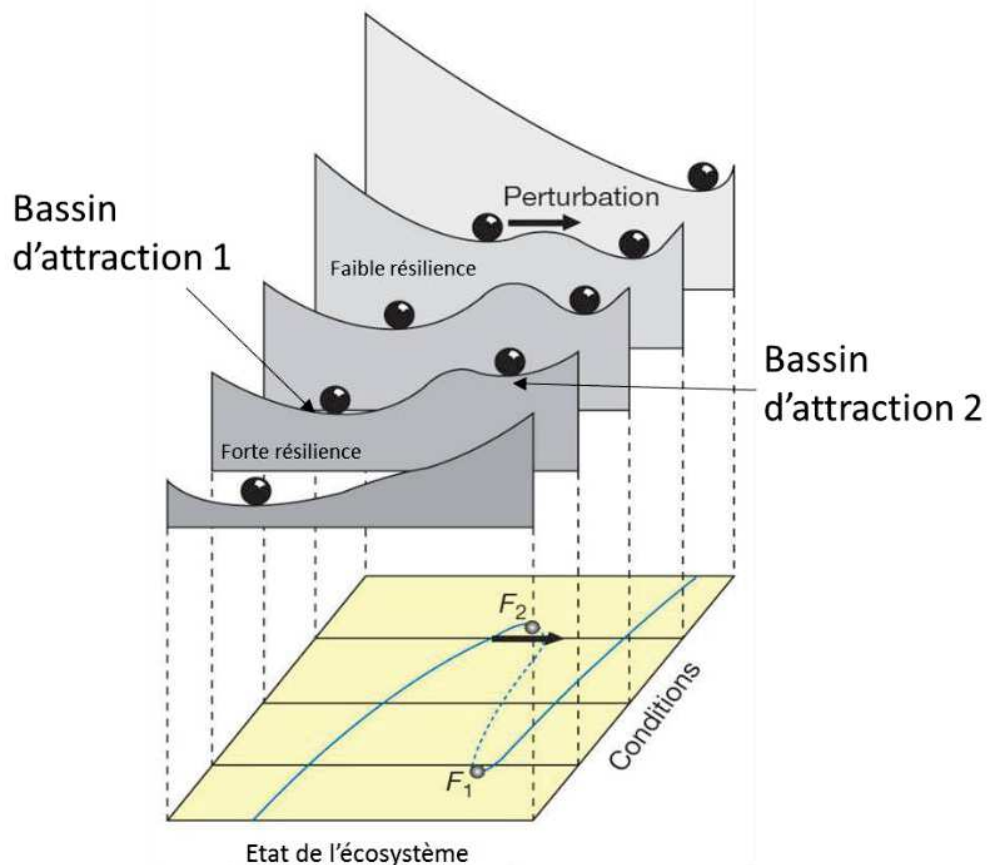


Figure 0-7 Conditions externes qui affectent la résilience des écosystèmes vis-à-vis des perturbations le plan inférieur représente la courbe d'équilibre de la figure précédente (Figure 0-5D). Les paysages de stabilité décrivent l'équilibre et ses bassins d'attraction pour cinq conditions différentes. Les équilibres stables correspondent aux vallées ; la section instable du milieu de la courbe d'équilibre pliée (en pointillé) correspond à une colline dans le paysage de stabilité. Si la taille du bassin d'attraction est réduite (par les changements de conditions), la résilience est réduite à son tour et une perturbation modérée peut amener le système vers un bassin d'attraction alternatif (Source Scheffer et al. 2001).

Les perturbations naturelles ou anthropiques peuvent conduire à des changements au sein du paysage de stabilité et impacter la position des bassins dans l'espace, la position des seuils (bordures) entre les bassins (Latitude-L) ou la profondeur des bassins (Résistance-R) et donc réduire la **résilience** de l'écosystème définie comme la capacité d'un écosystème à absorber les changements et à résister aux perturbations (Holling, 1973). Elle se traduit par la capacité d'un écosystème à se maintenir au sein de son bassin d'attraction. Un écosystème résilient aura donc la capacité à retrouver son état d'origine après une perturbation (Tett et al., 2007). Walker et al., (2004) définissent trois indicateurs pour quantifier la résilience. La largeur du bassin d'attraction (L), plus le bassin est vaste plus la résilience est grande. La profondeur de l'attracteur (R) qui est la capacité du système à résister au changement, un bassin sera d'autant plus résistant aux perturbations qu'il sera profond. La précarité (Pr) est la distance qui sépare le point figurant l'état du système (dès l'instant où il est atteint par une perturbation) d'une limite d'un bassin d'attraction dans lequel ce point est situé. Un état du système très proche de la frontière d'un bassin d'attraction est moins résilient qu'un état centré sur l'attracteur.

Dans les écosystèmes avec des états stables multiples, les changements graduelles des conditions environnementales auraient peu d'effets sur l'état de l'écosystème mais réduiraient néanmoins la taille du bassin d'attraction avec pour conséquence une perte de résilience. L'écosystème bascule d'un état à un autre lorsqu'il a dépassé une valeur seuil aussi appelée « point critique ». Cette valeur seuil étant souvent inconnue, ces transitions se produisent par surprise et sont difficiles à anticiper.

La résilience est donc un élément clé dans les mécanismes de restauration des écosystèmes. Les états dégradés et non dégradés présentent tous les deux des capacités de résilience. La résilience est perçue comme étant positive lorsqu'elle permet de maintenir un écosystème dans un état préservé ou restauré ; à l'inverse elle est perçue de manière négative lorsqu'elle limite les effets des actions de restauration.

3.3 Phénomènes d'hystérésis

Lors des régimes shifts, il est souvent difficile voire impossible pour les écosystèmes de revenir à leur état initial même si les pressions sont réduites et que les conditions environnementales reviennent à leur niveau précédant la dégradation. Ainsi,

une amélioration importante des conditions environnementales est souvent nécessaire pour que l'écosystème retrouve son état et son mode de fonctionnement d'origine. Dans le cas des lacs peu profonds eutrophisés, une diminution d'apport en nutriments est souvent insuffisante pour retrouver l'état initial du lac. Le retour de l'écosystème à son état d'origine ne se produit qu'à des niveaux de nutriments beaucoup plus faibles que ceux qui ont conduit à l'eutrophisation (Scheffer et al., 1993, 2001). Ce phénomène d'**hystérésis**, s'explique par l'existence de deux états stables alternatifs pour des conditions environnementales similaires (un état sain et un état dégradé). L'hystérésis est le phénomène par lequel la trajectoire pour revenir d'un état dégradé à un état d'origine (sain) ne correspond pas simplement à la trajectoire inverse de celle qui a conduit à un état dégradé, mais à une trajectoire différente souvent plus longue (Figure 0-8), (Elliott et al., 2007; Tett et al., 2007). L'hystérésis est un phénomène important car il est à l'origine de l'irréversibilité possible d'un écosystème dégradé vers l'écosystème de référence ou d'origine. Plus le phénomène d'hystérésis est grand, plus le retour de l'écosystème à son état d'origine après une transition, est difficile. Ce phénomène a des conséquences notables pour la conservation et la restauration des écosystèmes. De la même façon que le passage d'un bassin d'attraction nécessite beaucoup d'énergie lors de la dégradation, la restauration d'un écosystème dégradé est souvent lente et coûteuse voire impossible.

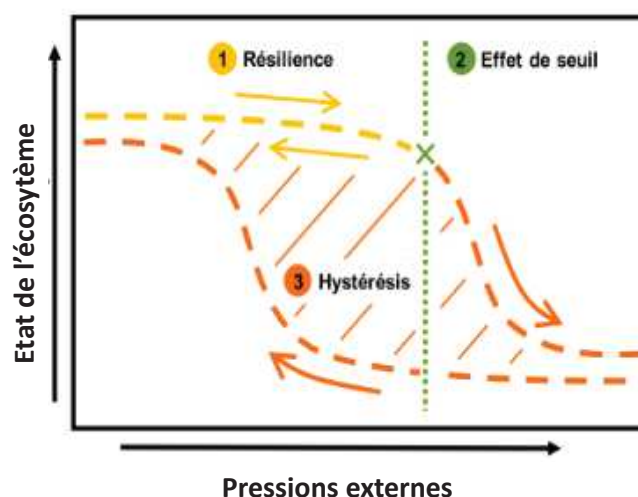


Figure 0-8 Changements d'état d'un écosystème vis-à-vis des pressions externes et mise en évidence des phénomènes de résilience et d'hystérésis (modifié de Tett et al. 2007).

4. Eutrophisation, cause majeure de dégradation des lagunes méditerranéennes

Depuis la moitié du 20^{ème} siècle, la population humaine ne cesse d'augmenter et particulièrement dans les zones littorales. D'après Kummu et al., (2016) près de 39 % de la population mondiale vit le long des zones côtières en 2010 ; 2.1 milliards de personnes résident à moins de 100 km des côtes. En France, les communes littorales accueillent un peu plus de 10 % de la population sur seulement 4 % du territoire. Ces zones littorales sont très attractives. Entre 1975 et 2005, leur population a augmenté de 19.4 % sans compter les nombreux touristes (Béoutis et al., 2009). Ces zones sont donc soumises à de nombreuses pressions anthropiques avec pour conséquence une artificialisation et une urbanisation de ces territoires. L'augmentation des activités anthropiques sur les bassins versants a engendré une diversification des sources de pollution d'origines urbaines, agricoles et industrielles et plus généralement une augmentation de l'intensité des apports en nutriments et contaminants chimiques dans les écosystèmes côtiers (Nixon, 1995; Cloern, 2001). Les flux en excès d'azote et de phosphore et le déséquilibre entre ces apports sont responsables entre autres des processus d'eutrophisation qui impactent l'état écologique des écosystèmes côtiers. L'eutrophisation est définie comme une augmentation du taux de production primaire et une accumulation de matière organique due à des apports excessifs de nutriments (modifiée de Nixon et al. 1995). Selon la commission européenne (1991) (91/271/CEE) l'eutrophisation correspond à « *L'enrichissement de l'eau en éléments nutritifs, notamment des composés de l'azote et/ou du phosphore, provoquant un développement accéléré des algues et des végétaux d'espèces supérieures qui entraîne une perturbation indésirable de l'équilibre des organismes présents dans l'eau et une dégradation de la qualité de l'eau en question* ». L'eutrophisation est l'une des causes majeures de dégradation des écosystèmes marins dans le monde (Cloern, 2001; Teichberg et al., 2010). Une carte interactive recense 762 zones côtières impactées par l'eutrophisation, dont 479 touchées par le phénomène d'hypoxie ou d'anoxie et 60 en rémission (Figure 0-9).

L'eutrophisation des écosystèmes côtiers est un phénomène global, déséquilibrant les écosystèmes aquatiques impactant les réseaux trophiques, la qualité de l'eau et les cycles biogéochimiques (Cloern, 2001; Rabalais et al., 2009). Le compartiment des

producteurs primaires est toujours le premier impacté lors des processus d'eutrophisation. Des réactions en chaîne s'ensuivent en sein des autres compartiments biologiques avec des conséquences sur les cycles biogéochimiques, les dynamiques des communautés biologiques et finalement l'évolution de l'écosystème aquatique dans son ensemble.

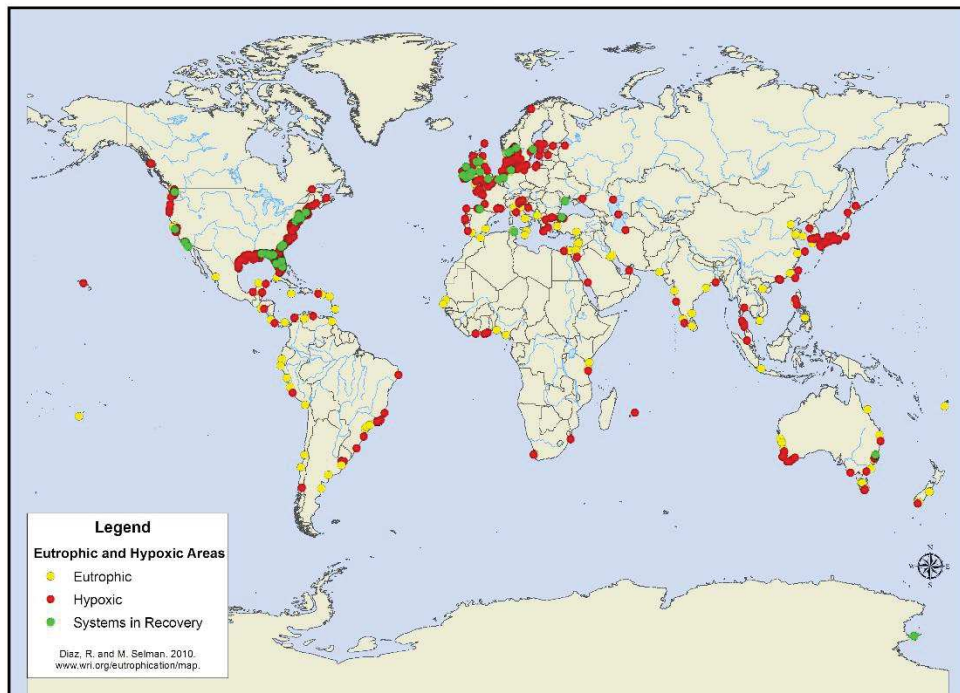


Figure 0-9 Carte mondiale représentant les zones côtières eutrophisées (en jaune) et ayant connue des cas d'anoxie et d'hypoxie (en rouge). Les zones en voie de restauration sont figurées en vert (Diaz & Selman, 2010).

4.1 Impact de l'eutrophisation sur les producteurs primaires

Les estuaires et les zones côtières représentent seulement 2 % de la surface des océans, mais la production primaire de ces zones représente 20 % de la production globale des océans (Charpy Roubaud & Sournia, 1990). Cette forte production est liée, en plus du phytoplancton, à la présence de macrophytes (macroalgues et angiospermes) et du microphytobenthos. Les macrophytes marines représentent, quant à elles environ 40 % de la production primaire des zones côtières et jouent par conséquent un rôle clé dans ces écosystèmes (Charpy Roubaud & Sournia, 1990). Lors du processus d'eutrophisation un changement va être observé au sein des producteurs primaires. Un grand nombre d'études (Duarte, 1995 et références associées) montrent que le processus

d'eutrophisation tend vers le développement et la dominance d'autotrophes à croissance rapide (ex : microalgues, macroalgues opportunistes). Schramm, (1999) schématise les changements relatifs des producteurs primaires ainsi que l'évolution des paramètres physiques et chimiques au cours du processus d'eutrophisation (Figure 0-10). Ainsi, dans un système oligotrophe, les producteurs primaires dominants sont représentés par des macrophytes benthiques pérennes tels que les herbiers et autres angiospermes. Dans ces conditions, les espèces à croissance lente sont favorisées. Les premiers stades du processus d'eutrophisation se traduisent par un développement des communautés phytoplanctoniques et des épiphytes à croissance rapide et une diminution des macrophytes pérennes. L'augmentation soutenue des apports en nutriments favorise le développement de macroalgues opportunistes et du phytoplancton qui dominent alors le système. A ce stade, les macrophytes benthiques pérennes et les épiphytes ont disparu. Sous des conditions hypertrophiques, les macroalgues opportunistes disparaissent à leur tour, le phytoplancton représente alors le producteur primaire dominant (Duarte, 1995; Schramm, 1999; Viaroli et al., 2008).

La réponse de la végétation à l'eutrophisation est due à la fois à des effets directs et indirects. Parmi les effets directs, la compétition pour l'acquisition des nutriments et l'énergie lumineuse, qui sont les deux éléments les plus limitants pour la croissance des macrophytes. La prolifération du phytoplancton et des macroalgues opportunistes, groupes fonctionnels adaptés à une assimilation rapide des nutriments disponibles, vont augmenter la turbidité de l'eau (phytoplancton) et les macroalgues opportunistes (souvent flottantes et dérivantes) vont empêcher les macrophytes benthiques pérennes d'accéder à la lumière (Duarte, 1995; Schramm, 1999; Viaroli et al., 2008). Des effets indirects vont accentuer ou accélérer le processus d'eutrophisation. Le déclin des herbiers va faciliter la resuspension des sédiments et augmenter la turbidité de l'eau à laquelle ils sont sensibles. D'autre part, les proliférations de macroalgues et les blooms phytoplanctoniques peuvent conduire à des crises anoxiques au niveau sédimentaire (Vignes et al., 2010; Caumette et al., 2012) qui favorisent le relargage des nutriments du sédiment vers la colonne d'eau, accélérant les processus d'eutrophisation.

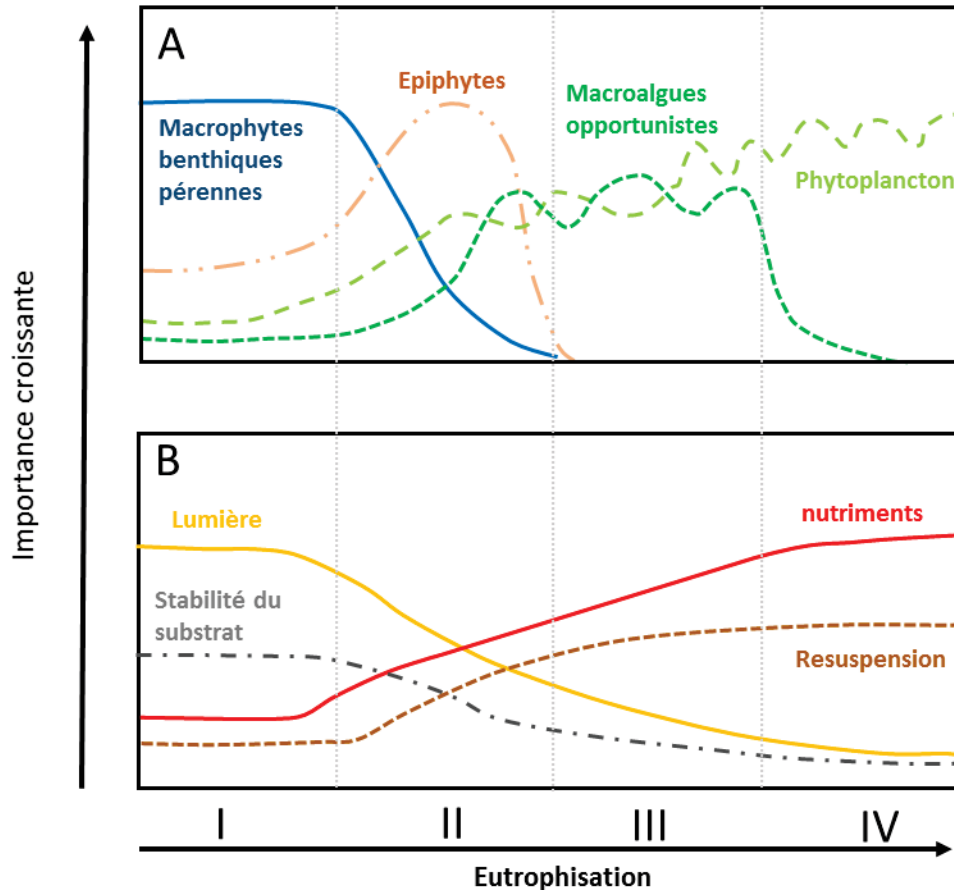


Figure 0-10 Représentation schématique du changement relatif (A) de la dominance des producteurs primaires ainsi que (B) des paramètres physiques et chimiques du milieu durant les phases d'eutrophisation.

4.2 Trajectoires de l'eutrophisation, états stables alternatifs en milieu lagunaire

Ces observations suggèrent qu'au cours du processus d'eutrophisation les changements au sein des producteurs primaires n'est pas un processus linéaire. Ces changements évolueraient par pallier avec existence d'états stables multiples. Ainsi selon certains auteurs (Viaroli et al., 2008; Orfanidis et al., 2011), les lagunes auraient deux états stables alternatifs, un état avec de faibles concentrations en nutriment, (état non dégradé) caractérisé par une dominance de macrophytes pérennes et un état eutrophisé dominé par les macroalgues opportunistes et le phytoplancton (Figure 0-11). Les deux états alternatifs sont supposés résilients à travers des mécanismes de rétroactions (Carpenter et al., 2001). Deux états stables peuvent donc exister le long

d'un gradient de concentrations en nutriments intermédiaires et le changement entre ces deux états, à un niveau nutritif donné, nécessite une perturbation plus ou moins forte pour pousser le système d'un état à un autre. Tant que la turbidité phytoplanctonique est faible, les macrophytes benthiques peuvent se maintenir. Si une turbidité critique est atteinte, le système se déplacera vers l'état dominé par les macroalgues opportunistes.

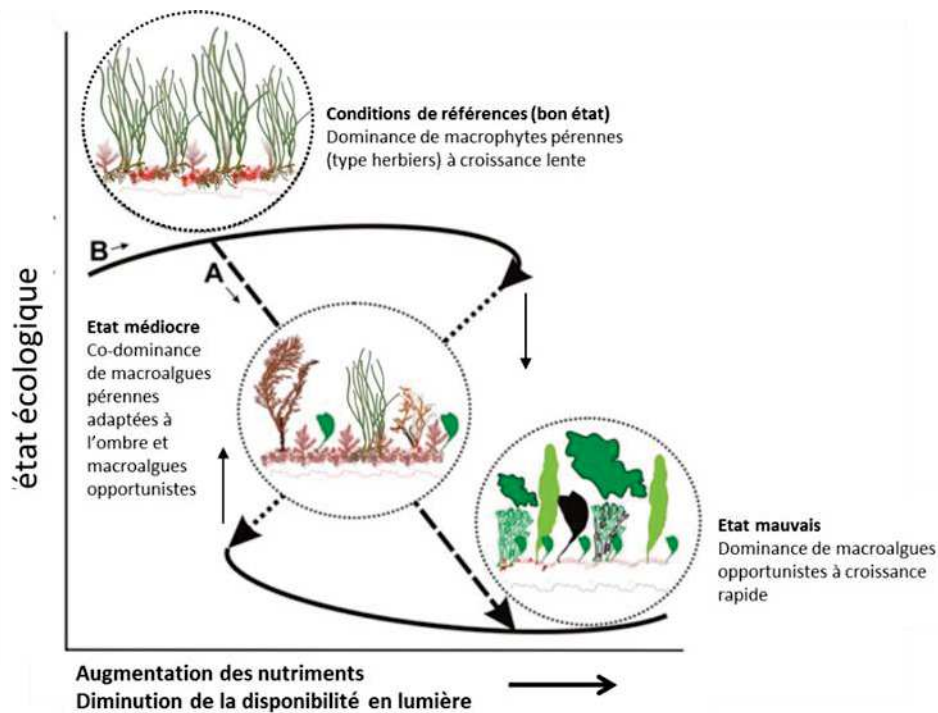


Figure 0-11 Modèle conceptuel de deux états stables alternatifs des macrophytes marines benthiques selon le gradient d'eutrophisation dans les lagunes. (A) changement de la végétation continue et graduelle en réponse à l'augmentation des nutriments (B) changement discontinu : l'état du système varie peu jusqu'à atteinte d'une valeur seuil ; l'écosystème bascule vers un autre état et un autre mode de fonctionnement (modifié de Viaroli et al. 2008 et Orfanidis et al. 2011).

D'un point de vue fonctionnel, le changement de communautés végétales le long du gradient d'eutrophisation n'affecterait pas nécessairement la production primaire totale du système (Sand-Jensen & Borum, 1991). En effet, les macrophytes pérennes ont un taux de croissance plus lent que le phytoplancton et les macroalgues opportunistes mais une biomasse par unité de surface plus importante comparée au phytoplancton ou aux macroalgues opportunistes à cycle de vie court (Duarte & Cebrián, 1996). En revanche, la disparition d'espèces de macrophytes benthiques structurantes (au sens ingénieure) conduirait à une perte de substrat pour des

communautés épiphytiques et à une altération des fonctions d'habitats, d'alimentation et de nurserie (Beck et al., 2001) pour certaines espèces benthiques ou démersales. De plus, ces modifications drastiques dans la composition des communautés de producteurs primaires, couplés à l'enrichissement du pool de matière organique dissous et particulaire dans l'eau et le sédiment participent à la modification des réseaux trophiques benthiques (Carlier et al., 2008). L'eutrophisation et l'augmentation du phytoplancton contribuent à une augmentation des organismes filtreurs au détriment des brouteurs. La disparition d'herbier entraîne une modification de l'hydro-dynamisme local, avec une augmentation de la tension de cisaillement et donc une susceptibilité accrue envers les courants et les vagues, donnant lieu à des resuspension plus fréquentes et plus intenses (Figure 0-12), (Maxwell et al., 2017). Enfin, le changement de producteurs primaires le long du gradient d'eutrophisation se traduit par une accélération des cycles de l'azote, du phosphore mais également du carbone, conséquence directe de la dominance des espèces à cycle de vie court (Duarte, 1995).

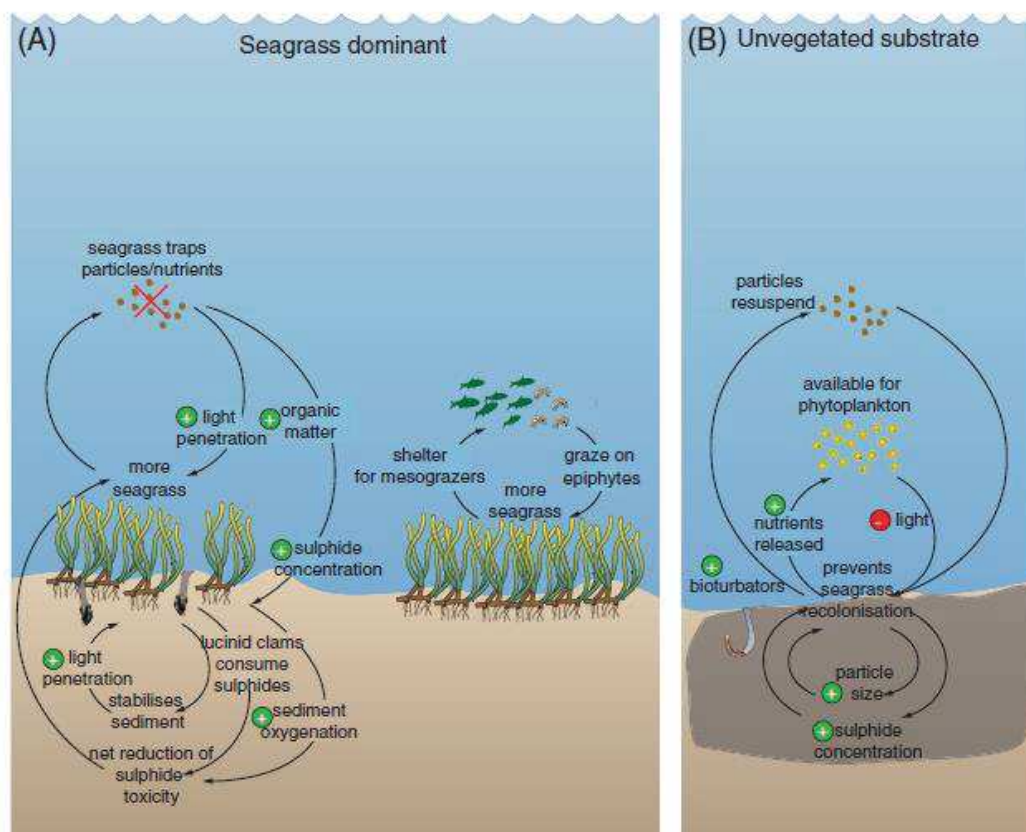


Figure 0-12 Boucle de rétroaction contrôlant la stabilité des états alternatifs dans (A) les écosystèmes dominés par les herbiers et (B) en absence de végétation. Le symbole + (vert) indique une augmentation et le symbole – une diminution (source : Maxwell et al. 2017).

L'augmentation de la matière organique vivante et détritique dans le milieu peut également provoquer des crises dystrophiques ponctuelles. En effet, l'augmentation de la demande en oxygène par les organismes hétérotrophes lors des processus de dégradation de la matière peut conduire à des anoxies dans le sédiment et la colonne d'eau. Il en résulte une libération de sulfure d'hydrogène et un relargage de phosphate du sédiment vers la colonne d'eau qui respectivement augmentent la mortalité des organismes ainsi que le niveau d'eutrophisation de la colonne d'eau (Schramm & Nienhuis, 1996; Heijs et al., 2000). Ces crises sont favorisées par des températures élevées et lorsque le vent et la saturation en oxygène de la colonne d'eau sont faibles (Chapelle et al., 2001).

5. La restauration des milieux lagunaires, une dynamique récente

5.1 La restauration : Concepts et définitions

L'utilisation du terme « restauration » peut être source de confusion selon le contexte dans lequel on l'utilise. Il est en effet nécessaire de différencier la « restauration écologique » de « l'écologie de la restauration ». La restauration écologique est la pratique de restaurer les écosystèmes alors que l'écologie de la restauration est la discipline scientifique qui étudie les processus écologiques mis en jeu pendant la restauration écologique et s'intéresse notamment à suivre l'évolution des milieux suite à des actions de restauration écologiques (SER, 2004). La restauration écologique est définie comme *une action intentionnelle qui initie ou accélère le rétablissement (recovery en anglais) d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit en respectant sa santé, son intégrité et sa gestion durable* (SER, 2004). L'objectif est de faire tendre la trajectoire de l'écosystème en restauration vers son état historique ou un état de référence défini pour l'écosystème.

Selon la fréquence des pressions exercées et l'intensité de la dégradation, plusieurs types d'interventions peuvent être menés. On distingue alors deux catégories au sein de la restauration écologique : **la restauration passive** et **la restauration**

active. La restauration passive consiste à supprimer ou réduire la pression exercée sur le milieu (ex : arrêt ou réduction des apports en nutriments via des travaux de stations d'épuration ou dérivation des rejets) initiant ou facilitant la reprise des processus naturels permettant ainsi à l'écosystème de se régénérer lui-même. La restauration active inclut non seulement la réduction ou la suppression des pressions mais aussi des activités humaines qui vont modifier le biote ou les conditions physiques du milieu (Lake, 2001). La restauration active est le plus souvent mise en œuvre pour accélérer le rétablissement du milieu ou lorsque le milieu n'est plus capable de se rétablir spontanément alors même que la perturbation a été supprimée (Martin et al., 2015). La réhabilitation et l'ingénierie écologique (ex : réimplantation d'herbiers, récifs artificiels, etc) sont des exemples d'activités de restauration actives.

5.2 Les écosystèmes de références

La sélection d'un **écosystème de référence** est cruciale dans l'étude des trajectoires de restauration des écosystèmes dégradés. Il permet d'évaluer les efforts de restauration. Dans la restauration *sensu stricto*, il s'agit de « l'écosystème historique indigène », mais dans les opérations de restauration et de réhabilitation il peut correspondre à un état d'avancement de la dégradation ou un état désiré par les besoins des populations locales. Dans le cas où l'état historique de l'écosystème dégradé n'est pas connu, l'écosystème de référence possède les conditions des sites les moins endommagés de la région de restauration (Lake, 2001). Dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE), un réseau de sites de références a été défini en 2006 pour les eaux littorales françaises, afin de collecter les données nécessaires à l'établissement des conditions de références biologiques. La condition de référence est la description des éléments de qualité biologique (macrophytes, phytoplancton, macrofaune, etc.) qui existent ou qui devraient exister dans le « très bon état ».

5.3 La restauration des milieux lagunaires

Depuis les années 60, les lagunes méditerranéennes ont subi de fortes dégradations environnementales. Comme dans de nombreux écosystèmes côtiers, l'eutrophisation a été reconnue comme étant une des causes majeures de cette dégradation. De par leur

faible profondeur, leur confinement et leur faible degré d'échanges avec la mer, les milieux lagunaires ont une tendance naturelle à accumuler les nutriments les rendant plus vulnérables à l'eutrophisation (Barnes, 1980; Kjerfve, 1994; Glibert et al., 2014). Ainsi, les lagunes méditerranéennes n'ont pas été épargnées par ce phénomène d'eutrophisation (Facca et al., 2004; Souchu et al., 2010; Orfanidis et al., 2011). L'eutrophisation a conduit à une dégradation de la qualité de l'eau de ces milieux (Ifremer, 2014), une modification de la structure (Bec et al., 2011), du fonctionnement (Carlier et al., 2008) et des services rendus par ces écosystèmes. Afin d'évaluer et de suivre l'évolution de l'état écologique des lagunes méditerranéennes françaises, celles-ci ont fait l'objet de suivis depuis 1998, dans le cadre du Réseau de Suivi Lagunaire (RSL, 1998-2014) et de la Directive Cadre sur l'eau (DCE) depuis 2006. Ces diagnostics ont abouti à une prise de conscience des acteurs locaux des risques liés à la dégradation de la qualité de ces milieux et de l'impact de ces dégradations sur les services et biens rendus par ces écosystèmes.

Face à ce constat, les politiques publiques ont donc mis en œuvre des actions de gestion visant à réduire les apports en nutriments et restaurer ces écosystèmes. Aujourd'hui, certaines lagunes sont en phase de restauration (Derolez et al., 2013; Leruste et al., 2016) et s'engagent vers une trajectoire de **ré-oligotrophisation**. Comme le souligne Nixon (2009) le terme de ré-oligotrophisation est en vogue depuis quelques années à cause de l'intérêt porté sur les questions de la restauration écologique des milieux aquatiques. Il semble donc nécessaire d'évaluer la signification et la pertinence de ce terme par rapport au terme simple d'**oligotrophisation**. Dans ce document, le terme oligotrophisation (processus inverse de l'eutrophisation) est utilisé pour décrire les processus écologiques induits par une diminution des apports en nutriments. Le terme ré-oligotrophisation correspond ici à une trajectoire pour un écosystème donné. Ainsi une trajectoire de ré-oligotrophisation décrit la trajectoire engagée dans un processus d'oligotrophisation seulement après avoir été soumis à l'eutrophisation. Ainsi, le terme « trajectoire de ré-oligotrophisation » a un sens dans le contexte de la restauration écologique.

Malgré les efforts fournis pour réduire les apports, 86 % des masses d'eau lagunaires n'ont toujours pas atteint le « bon état » demandé par la DCE (Giraud & Stroffek, 2016). Le compartiment des macrophytes est en grande partie responsable du mauvais diagnostic établi pour ces lagunes. Les études sur les trajectoires de re-oligotrophisation et les temps de restauration des milieux lagunaires méditerranéennes sont récentes

(Derolez et al., 2013; Ouisse et al., 2013, 2014a; Leruste et al., 2016; De Wit et al., 2017) et peu d'études (Pasqualini et al., 2017) existent sur les trajectoires de restauration des macrophytes. De plus, aucune étude n'a pour le moment été menée sur le rôle fonctionnel des macrophytes dans la restauration des milieux lagunaires. Pourtant les macrophytes représentent un ensemble d'espèces-clés dans l'écosystème dont certaines d'entre elles fonctionnent comme des ingénieures de l'écosystème en structurant les communautés benthiques et régulant en grande partie les flux biogéochimiques. Elles sont ainsi au centre des interrogations quant à leurs rôles potentiels dans la restauration des lagunes vis-à-vis de l'eutrophisation de ces milieux confinés. En effet, la présence des macrophytes ne doit pas être vue uniquement comme une conséquence de l'état vis-à-vis de l'eutrophisation, mais également comme :

- 1) un compartiment capable d'assimiler et de stocker plus ou moins durablement la matière en fonction de l'organisme. La modification du cycle de la matière (piégeage, relargage...) par des espèces structurantes (ou les organismes qui leur sont associés) peut conduire ainsi à une régulation des concentrations d'azote et de phosphore disponibles dans la colonne d'eau pour les organismes opportunistes ;
- 2) un maillon permettant le transfert de matière vers des niveaux trophiques supérieurs. La consommation des macrophytes par des organismes brouteurs (au détriment des filtreurs qui se nourrissent sur le phytoplancton dans des systèmes eutrophes) pourrait également modifier la structure du réseau trophique supérieur des écosystèmes lagunaires.

6. Objectifs et organisation de la thèse

Dans ce contexte, l'objectif général de cette thèse est de caractériser le rôle des macrophytes dans le processus d'oligotrophisation des milieux lagunaires.

Cette thèse est structurée autour de trois articles correspondant à trois chapitres dans cette thèse

Article 1 : Distribution spatiale des macrophytes en lien avec les conditions environnementales des lagunes méditerranéennes françaises (Chapitre 1) ;

Article 2 : Dynamique temporelle des communautés de macrophytes au cours du processus d'oligotrophisation des milieux lagunaires (Chapitre 2) ;

Article 3 : Métabolisme et flux de nutriments des communautés benthiques (Chapitre 3).

L'axe 1 a pour objectif de déterminer et ordonner les facteurs environnementaux expliquant la distribution des macrophytes au sein des lagunes méditerranéennes du littoral français. Dans cette partie nous avons testé l'hypothèse selon laquelle la chimie de l'eau, la profondeur et la salinité déterminent les communautés de macrophytes qui dominent les écosystèmes lagunaires du littoral français, caractérisés par de forts gradients trophiques (oligotrophe à hypertrophique) et de salinité (oligohaline à hyperhaline). Ce travail basé sur l'analyse des données estivales de la DCE, du RSL et du suivi des gestionnaires a donné lieu à la rédaction d'une publication scientifique acceptée le 23 octobre 2017 dans la revue *Hydrobiologia*.

L'axe 2 porte sur la trajectoire des macrophytes au cours du processus d'oligotrophisation des milieux lagunaires. A travers l'analyse des données estivales de la DCE et du RSL comprenant 17 années de données (1998 – 2015) sur un ensemble de 21 lagunes, nous avons proposé un patron de successions des macrophytes au cours de l'oligotrophisation en mettant bout à bout les trajectoires des lagunes avec des niveaux d'eutrophisation différents (hypereutrophe à oligotrophe). A travers cette analyse nous avons vérifié l'hypothèse selon laquelle la trajectoire d'eutrophisation était similaire à

la trajectoire de re-oligotrophisation, ce qui a donné lieu à la rédaction d'une publication scientifique soumise dans la revue *Marine Ecology Progress Series*.

L'axe 3 a pour objectif de comparer le métabolisme et les flux de nutriments au sein de six communautés benthiques différentes (définies à partir des résultats de l'axe 1 et 2) caractérisées par un taxon dominant et représentatif de chaque état rencontré au cours du processus de restauration. L'objectif est de quantifier la capacité des macrophytes à réguler les cycles de matière au sein des lagunes méditerranéennes au cours de l'oligotrophisation. Les flux de carbone, d'oxygène, d'azote et de phosphore ont été estimés saisonnièrement à partir de mesures réalisées *in situ* à l'aide de cloches benthiques. Ce travail nous a permis de tester l'hypothèse selon laquelle, les flux de nutriments sont beaucoup plus importants dans les communautés d'algues opportunistes du genre *Ulva*, *Gracilaria* et *Chaetomorpha* qu'au sein des communautés de macrophytes pérennes (herbiers, et algues pérennes).

Les résultats de ces travaux ont été rédigés en anglais sous la forme de publications scientifiques.

Enfin, l'ensemble des résultats est discuté dans la partie Synthèse & Perspectives, dans laquelle nous résumons les avancées que ce travail a permis de fournir concernant la compréhension des processus d'oligotrophisation, ainsi que les perspectives de recherche à développer.

CHAPITRE I

DISTRIBUTION SPATIALE DES MACROPHYTES EN
LIEN AVEC LES CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES
DES LAGUNES MEDITERRANEENES FRANCAISES

I.1 Contexte général et résumé

La Directive Cadre sur l'Eau (DCE, article 2) définit les eaux de transitions comme « *des masses d'eaux de surface à proximité des embouchures de rivières, qui sont partiellement salines en raison de leur proximité d'eaux côtières, mais qui sont fondamentalement influencées par des courants d'eau douce* ». Dans le bassin Rhône-Méditerranée Corse, l'application de la DCE s'appuie sur des facteurs physiques et chimiques déterminant les caractéristiques des eaux de transition et par conséquent la structure et la composition de leur population biologique. La circulaire DCE 2005/11 (MEDDE, 2005) et le Schéma d'Aménagement et de Gestion des Eaux (SDAGE, 2010-2015) du bassin Rhône Méditerranée Corse identifient ainsi 3 types d'eau de transition: les deux bras du Rhône, l'embouchure du Rhône et les lagunes méditerranéennes. Dans le cadre de la DCE appliqué en France, les lagunes méditerranéennes ont été définies de façon opérationnelle au sein des eaux de transition comme « *des plans d'eau saumâtre semi-clos et permanent, de surface supérieure ou égale à 50 hectares* ». Ainsi, les lagunes côtières inférieures à 50 hectares ne sont pas prises en compte à ce titre dans le cadre de la DCE. A cette définition est ajoutée des éléments essentiels du fonctionnement tels que : leur faible profondeur ; une séparation avec la mer par un cordon littoral appelé « lido » ; la présence d'une ou plusieurs communications étroites avec la mer appelées « graus » et un caractère saumâtre selon un gradient de salinité très variable. Au total, 28 masses d'eau lagunaires ont ainsi été définies sur la façade méditerranéenne française. Malgré ces caractéristiques communes, les lagunes méditerranéennes présentent de fortes singularités et des conditions environnementales contrastées en fonction de leur localisation géographique, de leur origine géologique, de leur fonctionnement hydrologique et des pressions humaines.

En fonction des apports en eau douce provenant des bassins versants et du degré d'échange avec la mer, la salinité des lagunes varient des eaux oligohalines à hyperhalines (Tableau 1-1). Même si la profondeur moyenne des lagunes est généralement inférieure à 2 mètres, les lagunes ayant des origines tectoniques sont généralement plus profondes, c'est par exemple le cas des lagunes de Thau (région Occitanie) et des lagunes de Diana et Urbino en Corse. Ces lagunes profondes sont par ailleurs exploitées dans le cadre d'activités conchylicoles. La lagune de Thau représente 90 % de la production conchylicole de méditerranée française, avec une production de

8200 tonnes d'huîtres (Rayssac et al., 2012) et près de 3000 tonnes de moules. Les lagunes méditerranéennes françaises présentent également des niveaux trophiques contrastées allant de lagunes oligotrophes subissant très peu de pressions humaines avec des concentrations faibles en nutriments à des lagunes hypereutrophes soumises à des pressions humaines et des apports en azote et phosphore très importants (Souchu et al. 2010).

Tableau 1-1 Classification des eaux d'après la salinité (Système de Venise, 1958).

Zone	Salinité
Hyperhaline	> 40
Euhaline	30-40
Polyhaline	18-30
Mesohaline	5-18
Oligohaline	0.5-5
Eau douce	< 0.5

Dans le cadre de ce premier chapitre, nous nous sommes donc intéressés à la distribution spatiale des macrophytes dans les lagunes méditerranéennes françaises en lien avec les conditions environnementales. L'objectif principal de ce chapitre a été de déterminer et de hiérarchiser les principaux facteurs expliquant la distribution des macrophytes dans 34 lagunes méditerranéennes françaises, caractérisées par des salinités, des profondeurs et des niveaux trophiques contrastés.

Pour cela, nous avons analysé les données d'observation acquises au cours des suivis opérés dans le cadre du RSL (Réseau de Suivi Lagunaire, 1999 - 2013), de la DCE et par les gestionnaires de lagunes (GIPREB, Réserve Nationale de Camargue). Une analyse statistique multivariée (analyse canonique des correspondances) basée sur les données à long terme (1998 - 2015) de la colonne d'eau et des macrophytes, a permis de mettre en évidence que la salinité, la profondeur et le niveau trophique étaient les facteurs environnementaux structurants la répartition des macrophytes dans les sédiments meubles des 34 lagunes étudiées. Nous avons également émis l'hypothèse que la profondeur était un facteur indirect expliquant la présence de macroalgues exotiques dans les lagunes profondes. En effet, la présence d'activités conchylicoles

dans les lagunes les plus profondes expliquent la présence d'espèces exotiques provenant en grande partie de l'importation des huîtres (Verlaque, 2000, 2001). Par ailleurs, nos résultats ont également permis de confirmer dans les lagunes euhalines et polyhaline le modèle théorique de Schramm (1999) avec une présence d'herbiers et de macroalgues pérennes dans des conditions oligotrophes et la présence d'algues opportunistes et de phytoplancton dans les conditions eutrophes et hypereutrophes. Dans les lagunes oligohalines et mésohalines, nous avons en revanche proposé que la succession des macrophytes le long du gradient d'eutrophisation était probablement un intermédiaire entre la succession décrite par Sand-Jensen and Borum (1991) pour les petits lacs des milieux tempérés et celle décrite par Schramm (1999) pour les milieux côtiers plus à plus fortes salinités. En effet, certaines espèces de macrophytes observées dans les lagunes oligohalines et mésohalines, comme l'angiosperme *Stuckenia pectinata*, seraient adaptées à des milieux naturellement plus turbides et à des niveaux d'eutrophisation plus élevés que les herbiers marins tels que *Zostera spp.* Ces résultats soulignent donc l'importance de séparer les lagunes oligohalines et mésohalines, des lagunes polyhalines et euhalines dans l'évaluation de l'état du compartiment macrophyte dans le cadre de la DCE.

Article 1

Submerged benthic macrophytes in Mediterranean lagoons: distribution patterns in relation to water chemistry and depth

Ines Le Fur¹, Rutger De Wit², Martin Plus⁴, Jocelyne Oheix¹, Monique Simier³, Vincent Ouisse¹

¹*Ifremer, UMR MARBEC (IRD, Ifremer, Université de Montpellier, CNRS)
Ifremer, Laboratoire Environnement Ressources Languedoc Roussillon (LER LR), avenue
Jean Monnet, CS 30171, 34203 Sète Cedex, France*

²*CNRS, UMR MARBEC (IRD, Ifremer, Université de Montpellier, CNRS)
Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France*

³*IRD, UMR MARBEC, (IRD, Ifremer, Université de Montpellier, CNRS)
Station Ifremer, avenue Jean Monnet, CS 30171, 34203 Sète*

⁴*Ifremer, Laboratoire d'écologie pélagique (DYNECO-PELAGOS)
Centre Bretagne, ZI Pointe du Diable, CS 10070, 29280 Plouzané, France*

Hydrobiologia

2017

Accepté le 23 octobre 2017

DOI: <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3421-y>

Abstract

A large spectrum of coastal lagoon types with a wide range of environmental conditions is observed along the French Mediterranean coast. These comprise wide trophic and salinity gradients, ranging from oligotrophic to hypertrophic status, and from nearly freshwater to slightly above marine Mediterranean Sea water salinities, respectively. The statistical analysis of a long-term data set, including water column variables and observations of macrophyte genera, showed that salinity, depth and then trophic status, were important factors explaining the distribution of benthic macrophytes for the soft-bottom sediments in the 34 studied French Mediterranean lagoons. Based on this, we assumed that the vegetation

succession along the eutrophication gradient was different according to the lagoon salinity ranges. Euhaline and polyhaline lagoons follow the well-known Schramm schematic model, where aquatic angiosperm such as seagrasses dominate under oligotrophic conditions, and opportunistic macroalgae and phytoplankton dominate under eutrophic and hypertrophic conditions. In oligohaline and mesohaline lagoons, the succession is probably an intermediate scheme between the successions observed in small temperate lakes and in marine coastal ecosystems due to the presence of both brackish and freshwater species. We thus propose a conceptual scheme for the oligohaline and mesohaline lagoons.

Keywords French coastal lagoons; submerged aquatic vegetation (SAV); Eutrophication; Salinity; Depth; Canonical correspondence analysis (CCA)

INTRODUCTION

Coastal lagoons are generally defined as shallow water bodies, separated from the sea by a barrier and connected to the sea by one or more restricted inlets (Barnes, 1980; Kjerfve, 1994). They occupy around 13 % of the coastline worldwide and about 5.3 % of the European coast, where they are particularly abundant around the Mediterranean Sea (Cromwell, 1971). Coastal lagoons rank among the most productive ecosystems in the world and provide a wide range of ecosystem services and resources (Kennish & Paerl, 2010). They support important fisheries and are also used for aquaculture exploitation, recreation and tourism (Pérez-Ruzafa et al., 2011). Located at the interface between the continental coastal zone and the sea, they support strong physical and ecological gradients. They are influenced by both marine and freshwater inputs from the catchment area; indeed, the salinity can vary from nearly freshwater to hypersaline water, depending on the hydrological balance (Kjerfve, 1994). Variation in salinity and other environmental factors can also be observed within a lagoon, both spatially and temporally. Since coastal lagoons are often subdivided into different rather homogenous hydrological basins (Fiandrino et al., 2017; Tagliapietra & Ghirardini, 2006), different ecological conditions can be met even in neighboring basins.

Hence, despite their common features, coastal lagoons present a wide variability of their environmental conditions. These depend particularly on freshwater inputs from their watershed and the magnitude of water exchanges with the sea, which are the main driver of the hydrological processes within the different basins, as well as on their geomorphology and human activities. Although depth in coastal lagoons generally averages less than 2 m, deeper waters may be encountered according to their geomorphological origin. Hence, coastal lagoons with a tectonic origin, like Diana, Urbino (Corsica) or Thau (South of France), are deeper than brackish lagoons with a deltaic (e.g., Camargue in Rhône delta in France, Po and Ebro delta in Italy and Spain, respectively) or sedimentary origin (e.g. Palavasian lagoons, south of France (Guelorget & Perthuisot, 1992; Schramm & Nienhuis, 1996; De Wit, 2011). A great number of Mediterranean coastal lagoons are more strongly influenced by waves than by tides and wind direction and speed are key elements for the genesis of waves. Microtidal (< 2 m) conditions predominate in many coastal lagoons (Eisma, 1998). The Mediterranean coast of continental South of France and Corsica are subjected to tidal ranges below 0.5 m and lagoons can be defined as nanotidal, as suggested

by Tagliapietra & Ghirardini (2006). Tidal range determines the morphology and grain size distribution of sediment; in nanotidal lagoons the deepest zones tend to be in the center of the basin (Tagliapietra & Ghirardini, 2006). The majority of the bottoms in coastal lagoons are composed of soft bottom sediments.

Because of their shallowness, local meteorological conditions strongly influence water temperature and other physical and chemical parameters in coastal lagoons. Under Mediterranean climates (characterized by warm to hot dry summers and mild to cool winters), coastal lagoons support a high variability of seasonal events (such as precipitations, high temperature). All these features would make lagoons vulnerable to global climatic change. Sea level, temperature, precipitations, storms are expected to impact coastal lagoons (Anthony et al., 2009; De Wit, 2011). Furthermore, coastal lagoons have been subjected to development of human activities on their watershed and thus an increase in nutrient and chemical contaminant inputs (e.g., urban sewage, waste water treatment plants, agricultural effluents) have often occurred (Barnes, 1980; Castel et al., 1996; Kennish & Paerl, 2010; Munaron et al., 2012). Their restricted water exchanges with the sea, confinement, long water residence times and their potential to accumulate elevated levels of nutrients supplied from their watersheds and internal loading make coastal lagoons particularly sensitive to eutrophication processes (Barnes, 1980; Kjerfve, 1994; Glibert et al., 2014). Both the natural and anthropogenic perturbations mentioned above may affect the diversity as well as the physiological and ecological adaptation of the species inhabiting coastal lagoons. They can highly influence the composition and size structure of phytoplankton communities (Bec et al., 2011; Leruste et al., 2016) but also the sessile organisms such as benthic fauna and macrophytes (Sfriso et al., 1992; Charpentier et al., 2005). Submerged macrophytes, composed of macroalgae and aquatic angiosperms, are of particular interest in coastal lagoons, because these are important primary producers. Many species can be considered as ecosystem engineers by creating habitats for aquatic organisms and birds (Duarte & Cebrián, 1996; Levin et al., 2001; Vizzini & Mazzola, 2008) and by structuring the physical environments in coastal ecosystems (Christie et al., 2009; Thomaz & Cunha, 2010). Benthic macrophytes form highly productive (Agostini et al., 2003) and extensive meadows in many coastal lagoons. Hence, in coastal lagoons, macrophytes play an important role in benthic oxygen and nutrient fluxes (Viaroli et al., 1996), in biogeochemical cycles (Plus et al., 2003) but also in driving sediment microbial processes (Hansen et al., 2000).

Knowledge on the ecology of macrophytes is paramount both for the fundamental knowledge of the ecosystem functioning in coastal lagoons as well as for more applied aspects, including their use as ecological indicators of environmental health and ecological status (Sfriso et al., 2009; Sargian et al., 2013; Orfanidis et al., 2014). Accordingly, in the European Water Framework Directive (WFD) (European Commission (EC), 2000), macrophytes are recognized as important biological quality elements for determining the ecological status of transitional waters, including coastal lagoons.

Growth and distribution of macrophytes in coastal ecosystems are influenced by both biotic (e.g., grazing, competition) and abiotic factors such as nutrients and light availability (Dennison, 1987; Duarte, 1991, 1995), pattern of currents (Fonseca & Kenworthy, 1987), temperature (Larkum et al., 2006; Hurd et al., 2014), and salinity (Lirman et al., 2008; Steinhardt & Selig, 2011). In Mediterranean lagoons, many species start growing in spring and often form the densest biomass late spring or during the summer (Menéndez & Comín, 2000; Agostini et al., 2003; Sfriso & Facca, 2007; Obrador & Pretus, 2010). Angiosperms and macroalgae are sensitive to anthropogenic stress (Orth et al., 2006), particularly to excessive nutrient inputs (Cloern, 2001; Jonge et al., 2002; McGlathery et al., 2007). Both macroalgae and submerged aquatic angiosperms such as seagrasses and Potamogetonaceae take up nutrients directly from the water column whereas, in addition, aquatic angiosperms can also take up nutrients from the sediment through their roots. Submerged macrophytes have morphological, physiological and ecological adaptations to face environmental fluctuations (e.g., variations of salinity, water level, temperature, and light) (Littler & Littler, 1984; Brock, 1986). Under low nutrient and clear water conditions, seagrasses or other angiosperms are dominant on soft bottoms and perennial macroalgae on hard substrata. In contrast, under high nutrient and high turbidity conditions, macrophyte community compositions shift from aquatic angiosperms and perennial macroalgae to fast-growing opportunistic macroalgae and phytoplankton. Finally, under hypertrophic conditions, phytoplankton become the main primary producer (Schramm, 1999; Viaroli et al., 2008). This scheme, representing the changes of macrophyte communities along a eutrophication gradient, is known as the “Schramm schematic model” (Schramm, 1999). It has been used as a framework for the use of macrophytes as indicators of water quality in coastal ecosystems (Sfriso et al., 2009; Sargian et al., 2013; Orfanidis et al., 2014). Expert judgment has been used to create the French macrophyte index (EXamination tool for Coastal Lagoon Macrophyte Ecological status, EXCLAME) developed for the Water Framework Directive (WFD) (Ifremer et al.,

2011; Sargian et al., 2013) and a slightly different macrophytes index was used in the Lagoon Monitoring Network (RSL, Réseau de Suivi Lagunaire, Ifremer, 2007). After almost two decades of intensive monitoring of macrophyte communities and hydrological parameters in coastal lagoons, it is now possible to study, in a statistically rigorous way, the link between environmental conditions and the occurrence of macrophyte taxa in coastal lagoons and check the general validity of the Schramm scheme (Schramm, 1999).

In this paper we test the hypothesis that water chemistry and depth of the coastal lagoons determine the communities of aquatic macrophytes that dominate during late spring and early summer on the soft bottoms of the coastal lagoons. Particularly, we aim to disentangle the impacts of the eutrophication status, depth and the salinity on these communities. Therefore, we study 34 French Mediterranean coastal lagoons, comprising different salinities, depths and trophic status and use the data from different monitoring programs such as the RSL, the WFD and smaller lagoon monitoring projects pursued by lagoon managers. These were compiled in a coherent large and single database. Hence, the aims of this study were i) to determine and rank the main environmental factors driving the distribution of these macrophytes in Mediterranean coastal lagoons characterized by large trophic and salinity gradients, ranging from oligotrophic to hypertrophic status, and from nearly freshwater to slightly above Mediterranean sea water salinities, ii) to investigate the distribution patterns of macrophyte communities in these Mediterranean lagoons.

METHODS

Study sites

In the French Mediterranean area, most coastal lagoons are located in the Gulf of Lions (NW Mediterranean Sea), where these systems constitute more than 50 % of the coastline. In addition, coastal lagoons occur along the coasts of the Côte d'Azur and the Tyrrhenian Sea (E. Corsica). This study covered 34 lagoons from these different areas (Figure. 1-1) belonging to the administrative regions of Occitanie, Provence-Alpes-Côte d'Azur and Corse. Some lagoons were divided into sectors corresponding to hydrodynamic sub-basins empirically defined on the basis of their bathymetry in order to individualize sectors belonging to the same lagoon but displaying significant differences (Souchu et al., 2010). Hence, a total of 43 sectors were defined for 34 lagoons. General morphometric data

on the studied coastal lagoons are provided in Table 1-2, together with the identified sectors and occurrence of shellfish farming within the lagoons and additional information on freshwater tributaries from their watersheds. In general, the studied lagoons are shallow water bodies (mean depth smaller than 2 m); only six lagoons have a mean depth higher than 2 m: Berre (BER, VAI), Diana (DIA), Leucate (the south part LES), Thau (TW, TE) and Urbino (URB) (Table 1-2).

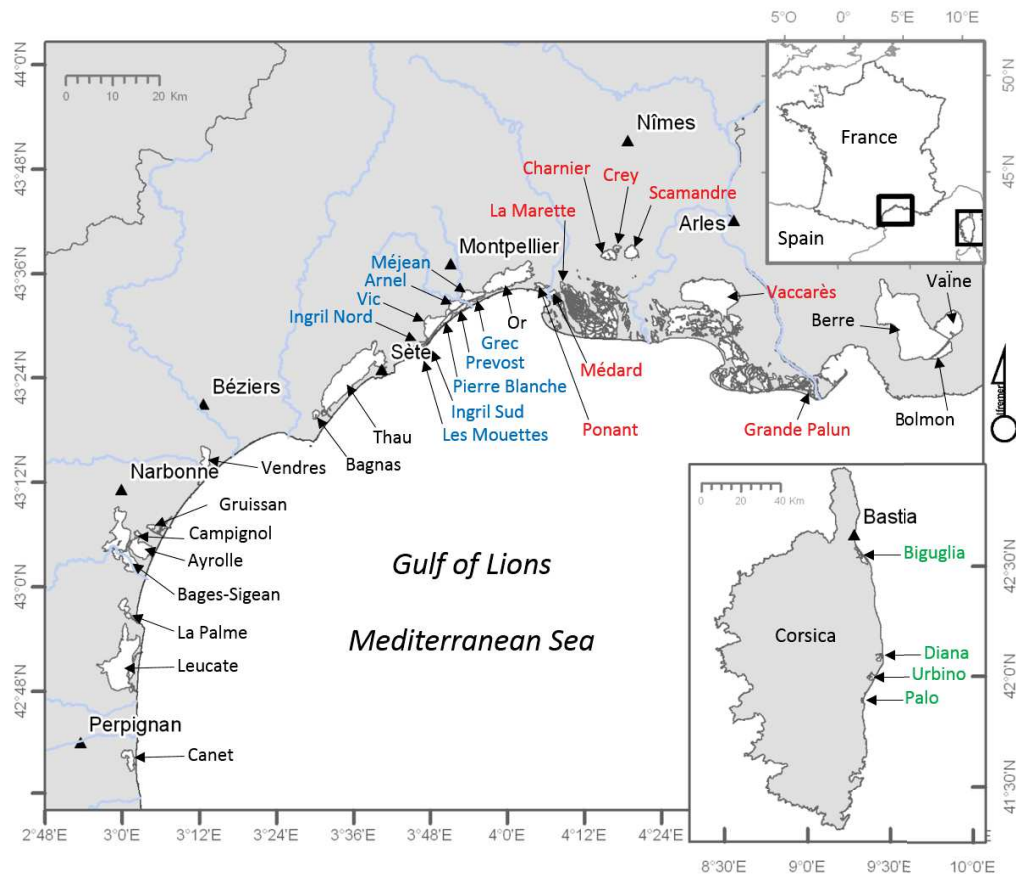


Figure 1-1 Overview of the study area showing the 34 lagoon studied. In blue: lagoons from the Palavasian complex, in red: Camargue lagoons, in green: Corsican lagoons. In this study, some lagoons were divided into sectors corresponding to hydrodynamic sub-basins. The number and the names of sectors corresponding to each lagoon are presented in Table 1-2.

Table 1-2 Characteristics of the 34 studied lagoons along the French Mediterranean coast. Legend (p) permanent connection to the sea through an inlet; (np) non-permanent connection to the sea, natural (1) or artificial (2); (-) lagoons without inlets, indirectly connected to the sea through an artificial canal or another lagoon. X indicates the presence of shellfish farming. RSC is the Rhône to Sète canal.

Lagoon	Label of the sector	Lagoon Area (Km ²)	Mean depth by sector (m)	Connexion to the sea through an inlet	Main freshwater tributary	Shellfish farming	
Canet Saint-Nazaire	CNN, CNS	6.5	0.6 - 0.6	np ²	River		
Leucate	LEN, LES	52.7	1.6 - 2.2	p	Karst	×	
La Palme	LAP	6.1	0.7	np ¹	Karst		
Bages-Sigean	BGN, BGM, BGS	37.7	1.5 - 1.5 - 1.2	p	River		
Ayrolle	AYR	13.4	0.7	p	Wetland		
Campagnol	CAM	1.0	0.7	-	Canal		
Gruissan	GRU	1.4	0.7	p	Canal		
Vendres	VDR	6.6	0.6	-	Indirectly to the river		
Bagnas	BAN	1.7	0.6	-	Canal		
Thau	TE, TW	68.0	5.2 - 3.3	p	River, Canal (RSC)	×	
Palavasian complex	Les Mouettes	MOU	0.4	0.8	-	Connected to Ingril Sud lagoon	
	Ingril Nord	INN	3.2	0.7	-	Canal (RSC)	
	Ingril Sud	INS	3.6	0.8	p	Canal (RSC)	
	Pierre Blanche	PBL	3.3	0.6	-	Canal (RSC)	
	Vic	VIC	12.0	1	-	Canal (RSC)	
	Prevost	PRE, PRW	2.4	0.9 - 0.7	p	Canal (RSC)	×
	Arnel	ARN	5.9	0.6	-	Canal (RSC)	
	Mejean	MEE, MEW	7.2	0.7 - 0.7	-	Canal (RSC)	
	Grec	GRC	1.2	0.5	-	Canal (RSC)	
Or	ORE, ORW	31.8	1.1 - 1.2	np ²	Canal (RSC)		
Camargue	Ponant	PON	1.9	2.6	p	River	
	Medard	MED	1.4	0.7	-	Canal (RSC)	
	La Marette	MARN, MARS	1.3	0.7 - 0.6	-	Canal	
	Vaccares	VAC	101.3	1.4	np ²	Canal	
	Grande Palun	GP	3.0	0.6	-	River	
	Scamandre	SC	5.5	1.2	-	Canal	
	Charnier	CH	5.2	0.9	-	Canal	
	Crey	CR	1.7	0.9	-	Canal	
Berre	BER, VAI	132.5	4.9	p	River, Canal		
Bolmon	BOL	6.0	1.3	-	River, Canal		
Corsica	Biguglia	BIG	13.8	1.5	np ¹	River, Canal	
	Diana	DIA	5.4	3.5	p	River	×
	Urbino	URB	7.6	4.2	np ¹	River	×
	Palo	PAL	1.1	0.8	np ¹	Wetland, Stream	

Many lagoons in the South of France still have the typical geomorphological features including narrow sandy barriers and one or several restricted inlets (Table 1-2), although many inlets have been highly modified by humans. In addition, a significant proportion of the coastal lagoons have been very strongly modified by humans and have either lost their inlets or lost a natural connection to their watersheds (e.g., freshwater inflows through channels). In addition, some of the lagoons in the deltaic settings nowadays occur inland, several km separated from the sea, because of accretion of the delta, while still communicating with the sea through an artificial canal (Table 1-2). Other lagoons have been compartmentalized by humans into a complex of several adjacent lagoons. This is the

case for the Palavasian lagoons (close to Montpellier city) where a navigation canal - the Rhône to Sète canal – was built through the former Melgueil lagoon running parallel to the coastline. Together with other types of human interventions and natural infilling, this has resulted in creating five “seafront” lagoons and four “inland” lagoons (Figure 1-1). The “seafront” lagoons have an inlet, but are separated from their watershed by the Rhône-to-Sète canal; the “inland” lagoons are separated from the sea by this canal from which they receive seawater indirectly (Leruste et al., 2016).

Data collection

Environmental variables

We used water column data collected through the Lagoon Monitoring Network (RSL) and the Water Framework Directive (WFD) (Ifremer, Quadrige data bank). We considered nine variables from these databases: depth, turbidity, salinity, concentrations of chlorophyll *a*, total nitrogen, total phosphorus and concentrations of ammonium, nitrate plus nitrite and phosphate. Samplings were carried out during late spring and summer periods between 1998 and 2015 (Table A1 in Annex 1). Water was sampled at a single station per lagoon sector three times per year, i.e., once a month from June to August. No water samplings were available for Les Mouettes (MOU). This lagoon communicated directly with the adjacent Ingril Sud (INS) lagoon; therefore, Ingril Sud (INS) water column data was taken as a proxy for Les Mouettes (MOU). Water samples were collected (1) through a Niskin bottle or (2) with 2 L polypropylene bottles according to the accessibility of lagoons. Samples for total nitrogen and phosphorus, as well as Chl *a* were transported at 4°C and filtered in the laboratory within three hours after sampling. Inorganic nutrients samples were pre-filtered (1) directly in the field or (2) in the laboratory through 20 µm nylon filters. Salinity was recorded with a WTW LF 197 field sensor. Turbidity was measured at the laboratory with an optic turbidimeter (2100N IS turbidimeter ISO 7027). Chlorophyll *a* concentration, used as a proxy for phytoplankton biomass, was measured by spectrofluorimetry (Neveux & Lantoiné, 1993). The analytical protocols of nutrients have been described in detail by Souchu et al. (2010) and details of filtration, conservation and analysis of phytoplankton have been described by (Bec et al., 2011).

Benthic sampling

The data were obtained from different monitoring networks: the RSL and WFD database (Ifremer/Quadrigé) and data collected by lagoon managers for the Berre (BER) and Vaccarès (VAC) lagoons. The monitoring surveys were conducted between 1998 and 2015. Macrophyte samplings were performed at benthic stations. To cope with the spatial heterogeneity of the benthos 1 to 54, benthic sampling stations were chosen in the studied lagoon sectors depending on the surface of the sector (see supplementary material). However, macrophyte samplings were only performed every two to four years. The number of benthic stations and the years of macrophyte sampling in the different lagoon sectors are shown in Table A1 (see the supplementary material, Annex 1). The macrophyte sampling campaigns were generally carried out in late spring or early summer, during the maximal growth and production rates. Unlike water column data, the protocol and the macrophyte sampling methods can be different according to the monitoring program and the sampling date. These methods are identified in Table A1 and described in the supplementary material. Only stations with soft bottoms were considered in this study.

In each lagoon, the depth was measured at each benthic station. In the deepest stations, the depth was measured with a depth gauge by SCUBA divers whereas in the shallowest lagoons the depth was measured with a graduated ruler. The mean depth was calculated for each lagoon sector.

Macrophyte taxonomy

The taxonomic resolution of macrophyte determinations was heterogeneous among and within the monitoring programs, ranging from the species to the genus level. To homogenize and standardize the data, all the statistical analyses were carried out at the genus level. Taxonomic nomenclature followed AlgaeBase (Guiry & Guiry, 2016) and World Register of Marine Species (WoRMS Editorial Board, 2016).

Data analyses

The water column data were not normally distributed; therefore median values and interquartile ranges (IQR) were calculated.

A canonical correspondence analysis (CCA) (Ter Braak, 1986, 1987) was used to explore the relationship among macrophyte genera and environmental variables in the lagoons. CCA aims to visualize a pattern of community variation and the main features of species distribution along environmental variables (Ter Braak, 1987), based on unimodal taxon-environment relationships. CCA can be considered as the constrained form of a correspondence analysis (CA) in which the axes are linear combinations of the environmental variables. CCA results are displayed by an ordination diagram in which the taxa scores (represented by points) and the environmental variables (represented by arrows), together reflect the taxa distributions along the different environmental variables (Ter Braak, 1986), with further details about its interpretation provided by Ter Braak (1987).

CCA produces two kind of site scores (Ter Braak, 1986; Palmer, 1993; McCune, 1997): LC or Linear Combination scores which are linear combinations of constraining variables and WA or Weighted Averages scores which are weighted averages of species scores. Some controversy exists regarding the choice of the site scores (Palmer, 1993; Ter Braak, 1994; McCune, 1997; Oksanen, 2016). According to Graffelman & Tuft (2004) WA and LC scores have different properties that are pertinent for the interpretation of results. We chose the LC scores because these have been reported to give better results in simulation (Palmer, 1993; Ter Braak, 1994) and they are interpretable with respect to both taxa and variable markers (Graffelman & Tuft, 2004).

The CCA involved 34 lagoons representing 43 different sectors, 50 genera (after removing rare genera, i.e., genera that have a frequency of occurrence < 1%) and 9 environmental variables: Chlorophyll a (CHLa), salinity (SALINITY), turbidity (TURB), depth (DEPTH), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), nitrate plus nitrite (NO₃_NO₂), ammonium (NH₄) and phosphate (PO₄). Genera not included in the analysis are identified in Table 1-3. Samplings with non-determined taxa or without macrophytes were removed before the analysis because CCA cannot cope with missing or zero values. Due to the heterogeneity of the macrophyte sampling methods, only presence-absence data were used. All 43 studied sectors comprised different numbers of benthic stations (see above and Table A1 in Annex 1). This allowed us to calculate at each sampling date the relative frequency of occurrence for each taxon in the different sectors by dividing the number of occurrences by the total number of benthic stations in the lagoon sector. This relative frequency of each taxon per sector was used in the CCA.

All abiotic variables were inspected for outliers and the asymmetry and the normality of their distributions were tested (Shapiro-Wilk normality test). All variables, except salinity, have a right skewed distribution. To improve the distribution of these abiotic variables (make them closer to the normal distribution), with the exception of salinity, all other environmental variables were transformed either as $\log(x)$ or as $\log(x+1)$ (i.e., TP, PO₄ and NO₃_NO₂, because of the presence of zero values). The water-column samples were usually collected during the late spring and mid-summer period whereas macrophyte samples were collected during late spring or early summer, generally in May-June. Thus, it would not be correct to directly associate the macrophyte data with the environmental variables. Moreover, we assumed that the presence-absence of macrophytes in a site is not exclusively explained by the environmental condition of the year of sampling “y”, but also by the conditions prevailing during the previous years (particularly for perennial species). Therefore, the macrophyte samplings of the year “y” were associated with the mean of each environmental variable integrated over a period of 3 years (y, y-1, and y-2). The statistical significance of the relationship between the species and the whole set of environmental variables was evaluated with a permutation test (Monte Carlo).

An Agglomerative Hierarchical Clustering (AHC) was done after the CCA analysis using the Ward’s aggregation method in order to identify groups of lagoons according to the environmental variables and macrophytes composition. The K-means method using the Calinski-Harabasz criterion (Caliński & Harabasz, 1974) was used to determine the number of clusters in the AHC.

The CCA analysis and all statistical tests were implemented using the R software version 3.1.1 (R development team, 2016), ade4 package (Dray & Dufour, 2007), and vegan package (Oksanen et al., 2016).

Table 1-3 List of macrophytes recorded in the 34 studied lagoons. Species with (1) are introduced species (Verlaque 2000, 2001). Genus codes marked with an asterisk (*) represent the rare genera with a frequency of occurrence < 1 %; these rare genera have been removed before the CCA analysis.

Phylum	Genus	Code used in CCA	Species	Author citation		
Charophyta	<i>Chara</i>	Cha	<i>Chara aspera</i>	C.L. Willdenow, 1809		
			<i>Chara galioides</i>	A.P. De Candolle, 1813		
			<i>Chara hispida</i>	Linnaeus, 1753		
			<i>Chara tomentosa</i>	Linnaeus, 1753		
	<i>Lamprothamnium</i>	Lam	<i>Lamprothamnium papulosum</i>	(K. Wallroth) J.Groves, 1916		
Chlorophyta	<i>Acetabularia</i>	Ace	<i>Acetabularia acetabulum</i>	(Linnaeus) P.C.Silva, 1952		
	<i>Bryopsis</i>	Bry	<i>Bryopsis hypnoides</i>	J.V. Lamouroux, 1809		
			<i>Bryopsis muscosa</i>	J.V. Lamouroux, 1809		
			<i>Bryopsis plumosa</i>	(Hudson) C. Agardh, 1823		
	<i>Chaetomorpha</i>	Che	<i>Chaetomorpha aerea</i>	(Dillwyn) Kützing, 1849		
			<i>Chaetomorpha linum</i>	(O.F.Müller) Kützing, 1845		
	<i>Cladophora</i>	Cla	<i>Cladophora albida</i>	(Nees) Kützing, 1843		
			<i>Cladophora battersii</i>	van den Hoek, 1963		
			<i>Cladophora coelothrix</i>	Kützing, 1844		
			<i>Cladophora glomerata</i>	(Linnaeus) Kützing, 1843		
			<i>Cladophora lehmanniana</i>	(Lindenberg) Kützing, 1843		
			<i>Cladophora liniformis</i>	Kützing, 1849		
			<i>Cladophora pellucida</i>	(Hudson) Kützing, 1843		
			<i>Cladophora socialis</i>	Kützing, 1849		
			<i>Cladophora vadorum</i>	(Areschoug) Kützing, 1849		
			<i>Cladophora vagabunda</i>	(Linnaeus) van den Hoek, 1963		
			<i>Codium</i>	Cod	<i>Codium fragile</i> ¹	(Suringar) Hariot, 1889
					<i>Codium tomentosum</i>	Stackhouse, 1797
			<i>Monostroma</i>	Mon	<i>Monostroma grevillei</i>	(Thuret) Wittrock, 1866
	<i>Spirogyra</i>	Spi *		Link, 1820		
	<i>Ulva</i>	Ulv	<i>Ulva clathrata</i>	(Roth) C. Agardh, 1811		
			<i>Ulva compressa</i>	Linnaeus, 1753		
			<i>Ulva intestinalis</i>	Linnaeus, 1753		
			<i>Ulva lactuca</i>	Linnaeus, 1753		
			<i>Ulva linza</i>	Linnaeus, 1753		
			<i>Ulva rigida</i>	C. Agardh, 1823		
			<i>Ulva rotundata</i>	Bliding, 1968		
<i>Ulvaria</i>	Ulr	<i>Ulvaria obscura</i> ¹	(Kützing) P. Gayral ex C. Bliding, 1969			
<i>Valonia</i>	Val	<i>Valonia aegagropila</i>	C. Agardh, 1823			
		<i>Valonia utricularis</i>	(Roth) C. Agardh, 1823			
Ochrophyta	<i>Aglaozonia</i>	Agl *	<i>Aglaozonia melanoidea</i>	Sauvageau, 1899		
			<i>Aglaozonia parvula</i>	(Greville) Zanardini, 1843		
	<i>Chorda</i>	Cho	<i>Chorda filum</i> ¹	(Linnaeus) Stackhouse, 1797		
	<i>Cladosiphon</i>	Cld *	<i>Cladosiphon mediterraneus</i>	Kützing, 1843		
	<i>Cladostephus</i>	Cls	<i>Cladostephus spongiosus</i>	(Hudson) C. Agardh, 1817		
	<i>Colpomenia</i>	Col	<i>Colpomenia peregrina</i> ¹	Sauvageau, 1927		
			<i>Colpomenia sinuosa</i>	(Mertens ex Roth) Derbès & Solier, 1851		
	<i>Cutleria</i>	Cut	<i>Cutleria adspersa</i>	(Mertens ex Roth) De Notaris, 1842		
			<i>Cutleria multifida</i>	(Turner) Greville, 1830		
	<i>Cystoseira</i>	Cys	<i>Cystoseira barbata</i>	(Stackhouse) C. Agardh, 1842		
			<i>Cystoseira compressa</i>	(Esper) Gerloff & Nizamuddin, 1975		
	<i>Desmarestia</i>	Des	<i>Desmarestia viridis</i> ¹	(O.F.Müller) J.V. Lamouroux, 1813		
	<i>Dictyota</i>	Dic	<i>Dictyota dichotoma</i>	(Hudson) J.V. Lamouroux, 1809		
			<i>Dictyota spiralis</i>	Montagne, 1846		
	<i>Feldmannia</i>	Fel *	<i>Feldmannia irregularis</i>	(Kützing) G.Hamel, 1939		
	<i>Halopteris</i>	Hao *	<i>Halopteris filicina</i>	(Grateloup) Kützing, 1843		
	<i>Padina</i>	Pad *	<i>Padina pavonica</i>	(Linnaeus) Thivy, 1960		
	<i>Sargassum</i>	Sar	<i>Sargassum muticum</i> ¹	(Yendo) Fensholt, 1955		
	<i>Scytosiphon</i>	Scy *	<i>Scytosiphon lomentaria</i>	(Lyngbye) Link, 1833		
	<i>Sphacelaria</i>	Sph		Lyngbye, 1818		
	<i>Sphaerotrichia</i>	Spe *	<i>Sphaerotrichia divaricata</i> ¹	(C. Agardh) Kylin, 1940		
	<i>Stictyosiphon</i>	Sti	<i>Stictyosiphon adriaticus</i>	Kützing, 1843		
	<i>Taonia</i>	Tao *	<i>Taonia atomaria</i>	(Woodward) J. Agardh, 1848		
<i>Vaucheria</i>	Vau		A.P. de Candolle, 1801			
Rhodophyta	<i>Acrochaetium</i>	Acc *		Nägeli, 1858		
	<i>Agardhiella</i>	Aga	<i>Agardhiella subulata</i> ¹	(C. Agardh) Kraft & M.J. Wynne, 1979		
	<i>Aglaothamnion</i>	Ago *	<i>Aglaothamnion pseudobyssoides</i>	(P.L. Crouan & H.M. Crouan) Halos, 1965		
	<i>Ahnfeltiopsis</i>	Ahn	<i>Ahnfeltiopsis flabelliformis</i> ¹	(Harvey) Masuda, 1993		
	<i>Alsidium</i>	Als	<i>Alsidium corallinum</i>	C. Agardh, 1827		
	<i>Antithamnion</i>	Ant *	<i>Antithamnion cruciatum</i>	(C. Agardh) Nägeli, 1847		

Phylum	Genus	Code used in CCA	Species	Author citation
	<i>Callithamnion</i>	Cal	<i>Callithamnion corymbosum</i> <i>Callithamnion tetragonum</i>	(J.E. Smith) Lyngbye, 1819 (Withering) S.F.Gray, 1821
	<i>Centroceras</i>	Cen	<i>Centroceras clavulatum</i>	(C. Agardh) Montagne, 1846
	<i>Ceramium</i>	Cer	<i>Ceramium codii</i> <i>Ceramium comptum</i> <i>Ceramium diaphanum</i> <i>Ceramium strictum</i> <i>Ceramium tenerrimum</i> <i>Ceramium tenuissimum</i> <i>Ceramium virgatum</i>	(H. Richards) Feldmann-Mazoyer, 1938 Børgesen, 1924 (Lightfoot) Roth, 1806 (Kützing) Rabenhorst, 1847 (G. Martens) Okamura, 1921 (Roth) J. Agardh, 1851 Roth, 1797
	<i>Chondracanthus</i>	Chc	<i>Chondracanthus acicularis</i>	(Roth) Fredericq, 1993
	<i>Chondria</i>	Chn	<i>Chondria capillaris</i> <i>Chondria simplisiuscula</i>	(Hudson) M.J. Wynne, 1991 Weber-van Bosse, 1913
	<i>Chondrus</i>	Chd	<i>Chondrus giganteus</i> ¹	Yendo, 1920
	<i>Chrysiomenia</i>	Chr	<i>Chrysiomenia wrightii</i> ¹	(Harvey) Yamada, 1932
	<i>Chylocladia</i>	Chy	<i>Chylocladia verticillata</i>	(Lightfoot) Bliding, 1928
	<i>Corallina</i>	Cor *	<i>Corallina elongata</i>	J.Ellis & Solander, 1786
	<i>Dasya</i>	Das	<i>Dasya hutchinsiae</i> <i>Dasya pedicellata</i> <i>Dasya sessilis</i> ¹	Harvey, 1833 (C. Agardh) C. Agardh, 1824 Yamada, 1928
	<i>Falkenbergia</i>	Fal	<i>Falkenbergia rufolanosa</i>	(Harvey) F. Schmitz, 1897
	<i>Gelidium</i>	Gel *	<i>Gelidium crinale</i>	(Hare ex Turner) Gaillon, 1828
	<i>Gracilaria</i>	Gra	<i>Gracilaria bursa-pastoris</i> <i>Gracilaria dura</i> <i>Gracilaria gracilis</i>	(S.G. Gmelin) P.C. Silva, 1952 (C. Agardh) J. Agardh, 1842 (Stackhouse) M. Steentoft, L.M. Irvine & F. Farnham, 1995
	<i>Gracilariopsis</i>	Grc	<i>Gracilariopsis longissima</i>	(S.G.Gmelin) M. Steentoft, L.M. Irvine & F. Farnham, 1995
	<i>Grateloupia</i>	Grt	<i>Grateloupia doryphora</i> <i>Grateloupia filicina</i> ¹	(Montagne) M. Howe, 1914 (J.V. Lamouroux) C. Agardh, 1822
	<i>Griffithsia</i>	Gri	<i>Griffithsia corallinoides</i> ¹	(Linnaeus) Trevisan, 1845
	<i>Gymnogongrus</i>	Gym	<i>Gymnogongrus griffithsiae</i>	(Turner) Martius, 1833
	<i>Halopithys</i>	Hal	<i>Halopithys incurva</i>	(Hudson) Batters, 1902
	<i>Halymenia</i>	Hay	<i>Halymenia floresii</i>	(Clemente) C. Agardh, 1817
	<i>Hypnea</i>	Hyp *	<i>Hypnea valentiae</i> ¹	(Turner) Montagne, 1841
	<i>Laurencia</i>	Lau	<i>Laurencia coronopus</i> <i>Laurencia microcladia</i> <i>Laurencia obtusa</i>	J. Agardh, 1852 Kützing, 1865 (Hudson) J.V. Lamouroux, 1813
	<i>Lomentaria</i>	Lom	<i>Lomentaria clavellosa</i>	(Lightfoot ex Turner) Gaillon, 1828
	<i>Lophosiphonia</i>	Lop	<i>Lophosiphonia obscura</i> <i>Lophosiphonia subadunca</i>	(C. Agardh) Falkenberg, 1897 (Kützing) Falkenberg, 1901
	<i>Nitophyllum</i>	Nit *	<i>Nitophyllum punctatum</i>	(Stackhouse) Greville, 1830
	<i>Osmundea</i>	Osm	<i>Osmundea hybrida</i> <i>Osmundea pinnatifida</i>	(A.P. de Candolle) K.W. Nam, 1994 (Hudson) Stackhouse, 1809
	<i>Polysiphonia</i>	Pol	<i>Polysiphonia denudata</i> <i>Polysiphonia elongata</i> <i>Polysiphonia mottei</i> <i>Polysiphonia opaca</i> <i>Polysiphonia scopulorum</i> <i>Polysiphonia sertularioides</i> <i>Polysiphonia setigera</i>	(Dillwyn) Greville ex Harvey, 1833 (Hudson) Sprengel, 1827 Lauret, 1967 (C. Agardh) Moris & De Notaris, 1839 Harvey, 1855 (Grateloup) J. Agardh, 1863 Kützing, 1849
	<i>Pterosiphonia</i>	Pte	<i>Pterosiphonia parasitica</i> <i>Pterosiphonia pennata</i>	(Hudson) Falkenberg, 1901 (C. Agardh) Sauvageau, 1897
	<i>Radicilingua</i>	Rad	<i>Radicilingua thysanorhizans</i>	(Holmes) Papenfuss, 1956
	<i>Rytidhlaea</i>	Ryt	<i>Rytidhlaea tinctoria</i>	(Clemente) C. Agardh, 1824
	<i>Solieria</i>	Sol	<i>Solieria chordalis</i> <i>Solieria filiformis</i> ¹	(C. Agardh) J. Agardh, 1842 (Kützing) P.W. Gabrielson, 1985
	<i>Sphaerococcus</i>	Sph	<i>Sphaerococcus coronopifolius</i>	Stackhouse, 1797
	<i>Spyridia</i>	Spy	<i>Spyridia filamentosa</i>	(Wulfen) Harvey, 1833
Tracheophyta	<i>Ceratophyllum</i>	Cea *	<i>Ceratophyllum demersum</i>	Linnaeus, 1753
	<i>Cymodocea</i>	Cym	<i>Cymodocea nodosa</i>	(Ucria) Ascherson, 1870
	<i>Myriophyllum</i>	Myr	<i>Myriophyllum spicatum</i>	Linnaeus, 1753
	<i>Potamogeton</i>	Pot*	<i>Potamogeton crispus</i>	Linnaeus, 1753
	<i>Stuckenia</i>	Stu	<i>Stuckenia pectinata</i>	(Linnaeus) Börner, 1912
	<i>Ruppia</i>	Rup	<i>Ruppia cirrhosa</i> <i>Ruppia maritima</i>	(Petagna) Grande, 1918 Linnaeus, 1753
	<i>Zostera</i>	Zos	<i>Zostera marina</i> <i>Zostera noltei</i>	Linnaeus, 1753 Horneman, 1832

RESULTS

Environments

Salinity

The salinity in the different sectors of the coastal lagoons shown in Figure 1-2 ranged from oligohaline (salinity between 0.5-5) to hyperhaline (salinity > 40). The majority (65 %) of the lagoon sectors had a median in the polyhaline and euhaline ranges, 33 % in oligohaline to mesohaline range and 2 % in the hyperhaline range. Only five lagoons had oligohaline waters, i.e., Campagnol (CAM) and the Camargue lagoons Grande Palun (GP), Scamandre (SC), Charnier (CH), and Crey (CR). The Lowest and highest median salinities (0.9 and 41.6) were recorded in the Grande Palun lagoon (GP) and in the western sector of the Pierre-Blanche lagoon (PBW), respectively (Figure 1-2).

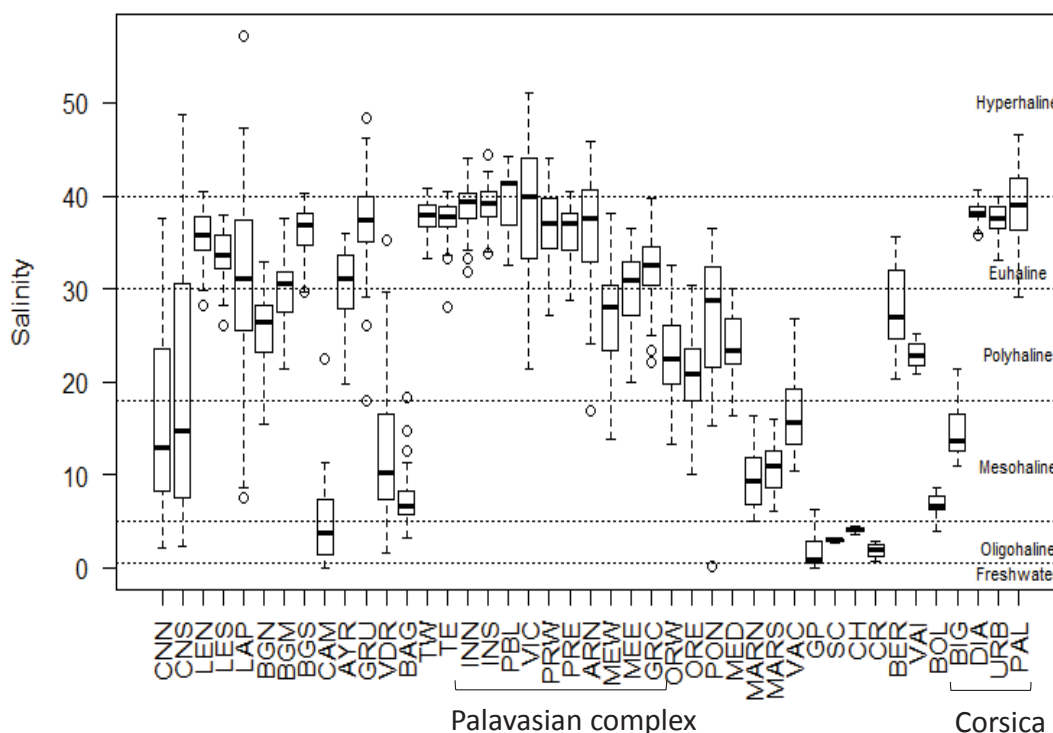


Figure 1-2 Distribution of the salinity in the 43 Mediterranean lagoon sectors ordered geographically from west to east along the French Mediterranean coast. Box and whiskers plots from data (June, July, and August) between years: the whiskers represent the 5th and the 95th percentiles, the outer edges of the boxes represent the 25th and 75th percentiles, and the horizontal line within the boxes represent the median. Salinity range from oligohaline and hyperhaline was defined according to the Venice System (1958).

Salinity showed important between-years fluctuations in the Canet lagoon sectors (CNN, CNS) whereas deeper lagoon sectors with a greater marine influence such as Thau (TW, TE), Diana (DIA) and Urbino (URB) showed minor salinity fluctuations. For Scamandre (SC), Charnier (CH) and Crey (CR), the salinity was only recorded in 2013. A north-south salinity gradient was observed in Bages lagoon with a lowest median salinity recorded in the north part of the lagoon (BGN, 15.5) whereas the highest median salinity was recorded in the south part (BGS, 29.6), which is connected to sea by an inlet. In the Palavasian lagoons, higher salinities were recorded in the west part (INN, INS, VIC, and PBL) than in the east part (PRW, PRE, MEW, MEE and GRC). Among the Corsican lagoons studied, only Biguglia (BIG) had mesohaline water, the other Corsican lagoons (DIA, URB, PAL) had euhaline waters.

Nutrient, Chlorophyll a and turbidity

Table 1-4 shows the overall median, minimum and maximum values recorded for the nutrients, the turbidity and the Chl *a* concentrations in the lagoon sectors. The mesohaline Canet lagoon (CNN), close to the Pyrenees (Figure 1-1) showed the highest concentrations in PO₄ (16.4 µM, IQR= 11.3 µM) and TP (30.5 µM, IQR=14.0 µM), combined with high median values for Chl *a* concentrations and turbidity. PO₄ and TP concentrations were 91 and 23 fold higher, respectively, than their corresponding grand median values for all lagoons together (cf., 0.18 µM for PO₄ and 1.33 µM for the TP see Table 1-4). High concentrations of TP (> 5 µM) were also recorded in Vendres (VDR), Bolmon (BOL), Or (ORW, ORE) and in the east part of the Palavasian complex (MEW, MEE, and GRC). The Camargue lagoons (SC, CH, CR), Vendres (VDR) and Or (OR, ORE) lagoons had the highest concentrations in TN, Chl *a* and turbidity with median values higher than 130 µM for TN, 50 µg.l⁻¹ for the Chl *a* and 20 NTU for the turbidity. The turbidity was also high (29.9 NTU, IQR=22.4 NTU) in the Grande Palun lagoon(GP) whereas the TN concentration (37.2 µM, IQR=14.8 µM) and Chl *a* (14.5 µg.l⁻¹, IQR=6.55 µg.l⁻¹) were lower than those observed in other oligohaline lagoons from the Camargue area. An east-west gradient was observed along the Palavasian complex with higher turbidity, Chl *a* and TN concentrations recorded in the east part (PRW, PRE, ARN, MEW, MEE, and GRC) than

the west part (INN, INS, VIC, PBL). Furthermore, all the values recorded for these three parameters were higher in the Palavasian complex than the grand median values calculated for all lagoons studied (Table 1-4). The lowest median values for all the parameters were recorded in lagoons such as Ayrolle (AYR, i.e., PO4 < 0.07 µM, NO3_NO2 = 0.10 µM, TURB < 1.5 NTU), Leucate (LEN, LES) and the Corsican lagoons Urbino (URB) and Diana (DIA). The latter showed the lowest median values for TP (TP < 0.5 µM), while the lowest TN was observed in Diana (12.7 µM).

Table 1-4 Overall median values and ranges (minimum, maximum) of the environmental variables. The codes and transformations used in the CCA are also indicated

Quantitative variables	Median	Min	Max	Code used in CCA	Transformation used in CCA
Salinity	33.9	0.1	47.8	Salinity	
Turbidity (NTU)	3.4	0.5	211	Turb	Log
Depth (m)	1.5	0.5	5.2	Depth	Log
Chlorophylle a (µg.l ⁻¹)	3.9	0.2	397	Chl a	Log
Total nitrogen (µM)	39.4	6.03	463	TN	Log
Total phosphorus (µM)	1.33	0.13	57.3	TP	Log (x+1)
Nitrate + nitrite (µM)	0.23	0.00	71.9	NO3_NO2	Log (x+1)
Ammonium (µM)	0.58	0.00	107	NH4	Log
Phosphate (µM)	0.18	0.00	27.3	PO4	Log (x+1)

Macrophytes

A total of 127 species belonging to 76 genera were observed in the 43 lagoon sectors during the study period (Table 1-3). Fifty one percent of the genera belonged to the phylum Rhodophyta, 25 % to Ocrophyta, 13 % to Chlorophyta, 8 % to Tracheophyta (vascular plants), and 3 % to the phylum Charophyta (*Chara* and *Lamprothamnium* genera). The six Tracheophyta belonged to the genera *Ceratophyllum*, *Myriophyllum*, *Cymodocea*, *Stuckenia*, *Zostera*, and *Ruppia*. Three different species of seagrasses “*sensu stricto*” according to Larkum et al. (2006), were found, i.e., *Zostera marina* Linnaeus, *Zostera noltei* Horneman, and *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson, and two species belonging to the Potamogetonaceae, i.e., *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande, and *Stuckenia pectinata* (Linnaeus) Börner. Figure 1-3 shows the frequency of occurrence of the different macroalgal genera in the 43 Mediterranean lagoon sectors studied. The three most commonly occurring genera were the green algae *Ulva*, *Chaetomorpha* and *Cladophora*. These taxa were found in more than 70 % of the lagoon sectors. The Tracheophyta *Ruppia*

and *Zostera*, as well as the red algae *Gracilaria*, *Chondria* and *Polysiphonia* were present in more than 50 % of the sectors (Figure 1-3).

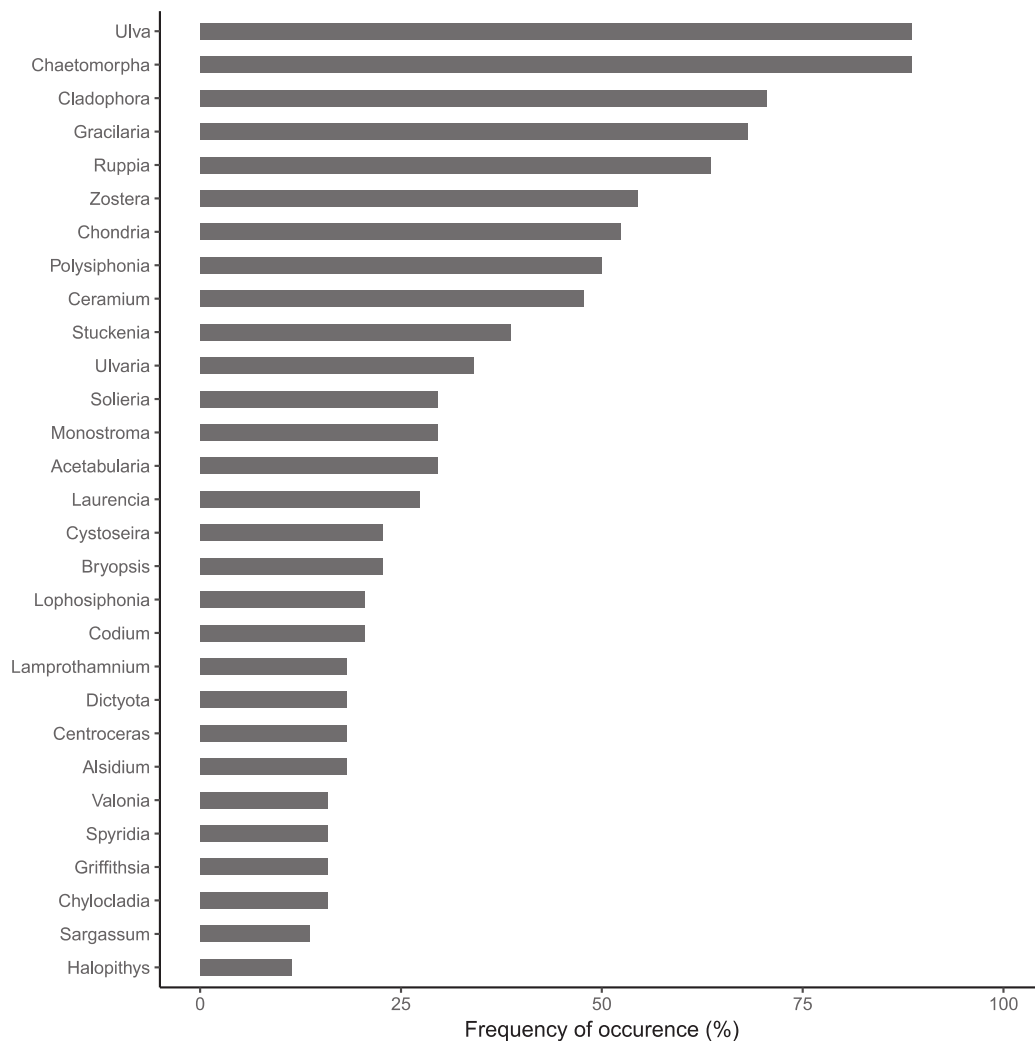


Figure 1-3 Frequency of occurrence of the genera in the 43 lagoon sectors. Only genera with a frequency of occurrence > 10 % are presented

The cumulative numbers of taxa (at the genus level) observed throughout the study period in the different sectors are shown in Figure 1-4. This maximum varied between 2, both in Bolmon (BOL) and in the North part of Canet (CNN), and 49 in the east part of the Thau lagoon (TE, Figure 1-4). Lagoons with less than 5 genera observed were Bagnas (BAG), Arnel (ARN), Canet (CNN, CNS), Grec (GRC), Scamandre (SC), Charnier (CH) and Crey (CR). In contrast, Thau (TW, TE), Leucate (LEN, LES), Bages sud (BGS), Ayrolle (AYR) and Ingril sud (INS) had more than 20 genera observed. On average, oligohaline and mesohaline sectors had lower maximum genera numbers than polyhaline and euhaline sectors. However, large variation was observed in the euhaline group, where the maximum number of genera ranged from 3 in Grec (GRC) to 49 in the east part of the Thau lagoon (TE).

Only nine lagoons presented genera belonging to the phylum Charophyta: the species *Lamprothamnium papulosum* (K. Wallroth) J. Groves was present in Leucate (LES, LEN), Bages sud (BGS), Ayrolle (AYR), La Palme (LAP), Biguglia (BIG), Vaccarès (VAC); different species from the genus *Chara* were present in the Camargue lagoons Scamandre (SC), Charnier (CH), Crey (CR) and Vaccarès (VAC). The brown algae were present in 9 lagoons: Thau (TW, TE), Leucate (LEN, LES), Bages (BGS, BGM), Ayrolle (AYR), Gruissan (GRU), Ingril nord (INN), Ingril sud (INS), Ponant (PON), Urbino (URB) and Diana (DIA). Genera from the phylum Tracheophyta were present in all the lagoons except in the eastern part of the Palavasian complex in Arnel (ARN), Prevost (PRE), Pierre Blanche (PBL), Méjean (MEW, MEE) and Grec (GRC). The seagrass *C. nodosa* was only observed in the Corsican lagoons Urbino (URB) and Diana (DIA). In the oligohaline Camargue lagoons Scamandre (SC), Charnier (CH) and Crey (CR) no genera belonging to the Chlorophyta nor to the Rhodophyta phylum were observed (Figure 1-4).

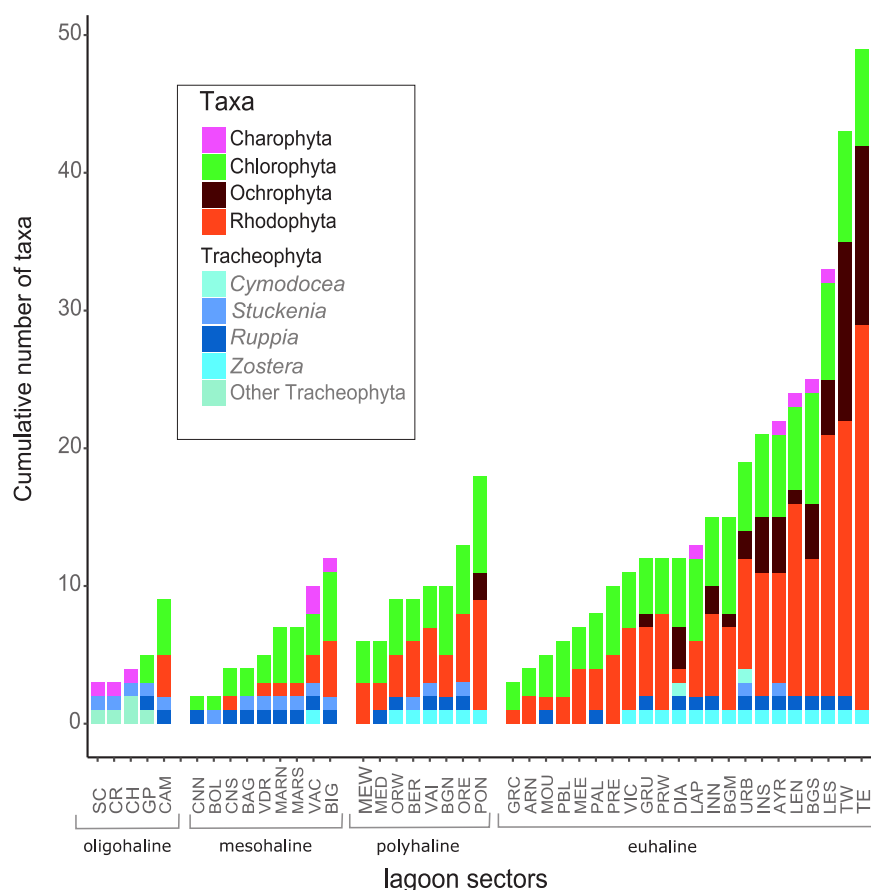


Figure 1-4 Cumulative number of genera over the study periods in lagoon sectors. Sectors are grouped according to the salinity classification (see Figure 1-2). The number of genera per phylum is represented as well as the main angiosperms (*Cymodocea*, *Stuckenia*, *Ruppia*, *Zostera*) belonging to the phylum Tracheophyta.

Relationship between macrophytes and environment

The CCA included the 43 lagoons sectors, the 50 genera, and the 9 environmental variables listed above. The first three axes were highly significant ($p < 0.001$, 999 permutation) and accounted for 43.9, 17.7 and 14.7 % of the total inertia, respectively (Table 1-5).

Table 1-5 Percentage of variation, relative eigenvalues and correlation coefficients between environmental variables and the first three CCA axes

	Axis 1	Axis 2	Axis 3
Variation (%)	43.90	17.73	14.69
Eigenvalues	0.43	0.17	0.14
Salinity	0.84	0.24	-0.08
Turb	-0.73	-0.02	-0.54
Depth	0.55	-0.78	0.12
Chl <i>a</i>	-0.58	-0.33	-0.70
TN	-0.72	0.09	-0.51
TP	-0.54	-0.02	-0.77
NO3_NO2	-0.31	0.02	-0.28
NH4	-0.34	0.07	-0.39
PO4	-0.24	0.05	-0.70

The ordination diagram of CCA shows, in an approximate way, the centers of the genera distributions along each environmental variable (Figure 1-5) and the position of the sites (Figure 1-6). The first axis was highly positively correlated with salinity and negatively with turbidity and TN (Table 1-5). Genera on the left side of axis 1 were found at lower salinities, higher turbidities and higher TN concentrations (Figure 1-5a). The genera *Chara* and *Myriophyllum* were mainly found in oligohaline lagoons such as Scamandre (SC), Charnier (CH) and Crey (CR) (Figure 1-5a; Figure 1-6a). *Stuckenia* was mainly found in oligohaline and mesohaline lagoons such as Grande Palun (GP), Bagnas (BAG), Bolmon (BOL), or Biguglia (BIG). Genera on the right side of axis 1 were mainly found in polyhaline and euhaline lagoon sectors. The second axis reflected a depth gradient (Figure 1-5b), with taxa located on the lower side such as *Halopithys*, *Griffithsia* or *Rytiphlaea* related to deeper euhaline lagoons sectors such as Thau (TW, TE), Leucate (LES), Urbino (URB) and, Diana (DIA). Some taxa were only present in one single lagoon: *Grateloupia*, *Colpomenia*, *Cutleria* and *Chorda* were only found in the Thau lagoon (TW, TE), whereas the seagrass *Cymodocea nodosa* was only found in the Corsican lagoons Urbino (URB) and Diana (DIA) (Figure 1-5b; Figure 1-6). Genera located in the upper part of the second axis, such as *Lamprothamnium* and *Acetabularia* were found mainly in

shallow lagoons such as Ayrolle (AYR) and La Palme (LAP). Finally, the third axis reflects TP, Chl *a* and PO₄ gradients (Table 1-5; Figure 1-5c). This axis can be defined as a gradient of trophic status. According to the level of eutrophication, two groups of lagoon sectors can be distinguished on this third axis (Figure 1-6b). Lagoon sectors with lower Chl *a*, TP and PO₄ concentrations as in Ayrolle (AYR), La Palme (LAP) or Bages (BGN, BGM, and BGS) were projected on the positive part of the third axis (Figure 1-6b). In these lagoons, taxa such as *Acetabularia*, *Zostera*, *Valonia*, *Centroceras*, *Lamprothamium* or *Spyridia* were observed (Figure 1-5d). On the negative part of axis 3, lagoon sectors from the Palavasian complex (e.g., GRC, MEW, MEE, PBL, ARN) were characterized by higher Chl *a*, TP and PO₄ concentrations and by the genera *Ulva*, *Gracilaria* or *Solieria* (Figure 1-5d; Figure 1-6b). *Ulva*, *Gracilaria* and *Solieria*, located on the lower central part of the diagram are ubiquitous genera present in many lagoons. However, they were mainly present in the most eutrophicated sectors with high concentrations of Chl *a* and TP and PO₄.

Following the CCA analysis, the clustering allowed to classify the lagoon sectors according to the presence of genera and environmental parameters (Figure 1-6a; Figure 1-6b). Thus, five groups were identified according to the Calinski-Harabasz criterion: one group comprising oligohaline and mesohaline sectors, one intermediate group mainly comprising mesohaline sectors but also some oligohaline and polyhaline sectors during certain periods, and three groups among the polyhaline and euhaline sectors i.e., i) deep lagoon sectors, ii) oligotrophic and mesotrophic sectors, and iii) eutrophic to hypertrophic lagoon sectors (Figure 1-6a; Figure 1-6b). Hence, water column depth and trophic status clearly impact the macrophyte community composition in the polyhaline and euhaline lagoons. Large variations of nutrient concentrations occurred both among oligohaline and mesohaline lagoons. Nevertheless for the oligohaline and mesohaline sectors, the CCA did not show the very strong differences in macrophyte genera in relation to the variable nutrient concentrations, as observed in polyhaline and euhaline sectors. In addition, the oligohaline and mesohaline lagoons studied were all shallow (< 1.5 m), which did not allow us to study depth as a structuring factor for these lagoons. Hence, in our analysis, neither depth, nor nutrient concentrations were clearly discernable as structuring factors for the macrophyte communities in oligohaline and mesohaline lagoons.

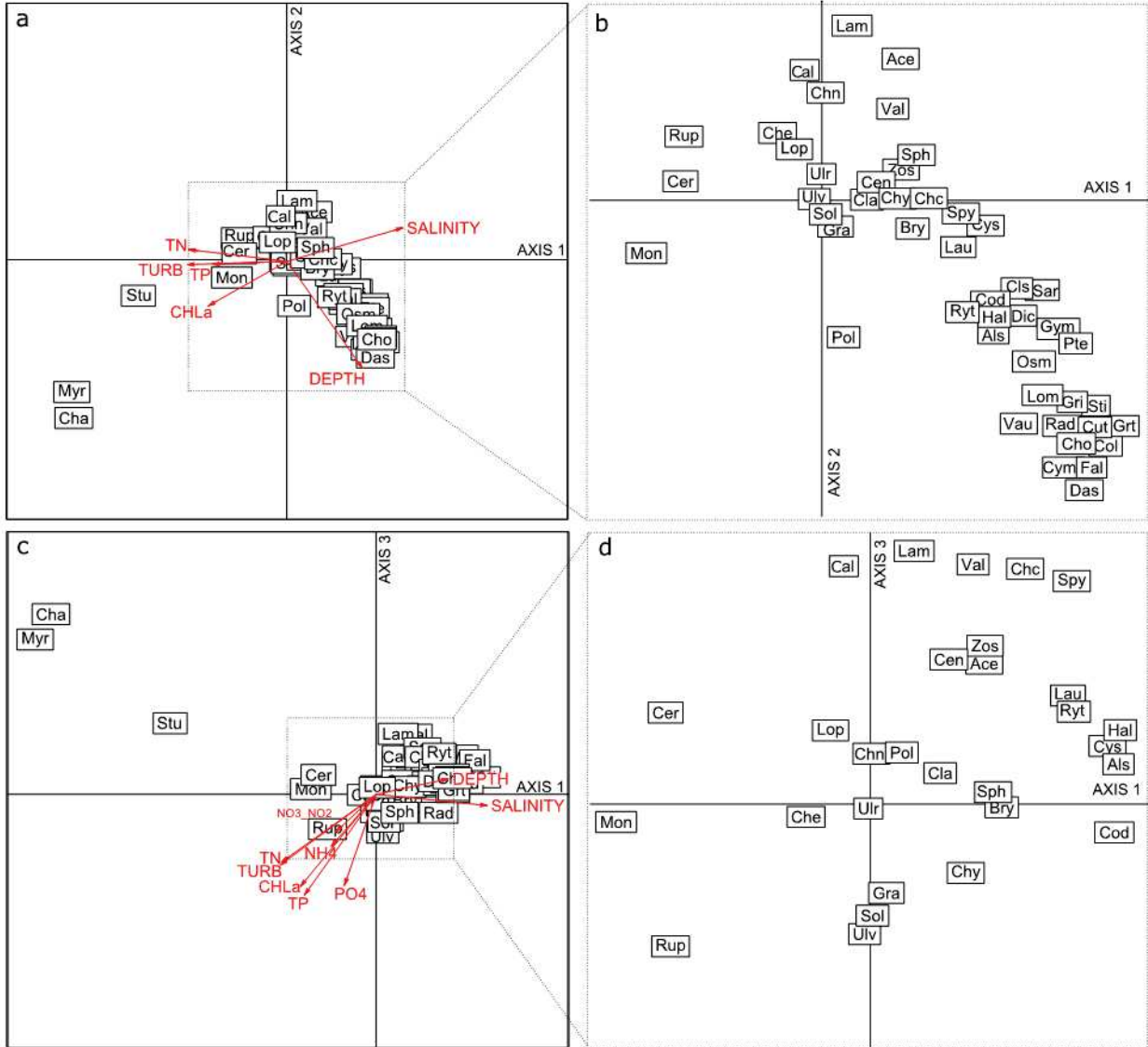


Figure 1-5 CCA biplots with the genera (in boxes) and environmental variables (red arrows) in the factorial planes 1-2 (a, b) and 1-3 (c, d). Arrows are drawn for the most important variables only. See Table 1-4 for the environmental variable abbreviations. The dotted line squares (b, d) represent a zoom of the biplots offering a more detailed view of the genera. The names of the genus codes are defined in Table 1-3. Rare genera (< 1 %) were not included in the analysis.

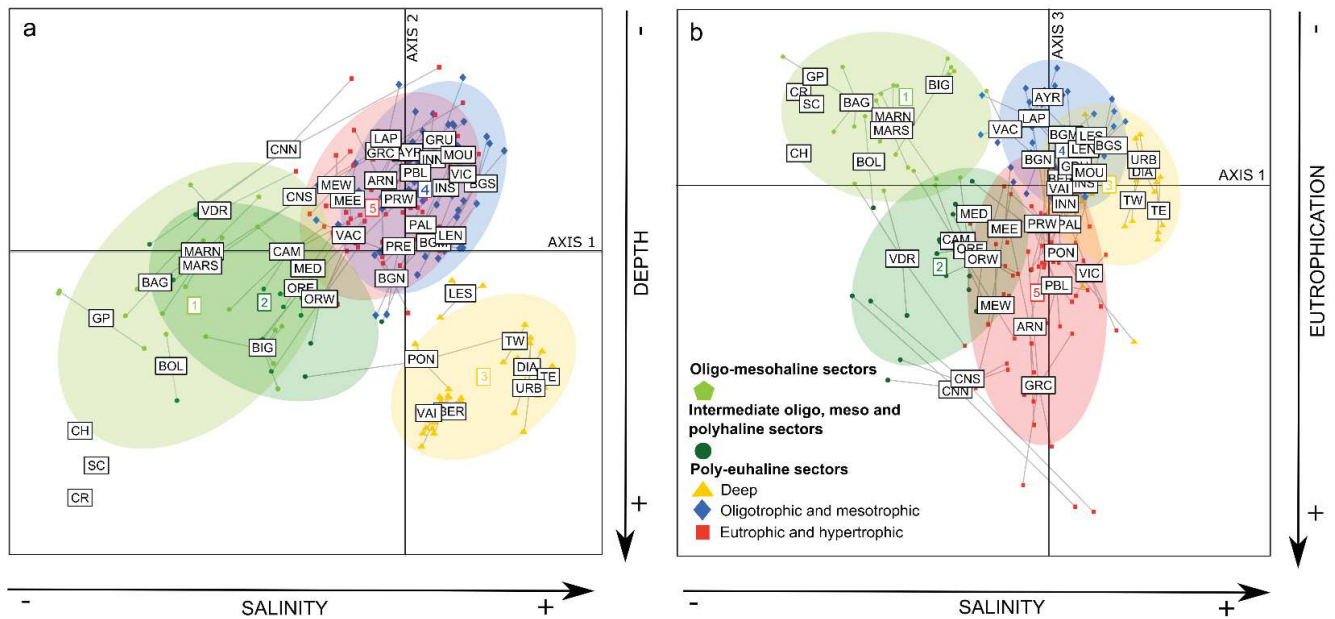


Figure 1-6 Visualization of the CCA diagram showing the spatial ordination of lagoon sectors in the factorial planes 1-2 (a) and 1-3 (b). Points associated to each sector by a line represent a sampling date. In the factorial plane 1-2 (a), the hierarchical clustering reveals 2 main groups according to the salinity along the first axis: oligohaline and mesohaline groups (in light green polygons and dark green circles), polyhaline and euhaline groups (blue diamonds, red squares and yellow triangles). The second axis is related to depth and deeper sectors are represented by yellow squares. On the third axis (b), lagoon sectors are distributed along an eutrophication gradient, separating oligotrophic and mesotrophic sectors (blue diamonds) from eutrophic and hypertrophic sectors (red squares). Ellipse contain 95 % of points.

DISCUSSION

The French Mediterranean lagoons located in the adjacent Gulf of Lion, Côte d’Azur and Tyrrhenian Sea (E. Corsica), for which we studied 43 lagoon sectors in 34 lagoons, represent a large spectrum of lagoon types and a wide range of environmental conditions. Our hypothesis that water chemistry and depth determine the communities of aquatic macrophytes in these coastal lagoon is clearly supported by our analysis of the long-term data set, as we were able to explain 76.3 % of the variability of aquatic macrophyte communities in the CCA by the selected factors. Our study, however, focused on the macrophyte communities during late spring or early summer, and, therefore we have overlooked some cold-loving species that may develop in autumn or winter as *e.g.*, Ochrophyta. Another drawback in our study is that the water chemistry was only sampled from June to August, which does not give a full description of the annual fluctuations of nutrient concentrations and salinities, although this period of sampling provides a very good

indicator for the eutrophication status (Souchu et al., 2010). Salinities are maximal during summer although we checked our classification of salinity classes with the classification based on annual salinity measurements (Bec et al., 2011; Sanchez & Grillas, 2012) and generally found good agreement. Thus, we found that the observed salinity was the main variable driving the distribution of submerged macrophytes in late spring and summer, explaining more than forty percent of the variance. Collectively the environmental and macrophyte data allowed to identify four different groups of lagoon sectors. Two major groups of lagoon sectors were separated according to the salinity gradient. Nested within the group of euhaline and polyhaline sectors we identified a group of deep lagoon sectors and two groups of shallow lagoon sectors distributed along a eutrophication gradient. In the following discussion we aim to disentangle the impacts of salinities and the eutrophication status on these communities.

Salinity

CCA analysis showed that salinity was the main variable explaining the distribution of submerged macrophytes (43.9 % of the variance). This is in agreement with many studies that have shown that the distribution and abundances of macrophytes are related to the tolerated salinity range (Vaquer & Heurteaux, 1989; Adams et al., 1992; Menéndez et al., 2002; Greve & Binzer, 2004; Vincent et al., 2006; Casagrande & Boudouresque, 2007; Christia & Papastergiadou, 2007; Lirman et al., 2008; Obrador & Pretus, 2008; Schubert et al., 2011; Antunes et al., 2012). Along this gradient two main groups emerged from the CCA, i.e., a group comprising oligohaline and mesohaline sectors and another group comprising polyhaline and euhaline sectors. In addition, an intermediate group emerged, mainly comprising mesohaline sectors with high salinity variability. Oligohaline and mesohaline sectors harbor freshwater macrophytes tolerant to brackish conditions. One characteristic example is *Stuckenia pectinata*, which tolerates brackish waters with salinity up to 10 (Van Wijk, 1988). This species is highly productive at salinities of 0 and 5 (Teeter, 1965; Borgnis & Boyer, 2016) Although it is less productive at a salinity of 10, it is able to double in biomass and increase the shoot number. A previous study found that a salinity of 15 reduced production or proved fatal for many plants (Teeter, 1965). Inversely, polyhaline and euhaline lagoon sectors harbor both brackish and marine taxa.

Furthermore, the CCA analysis also showed that the presence of the genera in oligohaline lagoon sectors was also related to higher turbidity and total nitrogen content. In coastal lagoons, nutrient inputs and eutrophication can lead to an increase of the turbidity in the water column. Although increasing turbidity is often caused by phytoplankton growth due to nutrient inputs, turbidity could also be due to sediment resuspension. In fact, in shallow coastal lagoons, type of substrate, sediment resuspension due to the wind (Lawson et al., 2007; Millet et al., 2010) and bioturbation (Scheffer et al., 1993) can increase the amount of suspended solids in the water column. Moreover, turbidity is more persistent in oligohaline lagoons due to very low settling velocity of suspended solids (at salinity < 5), thus reducing light availability for plants (Charpentier et al., 2005). Hence, frequent natural windy conditions, which are common in the South of France favor sediment resuspension that persists in oligohaline lagoons for longer periods (Sanchez & Grillas, 2014).

Turbidity impacts the abundance and the distribution of submerged macrophytes in aquatic environments (Scheffer et al., 1992; Obrador & Pretus, 2008; Zaldívar et al., 2008). However, taxa such as *Stuckenia pectinata* has a specific strategy of extended stem growth thus locating its leaves just below the water surface in a floating canopy. This strategy allows this species to use light resources more efficiently (Van Wijk, 1988). As observed in other regions of the Mediterranean sea (Verhoeven, 1980; Christia & Papastergiadou, 2007; Prado et al., 2013), *S. pectinata* can coexist in oligohaline lagoons with taxa such as *Myriophyllum spicatum* Linnaeus and charophytes, i.e., *Chara aspera* C.L Willdenow, *Chara tomentosa* Linnaeus and *Chara hispida* Linnaeus. *S. pectinata* is therefore a better competitor for light compared with submerged macrophytes such as the bottom-covering *Chara* species (Berg et al., 1999; Bakker et al., 2010). In oligohaline lagoons, most of charophytes are sensitive to eutrophication and have a low tolerance to turbidity (Blindow, 1992; Coops, 2002; Mouronval & Baudouin, 2010). *M. spicatum* is a very competitive freshwater species which can develop in turbid and eutrophicated waters (Mouronval & Baudouin, 2010), this fast growing species often forms a thick canopy shading out other aquatic plants. Because *S. pectinata* is more salt tolerant than *M. spicatum*, it is a better competitor at the salinities occurring in oligohaline lagoons. Moreover, *S. pectinata* is also dominant in mesohaline lagoons. These species co-exists with brackish and marine taxa such as *R. cirrhosa*, and *Z. noltei*. However, a suite of life history traits makes *S. pectinata* more competitive than *R. cirrhosa* at lower salinity (<10) and at lower water transparency (Verhoeven, 1980; Van Wijk, 1988; Menéndez & Comín, 1989; Prado et al., 2013). In the

same way, seagrasses, such as *Zostera*, are well adapted to sudden changes and could grow at salinities ranging between 5 to 45 (Greve & Binzer, 2004), but they are less competitive than *S. pectinata* in oligo-mesohaline waters.

Remane (1934) showed a minimum of diversity for invertebrates along the salinity gradient and a critical salinity zone (5-8) was defined by Kinne (1971) where species number was lower. Recently, Telesh et al. (2013) showed that such a critical salinity zone also exist for macrophytes. The same trend was observed in oligo-mesohaline lagoons where the number of taxa was generally lower than in poly-euhaline lagoons (Figure 1-4).

The macrophyte distribution in polyhaline and euhaline lagoons was explained by two other factors, i.e., depth (17.7 % of the variance in the CCA) and eutrophication level (14.7 % of the variance). Hereafter, the macrophyte distribution patterns are sequentially discussed for these two factors.

Depth

Depth is also an important structuring factor in the distribution of aquatic macrophytes (Vincent et al., 2006; Christia & Papastergiadou, 2007). In most of the deepest lagoon sectors e.g., Thau (TW, TE), south part of Leucate (LES), Diana (DIA), Urbino (URB), a higher salinity (euhaline) was observed, with less fluctuation than in shallowest sectors. Due to their higher volume, and their connection to the sea, these lagoons are less affected by salinity variations. Deep lagoons, in particular Thau lagoon, have a higher number of taxa than other lagoons: the seagrasses *Z. marina* and *Z. noltei*, marine macroalgae such as the red algae *Halopithys incurva* (Hudson) Batters, *Alsidium corralinum* C. Agardh and also marine exotic species such as *Griffithsia corralinoides* (Linnaeus), Trevisan, *Sargassum muticum* (Yendo) Fensholt or *Codium fragile* (Suringar), Hariot. *H. incurva* often associated with *Zostera*, *Rytiphlaeae tinctoria* (Clemente) C. Agardh and *A. corallinum* constituted a permanent group in the west part of this lagoon (Dubois & Lauret, 1991; Gerbal & Verlaque, 1995).

Both quality and quantity of light change with depth. Irradiance decreases with depth and water strongly absorbs the red radiations of the light spectrum. For most submerged aquatic vegetation, light defines the lower limit of their depth distribution (Greve & Binzer, 2004). Hence, some macrophytes and most red algae are more adapted to lower irradiance and usually thrive best in deeper water (Häder & Figueroa, 1997).

Seagrasses are able to colonize down to the depth receiving, on the average 11 % of the surface light (Duarte, 1991). *Zostera noltei* generally found in shallow waters was observed at 7.5 m deep in TE whereas *Zostera marina* was found in deeper sites until 9 m deep (Gerbal & Verlaque, 1995). In the Thau lagoon (TE, TW), the red algae *Solieria chordalis* (C. Agardh), J. Agardh, characteristic of deep areas (Gerbal & Verlaque, 1995), was mainly present in depth higher than 4 m. Nevertheless, this species was also found in eutrophicated lagoon sectors with high turbidity levels such as Arnel (ARN), Méjean (MEW, MEE) and Prévost (PRW, PRE).

In addition, deep lagoons showed high proportion of exotic species. This is probably not only related to depth as an ecological driver, but rather the result of the fact that most of the deeper lagoons are used for shellfish farming. Verlaque (2001) described the Thau lagoon as a hot spot of marine species introduction in Europe. More than 20 % of the macrophytes species of the Thau lagoon were introduced through shellfish farming. The majority (43 genera) may originate from the Pacific region; the transfer of oysters is a highly probable vector of macrophytes introduction, particularly for those genera that develop on hard substrates. Although many introduced species in Thau and Leucate lagoons have been mainly reported for hard substrates (Verlaque, 2000), we observed some exotic species on soft bottom substrate (Table 1-3).

Eutrophication

A third major gradient corresponding to the eutrophication level (14.7 % of the variance in the CCA) divided the polyhaline and euhaline lagoon sectors into two groups: on one hand, hypertrophic and eutrophic sectors, and on the other hand, mesotrophic and oligotrophic sectors. Our study showed that lagoons with a low nutrient and Chl *a* concentrations e.g., Ayrolle (AYR), La Palme (LAP), were characterized by the presence of perennial macrophytes such as *Zostera* (*Z. marina* and *Z. noltei*), the Charophyte *Lamprothamnium papulosum* (the only representative of this phylum in these lagoons) and macroalgae such as *Acetabularia acetabulum* (Linnaeus) P.C. Silva or *Centroceras clavulatum* (C. Agardh) Montagne. Inversely, sectors with higher turbidity, Chl *a* and nutrient concentrations in the water column e.g., east part of the Palavasian complex: Méjean (MEW, MEE), Prévost (PRW, PRE), Grec (GRC), Arnel (ARN) were characterized by the presence of opportunistic algae from the genus *Ulva*, *Gracilaria* or *Solieria*. The

high level of eutrophication in these lagoon sectors is due to excess nutrient inputs over the last decades (Leruste et al., 2016). Hence, our results confirm and illustrate the schematic model of Schramm (Schramm & Nienhuis, 1996, Schramm, 1999) and observations made by several authors in lagoons and coastal ecosystems (Sand-Jensen & Borum, 1991; Duarte, 1995; Schramm & Nienhuis, 1996; Burkholder et al., 2007; Viaroli et al., 2008; Zaldívar et al., 2008) where under low nutrient and clear water conditions, extensive meadows of perennial seagrass species dominate whereas, increasing nutrient inputs enhance the growth of phytoplankton, fast growing epiphytic macroalgae, and finally floating ephemeral macroalgae which alternate with phytoplankton communities. Under hypertrophic conditions, phytoplankton becomes the dominant primary producer and macroalgae disappear.

This community shift results not only in a loss of ecosystem components, but also in an impoverishment of the ecosystem complexity and organization (Viaroli et al., 2008). Our results showed a lower diversity in the most eutrophicated lagoon sectors with only few genera observed (e.g., *Gracilaria*, *Ulva*, *Solieria*) and the absence of brown algae and angiosperms (Figure 1-4). However, macroalgal blooms involve relatively few taxa. Among these taxa, we can cite the opportunistic, free floating macroalgae: *Gracilaria* and *Ulva* which indicate a degraded-eutrophic status which is characterized by high nutrient conditions. These taxa outcompete with benthic perennial macrophytes because they are more adapted to high turbidity, lower irradiance and nutrient supply. *Ulva* and *Gracilaria* are nitrophilic species (Gerbal & Verlaque, 1995) and the rate of growth of these fast-growing macroalgae increases with increasing dissolved inorganic nitrogen supply (Teichberg et al., 2010). Hence, *Ulva* and red algae such as *Gracilaria* or *Solieria* outcompete other primary producers due to their ability to store nitrogen and phosphorus, but also in the case of the *Gracilaria* to lower light intensity requirement. In our results, the excess of DIP and the high TP concentrations in the most eutrophicated lagoons (e.g. MEW, GRC), suggest that P was not limiting the primary production as described by Souchu et al. (2010). These authors conclude in a studied of 20 coastal French Mediterranean lagoons, that increase of DIP along the eutrophication gradient is explained by the P content of lagoon sediments and that recycling processes strongly affect inorganic nutrient concentrations in the water column. The nitrogen limitation in eutrophicated lagoons is thus related to high TP and PO₄ concentrations in the water-column. The primary growth limiting nutrient may shift from P alone in oligotrophic lagoons to N alone as eutrophication proceeds (Souchu et al. 2010).

We showed that the vegetal succession along a eutrophication gradient described by Schramm (Schramm & Nienhuis, 1996, Schramm, 1999) is clearly applicable for the shallow polyhaline and euhaline coastal lagoons (Figure 1-7), at least for the NW Mediterranean region. The submerged aquatic vegetation under oligotrophic conditions comprises seagrasses and slow-growing algae (Orfanidis et al., 2008), while opportunistic macroalgae and phytoplankton dominate under eutrophic and hypertrophic conditions, respectively (see Figure 1-7d). Viaroli et al. (2008) argue that the two successional stages, i.e. the rooted angiosperms and the opportunistic macroalgae, represent two alternative stable states. Nevertheless, our analysis did not allow us to show that these two stages represented coexisting attraction basins representing clearly alternative states for a given window of environmental conditions. In contrast, for the oligohaline and mesohaline lagoons, the Schramm scheme does not fully comply. This is related to the predominance of members from the Potamogetonaceae in these lagoons that have a particular growth form capable of extended stem growth with many floating leaves (Van Wijk, 1988). This strategy allows these species to expose their leaves to the high light intensities in the surface layer of the lagoon and thus to escape from the shading caused by dense phytoplankton and floating macroalgae. This way, these Potamogetonaceae species are able to coexist with the latter and can, therefore, persist at higher levels of eutrophication than the typical seagrass species in the polyhaline and euhaline lagoons. Therefore, we hypothesize that the succession of primary producer's along a eutrophication gradient in oligohaline and mesohaline lagoons (Figure 1-7b,c) resembles the scheme described by (Sand-Jensen & Borum, 1991) for small temperate lakes, which is depicted in Figure 1-7a. In agreement with our results and observations, we assume that in oligohaline and mesohaline lagoons, smaller submerged bottom dwelling macrophytes (e.g., particularly Charophytes in oligohaline lagoons) dominate in the oligotrophic status, although often coexisting with small populations of *S. pectinata*. With increasing eutrophication level, this Potamogetonaceae increase in biomass in concert with phytoplankton and with opportunistic macroalgae, the latter particularly in mesohaline lagoons (Figure 1-7c). The fact that *S. pectinata* are present over a very wide range of eutrophication levels explains why in our CCA analysis we could not discern the impact of eutrophication levels as a structuring driver for the macrophyte community composition in the oligohaline and mesohaline lagoons. The conceptual scheme we propose in Figure 1-7 needs to be validated by more data on biomass and coverage of macrophyte taxa in oligohaline and mesohaline lagoons with contrasting trophic levels.

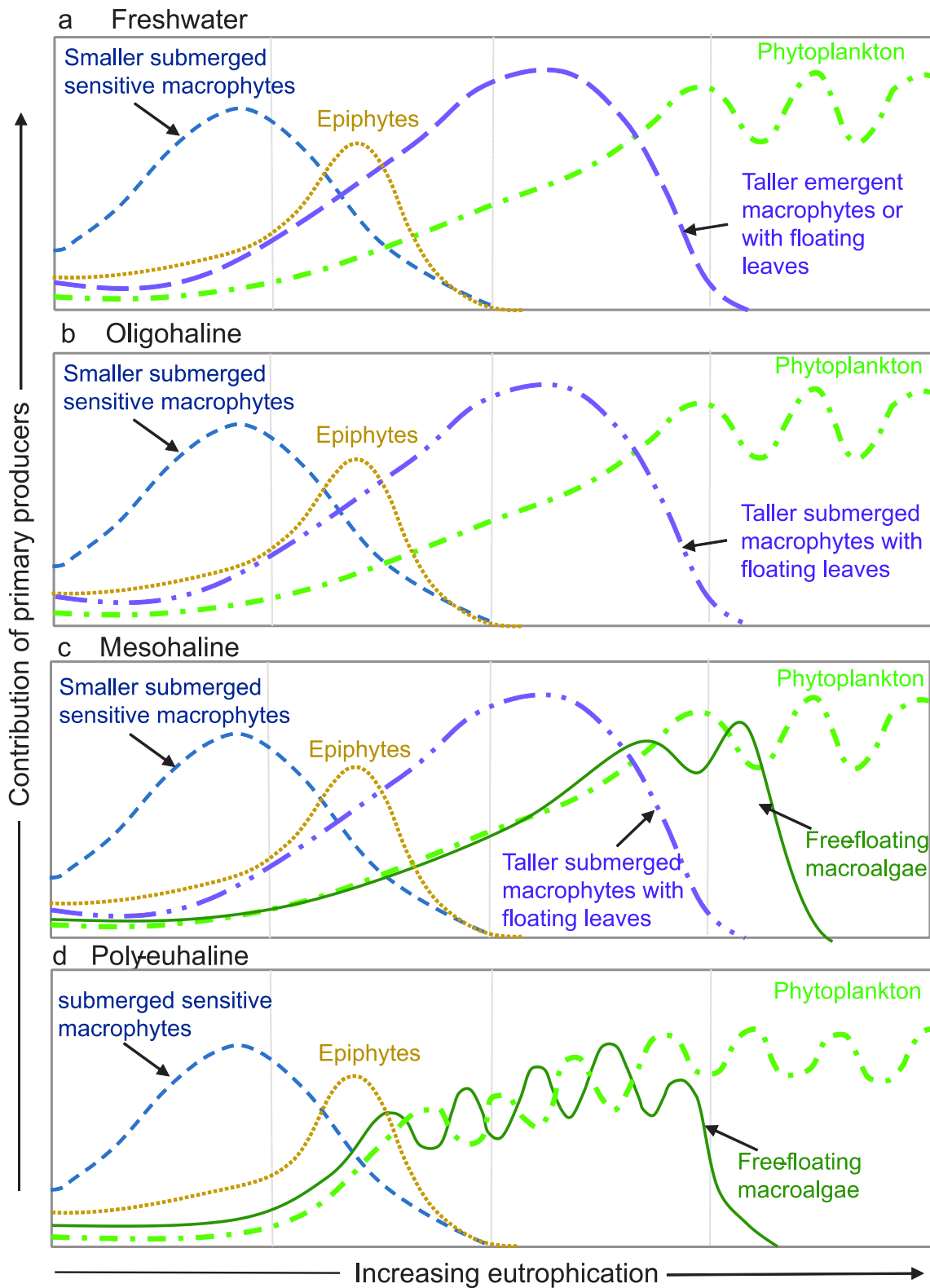


Figure 1-7 Conceptual representation of the relative succession of primary producers along an increasing eutrophication gradient in (a) shallow temperate lakes [modified from Sand-Jensen (1980), Sand-Jensen and Borum (1991)], (b) oligohaline and (c) mesohaline lagoons [this study], (d) polyhaline and euhaline lagoons [modified from Schramm & Nienhuis (1996)].

The general trend of macrophyte taxa suggested in the Figure 1-7 is probably more adapted in the French lagoons or Mediterranean lagoons with nanotidal conditions and less pertinent for the microtidal Italian lagoons in the Northern Adriatic Sea. However, nanotidal conditions are widespread in the Mediterranean and tides exceeding 50 cm only occur in the Northern Adriatic and the Gulf of Gabès (Tunisia). Nevertheless, the coexistence of Charophytes and *S. pectinata* has also been observed in a Western Greek lagoon by Christia & Papastergiadou, (2007) under low salinity and small fluctuation of this parameter. However, more biogeographic data are needed to extrapolate our findings to the ensemble of nanotidal lagoons in the whole Mediterranean Sea.

Other factors

Even though a significant portion of the macrophyte distribution could be attributed to salinity, depth and trophic status, yet a portion (24 % of the CCA) remains unexplained. The two main reasons for undetermined variation are the lack of other relevant explanatory variables and stochastic variations in taxa distribution. Stochastic fluctuations are impossible to quantify and remain unexplained in a statistic analysis (Borcard et al., 1992). Other abiotic and biotic factors may drive the macrophyte community structure. These may include, other factors related to water chemistry as e.g., oxygen, pH and chemical contaminants. In this respect, pH and oxygen are subject to strong diurnal fluctuations related to the community metabolism in the lagoon and we were, therefore, unable to take these into account due to the large variability of sampling in our database. Non-chemical factors include hydrodynamics, physical exposure, substratum, grazing, inter and intraspecific competition. Among these factors, hydrodynamics play an important role in spatial and temporal distribution of macroalgae, transporting plants and influencing chemical characteristics in the water column and in the sediment (Flindt et al., 1999), impacting the connectivity between the adjacent Mediterranean sea and the lagoons (Fiandrino et al., 2017). Furthermore, coastal lagoons can be highly impacted by chemical contaminants (Munaron et al., 2012) and some of these compounds can impact the photosynthesis and the growth of macrophytes (Haynes et al., 2000; Chesworth et al., 2004). Future studies need to focus on the impact of these factors on the macrophyte communities.

CHAPITRE II

DYNAMIQUE TEMPORELLE DES COMMUNAUTES DE
MACROPHYTES AU COURS DU PROCESSUS
D'OLIGOTROPHISATION DES MILIEUX LAGUNAIRES

II.1 Contexte général et résumé

La prise de conscience de la dégradation d'un grand nombre d'écosystèmes aquatiques, suite aux apports massifs d'azote et de phosphore, a abouti à la mise en œuvre d'actions de gestion visant à agir sur les sources de pollution et réduire les apports provenant des bassins versants (via notamment la modernisation et/ou la construction de nouvelles stations d'épuration). La dynamique de restauration au sein des écosystèmes lacustres est assez bien documentée puisque ces milieux ont fait l'objet de programmes de restauration visant à améliorer la qualité de l'eau depuis les années 70 (Jeppesen et al., 2005; Ibelings et al., 2007; Søndergaard et al., 2007; Sand-Jensen et al., 2008). Concernant les écosystèmes marins côtiers, les études sur la restauration ne cessent d'augmenter depuis les années 80 (Duarte et al., 2015). Dans certains cas, la réduction des apports s'est traduite par une réduction des concentrations en azote et en phosphore dans l'eau, une réduction des biomasses phytoplanctoniques, une plus grande transparence de l'eau et une augmentation de la couverture des macrophytes (Jeppesen et al., 2005; Tsiamis et al., 2013). Cependant, la trajectoire de restauration lors du processus d'oligotrophisation ne suit pas nécessairement le chemin inverse de la trajectoire de dégradation observée lors de l'eutrophisation des écosystèmes aquatiques et certains milieux sont toujours dans un état dégradé même après la réduction des apports. Selon McCrackin et al. (2017), seulement 34 % des lacs et 24 % des écosystèmes marins côtiers étudiés à ce jour auraient atteint leur condition de référence des décennies après la réduction totale ou partielle des apports en nutriments. Due à des phénomènes d'hystérésis, la restauration est un processus long pouvant varier de moins d'un an à presque un siècle (Duarte et al., 2009; Borja et al., 2010; Duarte et al., 2015; McCrackin et al., 2017).

Concernant les milieux lagunaires, il existe encore peu d'études sur leur dynamique de restauration (Derolez et al., 2013; Facca et al., 2014; Leruste et al., 2016; Pasqualini et al., 2017). Leruste (2016) a montré que la réduction d'apports d'azote et de phosphores au sein des lagunes palavasiennes avait conduit à une amélioration notable de la qualité de la colonne d'eau liée à la réduction de la biomasse phytoplanctonique. Ces auteurs ont également mis en évidence un changement au sein

de la composition phytoplanctoniques exprimé par une diminution des diatomées picoeucayotes au profit d'algues vertes et de Dinophytes. Au niveau benthique, des mesures de gestion jouant sur la réduction des apports et les conditions hydrologiques dans la lagune de Biguglia (Corse), ont permis une amélioration notable de la colonne d'eau favorisant le développement rapide des angiospermes vers des conditions proches des conditions pristines sur une période assez courte (4-5 ans) montrant une résilience importante de l'écosystème (Pasqualini et al., 2017).

Afin de mieux comprendre les trajectoires de restauration des macrophytes au sein des lagunes méditerranéennes, nous avons analysé dans ce **Chapitre 2** des données à long terme (1998-2015) des paramètres de la colonne d'eau et des macrophytes recueillies au sein d'un large panel de lagunes ayant été soumises à différentes intensités d'eutrophisation. On retrouve donc dans ce jeu de données unique, des lagunes avec des niveaux trophiques contrastés (oligotrophes à hypereutrophes) se situant aux différentes phases d'eutrophisation décrites par Schramm (1999). A travers cette étude, nous avons tenté de vérifier l'hypothèse selon laquelle la trajectoire des macrophytes au cours du processus de l'oligotrophisation suivait le chemin inverse de la trajectoire observée au cours de l'eutrophisation.

Comme nous l'avons vu dans le **Chapitre 1**, le groupe des lagunes oligohalines et mésohalines doit être étudié séparément des lagunes polyhalines et euhalines. Cependant, par manque de données disponibles, les trajectoires des lagunes oligohalines et mésohalines n'ont pu être étudiés dans ce chapitre. Notre étude porte donc sur 21 lagunes poly-euhalines. L'utilisation de l'analyse multitableaux STATICO a permis de mettre en évidence la dynamique temporelle (trajectoires) des macrophytes et des paramètres de la colonne d'eau (nutriments, Chla, turbidité) de chaque lagune. Nos résultats ont pu mettre en évidence l'existence de trois bassins d'attractions: un premier bassin dominé par le phytoplancton dans les milieux les plus eutrophisés, un deuxième dominé par des macroalgues opportunistes et enfin un troisième dominé par des macrophytes pérennes dans des milieux non dégradés. Au cours de la re-oligotrophisation des lagunes un basculement du premier bassin d'attraction (phytoplancton) vers le deuxième bassin d'attraction (macroalgues opportunistes) a été observé. En effet, dans les systèmes les plus eutrophisés, la réduction des apports externes a induit une diminution des nutriments disponibles dans la colonne d'eau et a conduit ainsi à un basculement rapide d'un système dominé par le phytoplancton à l'apparition de macroalgues opportunistes et en particulier de l'espèce *Ulva rigida*. Ce

basculement (régime shift en anglais) résulterait à la fois d'un changement de source d'azote et de phosphore (externe puis issu de la reminéralisation dans le sédiment) et d'une augmentation de la lumière disponible au fond (diminution de l'ombrage par le phytoplancton et de la remise en suspension du sédiment en particulier). Au sein de ce même bassin d'attraction dominé par les macrophytes opportunistes, la dynamique de ré-oligotrophisation s'est traduite par un remplacement progressif des algues vertes du genre *Ulva* par des algues rouges du genre *Gracilaria* et des algues vertes filamenteuses du genre *Chaetomorpha*. Ce changement serait induit par une limitation progressive par l'azote, favorisant des espèces moins nitrophiles. Enfin, dans les cas de restauration les plus avancés un basculement des macroalgues opportunistes vers un système dominé par les macrophytes pérennes serait largement dépendant de facteurs physiques limitants en particulier l'arrivée de nouvelles propagules ou graines. Dans les lagunes les moins eutrophisées, les dégradations liées à l'eutrophisation ont souvent été suivies par une restauration rapide à une situation antérieure mettant en évidence la capacité de résilience de ces écosystèmes.

Article 2

Macrophyte changes from 1998 to 2015: response to oligotrophication of Mediterranean lagoons

Ines Le Fur¹, Rutger De Wit², Martin Plus³, Jocelyne Oheix¹, Monique Simier⁴,
Nathalie Malet⁵, Vincent Ouisse¹

¹*Ifremer, UMR MARBEC (IRD, Ifremer, Université de Montpellier, CNRS)*

Ifremer, Laboratoire Environnement Ressources Languedoc Roussillon (LER LR), avenue Jean Monnet, CS 30171, 34203 Sète Cedex, France

²*CNRS, UMR MARBEC (IRD, Ifremer, Université de Montpellier, CNRS)*

Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France

³*Ifremer, Laboratoire d'écologie pélagique (DYNECO-PELAGOS)*

Centre Bretagne, ZI Pointe du Diable, CS 10070, 29280 Plouzané, France

⁴*IRD, UMR MARBEC, (IRD, Ifremer, Université de Montpellier, CNRS)*

Station Ifremer, avenue Jean Monnet, CS 30171, 34203 Sète

⁵*Ifemer, Laboratoire Environnement Ressources Provence-Azur-Corse (LERPAC)*

Station de Bastia, ZI Furiani, Immeuble Agostini, 20600, Bastia, France

Soumis dans

MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES

Abstract

Since the mid-20th century, Mediterranean lagoons have been affected by eutrophication, leading to significant changes in primary producers. In the early 2000, management actions have been implemented to reduce nutrient inputs with the aim to achieve a good ecological status as requested by the Water Framework Directive. As a result of these actions, a sharp decline in nutrient- loads has been recorded in several lagoons leading to a re-oligotrophication of the water column. The analyses of a long-term data set (1998-2015) of 21 polyhaline and euhaline lagoons with contrasting trophic status allowed us to infer a general scheme for the changes in macrophyte assemblages during the oligotrophication process. Placed hypertrophic and oligotrophic conditions end to end, we assumed that the general pattern for re-oligotrophication trajectory in

Mediterranean coastal lagoons is described by the following sequence, i.e. (i) bare non-vegetated sediments, phytoplankton-dominated state > regime shift > (ii) opportunistic macroalgae > regime shift > (iii) seagrass and perennial macroalgae dominated state. However, we did not observed the latter regime shift for the most eutrophicated lagoons, which remained stuck in the opportunistic macroalgae state. Hence, conditions inducing a shift from opportunistic macroalgae to seagrasses are still poorly understood. In a less eutrophicated lagoon, we observed a shift from a dominance of opportunistic macroalgae to a system dominated by seagrasses. Nevertheless, in this lagoon seagrasses had never completely disappeared and, therefore, one could argue that it rather corresponds to a resilience of the seagrass dominated state than to a regime shift.

Keywords Submerged aquatic vegetation, recovery, nutrient reduction, restoration, long-term data series, resilience, regime shift

INTRODUCTION

Marine benthic macrophytes community, including seagrasses and macroalgae, play a major structural and functional role in shallow coastal ecosystems such as estuaries and coastal lagoons. Marine macrophytes are among the most productive habitats on earth (Mann, 1973) and play an important role in the ocean carbon budget (Duarte, 1995; Duarte & Cebrián, 1996) and in other biogeochemical processes (e.g. on nutrient cycles) (Rysgaard et al., 1996; Flindt et al., 1999; Human et al., 2015). Furthermore, by reducing wave energy and water flow, submerged aquatic vegetation, particularly seagrasses, increase the deposition of suspended matter and improve sediment stability (Van der Heide et al. 2007 and references therein). Hence, submerged aquatic vegetation contributes to increase water transparency. Moreover, the uptake of nutrients and production of oxygen and its release into the water column (Hemminga & Duarte, 2000) allow to reduce the potential anoxic events. Macrophytes represent also an important food source and provide nursery and foraging habitats for many species (e.g. invertebrates, fish, and birds). Hence, macrophytes create complex habitats and influence the physical, chemical and biological parameters of coastal environments, thus acting as ecological engineers and providing many ecosystems services (Costanza et al., 1997; Orth et al., 2006; Barbier et al., 2011).

Since the mid-20th century, human population growth, urbanization, agricultural and industrial expansion has led to significant nutrient over-enrichment of coastal ecosystems worldwide (Cloern, 2001; Jonge et al., 2002). This excess of nutrient loadings (mainly nitrogen and phosphorus) has led to eutrophication which has become a widespread phenomenon impacting water quality and ecological processes of marine coastal ecosystems (Nixon, 1995). The major impacts of eutrophication include changes in the structure and functioning of marine ecosystems, reducing biodiversity, modifying the composition and size structure of phytoplankton community (Bec et al., 2011) and sessile organisms such as benthic fauna (Lloret & Marín, 2011) and macrophytes. Concerning the latter, the change of submerged aquatic vegetation along eutrophication gradients and its consequences on ecosystem functioning is well known (Harlin, 1995; Valiela et al., 1997; Schramm, 1999; Viaroli et al., 2008; Le Fur et al., 2017 - **Chapitre 1**). During the eutrophication process, ephemeral epiphytic macroalgae and fast growing opportunistic macroalgae (e.g. *Ulva*, *Chaetomorpha*, *Cladophora*) gradually

replace seagrasses and perennial macroalgae. Finally, under hypertrophic conditions, phytoplankton becomes the main primary producer, drastically reducing the available light for benthic photosynthesis (Duarte, 1995; Schramm, 1999; Viaroli et al., 2008). Phytoplankton and macroalgal blooms not only affect natural coastal communities and ecosystem functions (Duarte, 1995), but have also high economic consequences for recreational and commercial uses (Charlier & Lonhienne, 1996; Dion & Bozec, 1996; Lyons et al., 2014).

Faced with the widespread degradation of aquatic ecosystems, a number of policies have been implemented to mitigate the ecological and economic effects of eutrophication and restore aquatic ecosystems by reducing anthropogenic nutrient inputs. In Europe, different directives have been adopted in order to reduce eutrophication and other anthropogenic pressures, *i.e.* the nitrate directive (1991), the urban wastewater treatment directive (1991), the water framework directive (WFD, 2000), and the marine strategy framework directive (2008). The aim of the WFD is to achieve a good ecological status of water (surface, groundwater, transition and coastal waters) by 2021.

Management actions have been implemented to reduce nutrient loadings into coastal ecosystems in many places in order to induce a re-oligotrophication trajectory and *in fine* restore the coastal ecosystems. We define oligotrophication process for coastal lagoons, the ecosystem response to the reduction of nutrient load. During the last decades, the recovery of coastal ecosystems after nutrient reduction has received a growing interest in scientific studies (Tomasko et al., 2005; Dolbeth et al., 2007; Cardoso et al., 2010; Greening et al., 2011; Carstensen et al., 2013; Tsiamis et al., 2013; Rasmussen et al., 2015; Leruste et al., 2016; Riemann et al., 2016; Pasqualini et al., 2017). Nevertheless, so far, our knowledge on re-oligotrophication trajectories remains limited. In addition, (Duarte et al., 2015) showed in their review that in estuarine and coastal ecosystems: [*“partial recovery prevails, degradation and recovery typically follow different pathways as buffers act to maintain the degraded state, and recovery trajectories can depend on the nature of the pressure as well as the connectivity of ecosystems and can differ among ecosystems components and among ecosystems”*]. According to (McCrackin et al., 2017), lakes and coastal marine areas only achieved 34% and 24 % of baseline conditions decades after cessation or partial reduction of nutrients, respectively. In some cases no change or worsened conditions were observed, suggesting that achieving baseline conditions may not be possible in all cases.

Moreover, recovery times after cessation of nutrient inputs can vary from less than one year to nearly a century (Borja et al., 2010; McCrackin et al., 2017).

Due to their location between land and sea, their shallow depth and their relatively weak exchange with the open sea, coastal lagoons are particularly vulnerable to eutrophication (Barnes, 1980; Kjerfve, 1994; Kennish & Paerl, 2010). Ecological restoration of coastal lagoon following the reduction of nutrient loading is recent and studies of this process (Facca et al., 2014; Leruste et al., 2016; Pasqualini et al., 2017) are still scarce. Due to the high variability and dynamics of these systems, restoration trajectories are expected to be variable and complex. During the oligotrophication process in Mediterranean lagoons, a decline in phytoplankton biomass is observed, accompanied by a shift in community structure and composition (Leruste et al., 2016). In non-eutrophicated conditions, shallow lagoons tend to be dominated by benthic primary producers, such as seagrasses, macroalgae and benthic microalgae rather than phytoplankton (Lloret & Marín, 2009; Le Fur et al., 2017 - **Chapitre 1**).

The study of the dynamic of change of the submerged aquatic vegetation requires large spatial scale and long-term observations that allow describing trajectories in the ecosystem state space (Tett et al., 2013). The database we have used comprises 21 Mediterranean euhaline and polyhaline coastal lagoons, located in the South of France, that were monitored during 17 years. We aim to identify the relationships between macrophyte assemblages and environment conditions, and to analyze the time series of ecosystem state changes by creating a representation of the ecosystem state space for these coastal lagoons. Starting from hypertrophic lagoons, we hypothesize that reduction of the nutrient availability causes a decrease in the phytoplankton biomass followed by a macrophyte succession pattern. In Southern France, nutrient reduction is being pursued in some lagoons as part of public policy; however, it has only been initiated since 10 to 15 years. Hence, the elapsed time period is likely too short to allow for the occurrence of a complete recovery. Moreover, it is important to note that some lagoons will may not achieve oligotrophic conditions, since some of them are naturally mesotrophic or eutrophic. Amongst 21 lagoons, four different were studied in more detail, *i.e.* three that showed different trophic status at the onset of the re-oligotrophication dynamic and one that always occurred in an oligotrophic state. By combining their trajectories end-to-end, using the hypertrophic and oligotrophic lagoons as end members, we try to infer a general scheme for the changes in macrophyte assemblages during re-oligotrophication in these coastal lagoons.

MATERIALS AND METHODS

Database

All the data used in this paper have been collected through the Lagoon Monitoring Network the Water Framework Directive (WFD) monitoring carried out from 1998 to 2015. These data are available on the French database “Quadrige” (Ifremer, <http://quadrige.eaufrance.fr/>).

Study area and sampling sites

- *Twenty-one polyhaline and euhaline coastal lagoons in the South of France*

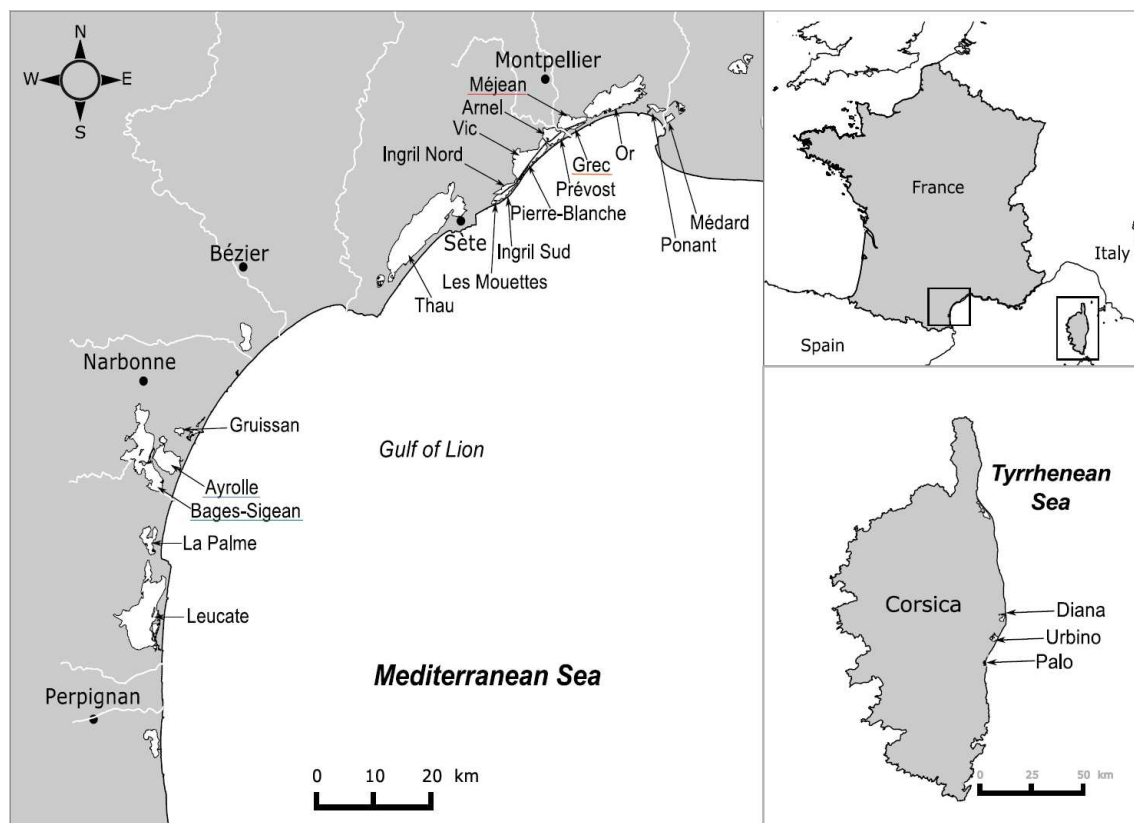


Figure 2-1 Overview of the study area, showing the 21 polyhaline and euhaline lagoons of the French Mediterranean coast. Underlined lagoons were used to illustrate our study.

Our study covered 21 French Mediterranean coastal lagoons with salinities ranging from polyhaline to euhaline (Venice System, 1958). Most of these lagoons are located in the Gulf of Lion (NW Mediterranean Sea) and three of them are located along the east coast of Corsica (Tyrrhenian Sea) (Figure 2-1). The studied lagoons are shallow water bodies (mean depth generally less than 2 m); only four lagoons have a mean depth higher than 2 m: Leucate (the south part), Thau, Diana, and Urbino (see Souchu et al., 2010; Bec et al., 2011; Le Fur et al., 2017 - **Chapitre 1**) for a more detailed overview of the catchment area characteristics of the lagoons). Some of the lagoons were divided into hydrodynamical homogeneous sectors corresponding to sub-basins empirically defined on the basis of their bathymetry (Souchu et al., 2010). Hence, a total of 28 homogeneous sectors were defined within these 21 coastal lagoons. The 28 lagoon sectors present different trophic status from oligotrophic to hypertrophic status (Souchu et al., 2010; Le Fur et al., 2017 - **Chapitre 1**).

- *Four case study lagoons for the study of re-oligotrophication trajectories*

Four lagoon sectors, each in a different lagoon were selected for the study of re-oligotrophication trajectories (see Table 2-1 and Figure 2-1). In Bages-Sigean lagoon a major improvement has been implemented in 2003 and further management improvements of minor importance were achieved in 2005 and 2009 resulting in reduction of total nitrogen (85 %) and phosphorus (90 %) between 2002 and 2009 (Table 2-1). Both Méjean and Grec lagoons have benefitted since the end of 2005 from the improvement of the WWTP of the Montpellier agglomeration and the diversion of its effluent through an 11-km offshore outfall. Moreover, stopping in 2009 the discharge of effluents from wastewater treatments in the village of Palavas into Grec lagoon was an additional improvement for this lagoon.

Ayrolle and Bages-Sigean lagoons are connected to the sea through a natural and artificialized inlet, respectively. In contrast, Méjean and Grec lagoons, both close to Montpellier city, only communicate indirectly with the sea through the Rhône-to-Sète canal. The West part of the Méjean lagoon (MEW) and the Grec lagoon (GRC) are among the most heavily eutrophized lagoons from the French Mediterranean coast.

Table 2-1 Characteristics of the four lagoons used to illustrate our study. Trophic status are specified from Souchu et al. 2010. * In the Bages-Sigean lagoon, nutrients (N, P) from waste water treatment plant (WWTP) were estimated in 2002 and 2009 directly by the Parc naturel regional de la Narbonnaise PNR (2011), in MEW and GRC nutrients from WWTP were estimated from the water agency data in 2003 (Cépralmar et al. 2006) and 2010 (Meinesz et al. 2013)

Lagoon	Ayrolle	Bages-Sigean	Grec	Méjean
Sector Code	AYR	Bages South, Bages Middle, Bages North BGS, BGM, BGN	GRC	Méjean West, Méjean East MEW, MEE
Trophic status	Oligotrophic	Oligotrophic, Mesotrophic, Eutrophic	Hypertrophic	Hypertrophic
Watershed Area (km²)	34.7	466.8	661.9	661.9
Lagoon Area (km²)	13.4	37.7	1.2	7.2
Volume (10⁶ m³)	9.9	48.2	0.7	4.1
Mean depth (m)	0.7	1.5	0.5	0.7
Connection to the sea	Direct: natural permanent inlet	Direct : permanent inlet	Indirect	Indirect
Main freshwater sources	Temporary resurgence, wetland	Intermittent streams, canals	River, canal	Canal
Main management actions		2003, 2005, 2009	2005, 2009	2005
Estimation of domestic nutrient inputs*:				
N (t N.y ⁻¹) before - after management actions	-	291 - 43	1435.5 - 117.5	
P (t P.y ⁻¹) before - after management actions	-	47 - 4.5	123.2 - 6.6	

Bages-Sigean lagoon comprises three different sub-basins with different degrees of confinement (Fiandrino et al., 2017) with the Northern sector (BGN) being most confined and used to be exposed to high nutrient loading from waste water discharges (Ifremer, 2007). At the start of the re-oligotrophication trajectories the trophic status of BGN was classified as a meso-to eutrophic, while the states of MEW and CRC were classified as hypertrophic (Souchu et al., 2010).

Monitoring methods

- *Water column measurements*

Sampling methodology and analyses of the water column variables were consistently the same during the entire monitoring period 1998-2015. We considered seven variables from the database: the turbidity (TURB), the concentrations of chlorophyll *a* (Chla), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP) and the concentrations of ammonium (NH₄), nitrate plus nitrite (NO₃_NO₂) and phosphate (PO₄). Sampling was carried out three times (i.e., once a month from June to August) every year at one station per lagoon sector (see Table A1 in Annex 1). On each date, water was collected with 2 L polypropylene bottles. Turbidity was measured in the laboratory with an optic turbidimeter (2100N IS turbidimeter ISO 7027). Chlorophyll *a* concentration, used as a proxy for phytoplankton biomass, was measured by spectrofluorimetry (Neveux & Lantoiné, 1993). Filtration, conservation and analysis of chlorophyll *a* concentrations were performed following the methods described in Bec et al., (2011), and nutrients concentrations were measured following the analytical protocols described in Souchu et al., (2010).

- *Benthic vegetation monitoring*

The monitoring surveys were conducted every 3 or 4 years according to the lagoons, between 1998 and 2015. Macrophyte samplings were performed at benthic stations (the number of benthic stations and sampling frequency for each lagoon sectors is available in Table A1 in annex 1. Macrophyte sampling campaigns were carried out in late spring or early summer during the maximal growth and production rates. The benthic stations were located following a regular systematic grid with one station for

every 100 hectares for large lagoons (surface area exceeding 1000 hectares) and one station for every 50 hectares for smaller lagoons. All benthic stations were sampled by scuba diving for the deepest lagoons and by snorkeling for the shallowest lagoons. The total vegetation cover was estimated visually at each benthic station. The method to estimate the contribution of the different species in the assemblages changed during the monitoring program. Thus, either the biomass of the different species were measured in the laboratory or an estimation of the species cover directly in the field was used for the periods 1998-2006 and 2007-2015, respectively (see Annex 1 for more details of the methodology).

At each benthic station, macrophyte samples were collected and identified more precisely in the laboratory. Macrophytes were sorted and identified using a binocular microscope and a light microscope. The taxonomic resolution of macrophyte determinations was done at the species levels when it was possible. Taxonomic nomenclature followed AlgaeBase (Guiry & Guiry, 2016) and World Register of Marine Species (WoRMS Editorial Board, 2016).

- *Sediment measurements*

Sediment cores were sampled by scuba diving (in late spring or early summer) at each benthic station with a frequency of once every 5 or 6 years from 1999 to 2012. The first centimeters (0-5 cm) of the sediment were collected and then sifted through a 2 mm sieve (Ifremer et al., 2000). Organic matter content (OM, expressed as a % of dry sediment weight) was calculated as the loss of weight on ignition of 20 ml of dry sediment being placed into a muffle furnace at 450°C during 12 hours. Total nitrogen in the sediment (TN_{sed}) was analyzed with a Thermoquest CN 2100. Total phosphorus in the sediment (TP_{sed}) was measured through colorimetry as phosphate (Souchu et al., 2010) after dissolution and hydrolysis. Therefore, sediment samples were mixed with a solution of nitric, hydrofluoric and perchloric acids. The solution obtained was then evaporated and dissolved in hydrochloric acid. TN_{sed} and TP_{sed} concentrations were expressed in g kg⁻¹ and mg kg⁻¹ dry sediment respectively, (precision 5 %).

Statistical analysis

Presence-absence data for each species were used for the macrophytes, due to the heterogeneity of the sampling methods. In addition, a supplementary variable labelled as *bare sediment* was introduced to characterize the sediment without macrophytes. The relative frequencies for the different species (including bare sediment) were calculated by dividing the number of occurrences by the total number of benthic stations in each lagoon sector at each sampling year.

The water-column samples were not collected exactly at the same period as the macrophyte samples thus it would not have been correct to directly associate the macrophyte data with the environmental variables. We preferred to assume that the presence-absence of a given species in a sector is not exclusively explained by the environmental condition of the sampling year “y”, but also by the condition prevailing during the previous years (particularly for perennial species). Therefore, the macrophyte samplings of the year “y” were associated with the mean summer values of each environmental variable integrated over a period of 3 years (y, y-1, y-2).

STATICO analysis

We used the multitable analysis method STATICO (Simier et al., 1999; Thioulouse et al., 2004) in order to analyze the temporal dynamics of lagoon macrophytes communities under changing water-column conditions. For each sampling year (y ranging from 1 to 16 from 1998 to 2015, K = total number of years equal to 16), a pair of two tables was created, *i.e.*, a table with columns for the 7 environmental variables (Y) and another table with (X) columns for the 105 species and the additional variable *bare sediment*. A list of the 17 most frequently occurring species (occurrence > 5 % in the grand ensemble of all samples) is presented in Table 2-2. The rows of the 28 sampled lagoon sectors are in row for both Y and X tables (Figure 2-2). The set of the $K=16$ pairs of tables was subjected to STATICO analysis (Figure 2-2). The STATICO method involved three steps (Figure 2-2), *i.e.*, (1) each environmental tables is first analyzed using a principal component analysis (PCA) for the environmental tables and a correspondence analysis (CA) for the species tables; (2) each pair of tables is linked by a co-inertia analysis (Dolédec & Chessel, 1994) which provides an average image of the common structure (species-variables cross table Z for each year); (3)

Partial Triadic Analysis (PTA) is used to analyze the series of 16 cross tables. The PTA itself, is a three-step procedure, namely the interstructure, the compromise and the trajectories analysis. The interstructure step summarizes the global structure and the relationship between the tables and compute coefficients characterizing the importance of each table. The compromise step computes a weighted mean of the K cross tables (using the coefficients computed at the interstructure step) and gives a picture of their common structure. The compromise can be considered as a factorial presentation of the ecosystem state space for the collection of coastal lagoon sectors included in the analysis. Hence, species composition of the assemblages and environmental variables can be plotted for the different samplings in the STATICO compromise factor map, a space of n dimensions, hereafter referred to as Compromise, allowing an analysis of trajectories in the different lagoon sectors. Hence, it is possible to depict the temporal dynamics of the species-environment co-structure (trajectories) and interpret them in terms of changes of the ecosystem state.

Study of re-oligotrophication trajectories in four case study lagoons

The seven water-column parameters (TURB, CHLa, TN, TP, NH₄, NO₃_NO₂, and PO₄) of the four selected lagoon sectors (AYR, BGN, GRC, MEW) were compared before and after implementation of the main management actions, using the non-parametric test of Wilcoxon. For the sediment, Kruskal-Wallis and pairwise Wilcoxon tests were used to identify significant differences of organic matter (OM), total nitrogen (TN_{sed}), total phosphorus (TP_{sed}) between lagoon sectors and periods, respectively. The individual re-oligotrophication trajectories of the four selected lagoon sectors have been selected and plotted in the Compromise built from the collection of 28 lagoon sectors (see above).

Study of re-oligotrophication trajectories in four case study lagoons

All analyses were performed using R software (version 3.1.1, R development team, 2016). Calculations and graphs shown for the STATICO analysis were done using ade4 package (Dray & Dufour, 2007).

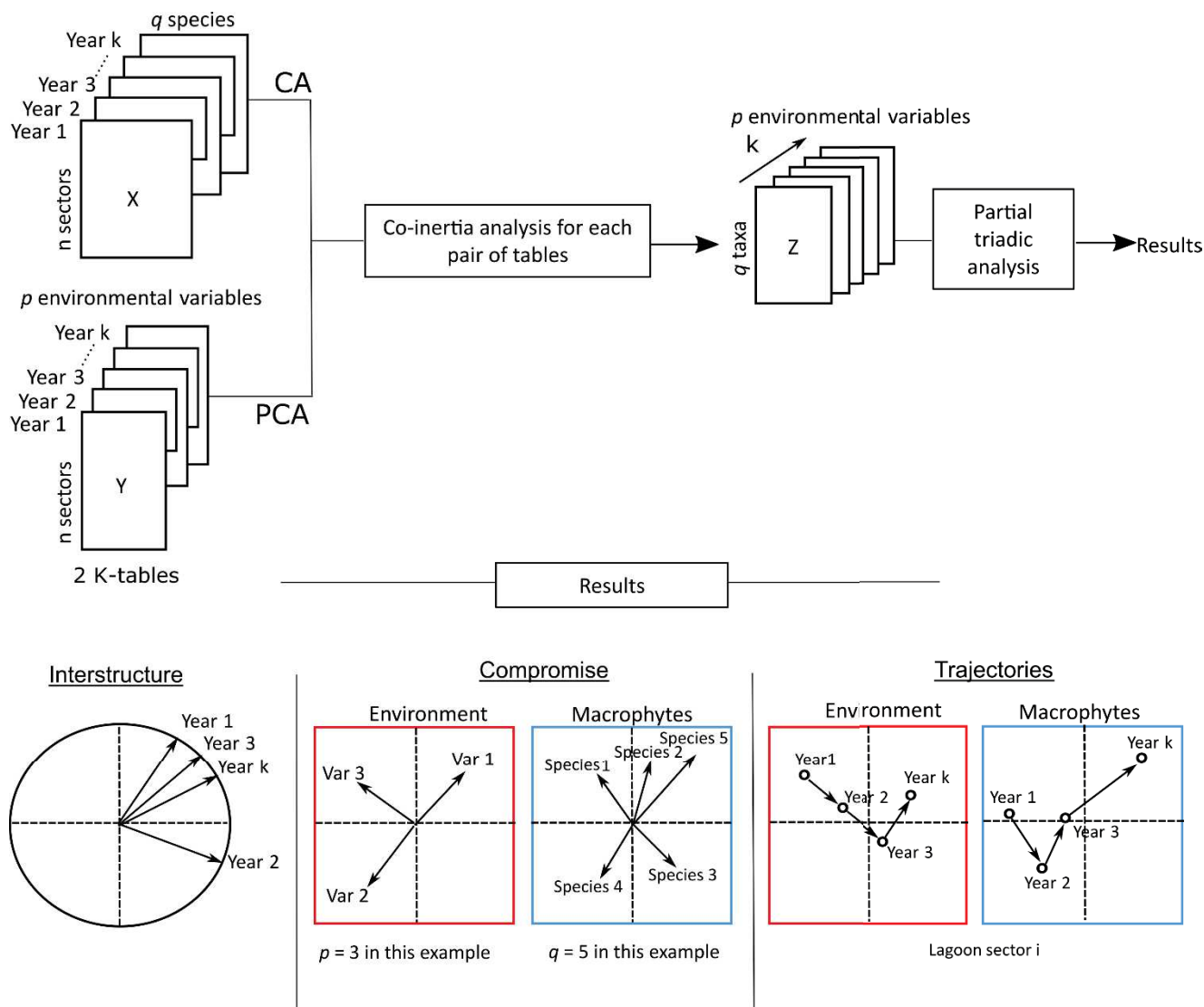


Figure 2-2 STATICO diagram, the data structure is a sequence of k pairs of ecological tables. The X and Y are the pairs of tables of the species and environmental variables, respectively. Z is the cross tables, q the number of species, p the number of environmental variables. 1- Principal Component Analysis (PCA) executed on each environmental tables and Correspondent analysis (CA) executed on each table of species. 2- Co-inertia analyses allowing the link between the pairs of CA, PCA, producing a sequence of cross tables. 3- Partial Triadic Analysis (PTA) is used to analyze this series. Three main results are obtained from the analysis: the interstructure identifies the proximity between each pair of tables; the compromise analysis gives an ordination of the environmental (red) and species (blue) variables on shared axes, and represent the average species-environment variables across the years and show the stable part of these relationships; the trajectories where the species and environmental variables for each years can be projected as additional element on the compromise axes. Figure modified from (Kidé et al., 2015).

Table 2-2 List of the 17 species and their abbreviation used in the multivariate analysis (STATICO).

Phylum	Genus	Species	abbreviation	Author citation
Chlorophyta	<i>Acetabularia</i>	<i>Acetabularia acetabulum</i>	<i>A. acetabulum</i>	(Linnaeus) P.C.Silva, 1952
	<i>Chaetomorpha</i>	<i>Chaetomorpha aerea</i>	<i>C. aerea</i>	(Dillwyn) Kützing, 1849
		<i>Chaetomorpha linum</i>	<i>C. linum</i>	(O.F.Müller) Kützing, 1845
	<i>Cladophora</i>	<i>Cladophora glomerata</i>	<i>C. glomerata</i>	(Linnaeus) Kützing, 1843
		<i>Cladophora vagabunda</i>	<i>C. vagabunda</i>	(Linnaeus) van den Hoek, 1963
	<i>Ulva</i>	<i>Ulva clathrata</i>	<i>U. clathrata</i>	(Roth) C. Agardh, 1811
		<i>Ulva intestinalis</i>	<i>U. intestinalis</i>	Linnaeus, 1753
		<i>Ulva rigida</i>	<i>U. rigida</i>	C. Agardh, 1823
	<i>Ulvaria</i>	<i>Ulvaria obscura</i>	<i>U. obscura</i>	(Kützing) P. Gayral ex C. Bliding, 1969
	<i>Valonia</i>	<i>Valonia aegagropila</i>	<i>V. aegagropila</i>	C. Agardh, 1823
Rhodophyta	<i>Chondria</i>	<i>Chondria capillaris</i>	<i>C. capillaris</i>	(Hudson) M.J. Wynne, 1991
	<i>Gracilaria</i>	<i>Gracilaria bursa-pastoris</i>	<i>G. pastoris</i>	(S.G. Gmelin) P.C. Silva, 1952
		<i>Gracilaria dura</i>	<i>G. dura</i>	(C. Agardh) J. Agardh, 1842
		<i>Gracilaria gracilis</i>	<i>G. gracilis</i>	(Stackhouse) M. Steentoft, L.M. Irvine & F. Farnham, 1995
Tracheophyta	<i>Ruppia</i>	<i>Ruppia cirrhosa</i>	<i>R. cirrhosa</i>	(Petagna) Grande, 1918
	<i>Zostera</i>	<i>Zostera marina</i>	<i>Z. marina</i>	Linnaeus, 1753
		<i>Zostera noltei</i>	<i>Z. noltei</i>	Horneman, 1832

RESULTS

Statico analysis

Interstructure

The first two axes of the interstructure represented 29.6 % and 17.0 % of the total variability, respectively. The 16 tables were positively correlated, *i.e.* all the years were on the same side (positive values) along the first axis. The construction of the compromise was thus justified. Among the 16 years, 2002, 2004, 2006 and 2013 were the most important (highest \cos^2 and weights) for defining the compromise. This means that the relationship between environmental variables and assemblages of macrophyte species were strongest during those years. (see Figure A1 in Annex 2 for further details).

Compromise

Figure 2-3 shows the compromise factor map of the STATICO analysis. The eigenvalues for the different factors are plotted in Figure 2-3a, which shows that the first axis was clearly dominant, explaining 88.5 % of the total variability, the second axis still explained 9.5 % of the total variability, while the following axes could be neglected (*i.e.*, less than 2% of the total variability explained).

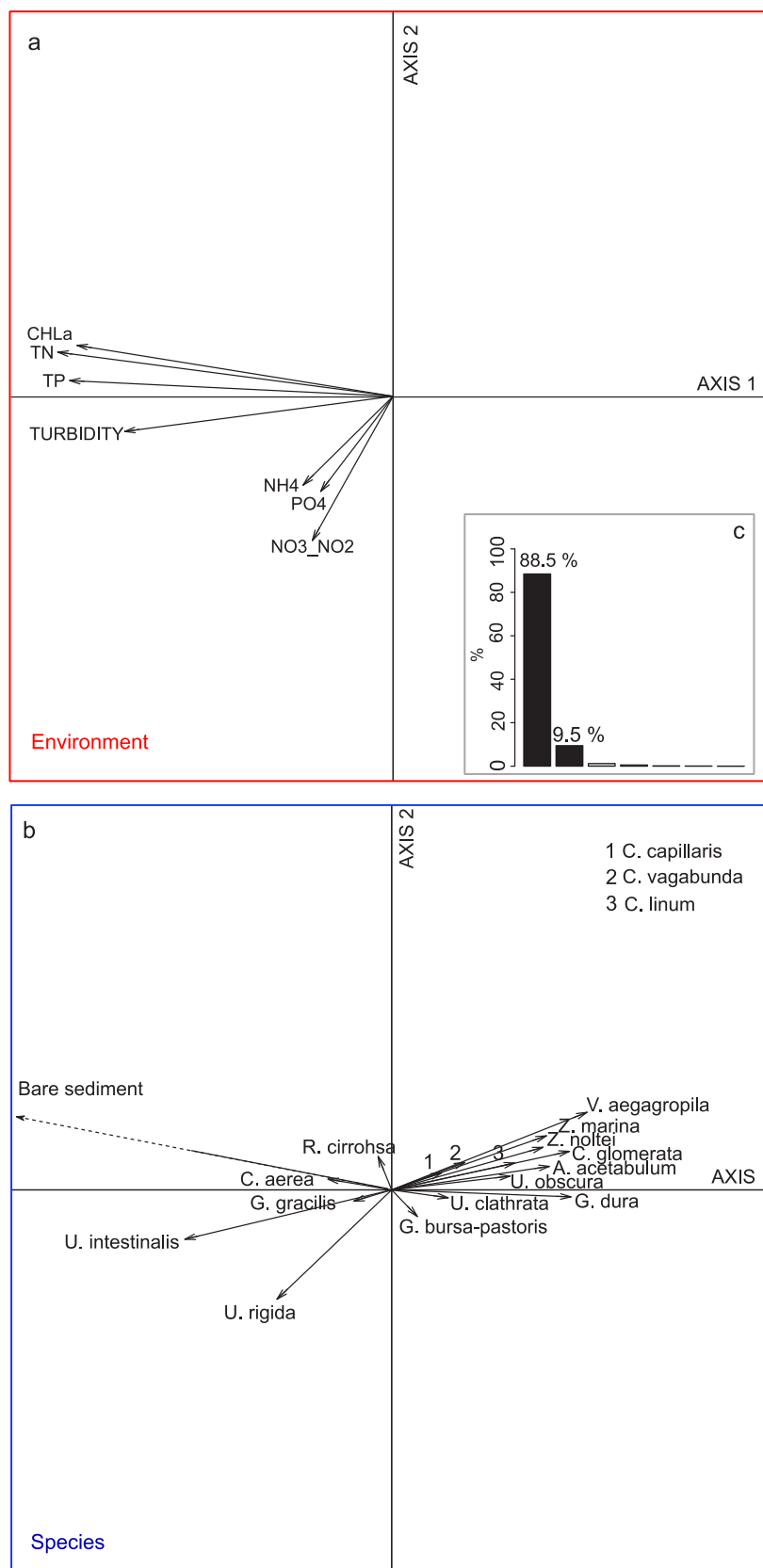


Figure 2-3 Compromise factor map of the STATICO analysis taking into account the 28 lagoon sectors. (a) Environmental variables (variable codes are indicated in the Material and method section) and (b) Projection of the macrophyte species. (c) Eigenvalues barplot. The superimposition of the two maps provides information about the stable part of the relationships between environmental variables and macrophytes species. The figure (b) has been enlarged in order to give a better view of the species.

Hence, hereafter, we will only use the first two axes and represent the STATICO space as a plane. The projection of the environmental variables and of the macrophyte species in the assemblage are shown in Figure 2-3b and 2-3c, respectively. TN, TP, CHLa and turbidity variability is shown along the first axis of the analysis (Figure 2-3b), with the high values located on the left side and the low values on the right side of this axis. This first axis represents, therefore, a trophic gradient with hypertrophic conditions on the left and oligotrophic conditions on the right. Dissolved inorganic nutrient variability is shown on the second axis, with high concentrations heading towards the bottom of the graph. The projection of the species in the compromise (Figure 2-3c) shows that macrophytes species were distributed along a trophic gradient. The green algae *Ulva intestinalis* Linnaeus, *Ulva rigida* C. Agardh, *Chaetomorpha aerea* (Dillwyn) Kützing, and the red algae *Gracilaria gracilis* (Stakhouse) M. Steentoft, L.M. Irvine & F. Farnham were projected on the graph's left side corresponding to high TN, TP, CHLa concentrations and high turbidity whereas species such as the macroalgae *Acetabularia acetabulum* (Linnaeus) P.C. Silva, *Valonia aegagropila* C. Agardh and the seagrasses *Zostera marina* Linnaeus and *Zostera noltei* Horneman were projected on the right side, corresponding to lagoon sectors with low nutrient and CHLa concentrations as well as low turbidity (Figure 2-3c). The position of *U. rigida* corresponded to eutrophic environments with high levels of dissolved inorganic nutrients concentrations. The position of the variable *bare sediment* on the far-left of axis 1 indicates that absence of macrophytes corresponded to hypertrophic conditions characterized by the highest levels of TN and TP, CHLa and turbidity (cf. Figure 2-3b and 2-3c).

Re-oligotrophication trajectories of case study lagoons plotted in the compromise

The projection of the trajectories over time in the compromise, both for the environmental conditions and the species compositions of the macrophyte assemblages are provided for all studied lagoon sectors in the supplementary on-line material (Figure A2 in Annex 2). We classified these trajectories into five different categories and excluded one from the analyses (Table A1 in Annex 2). We thus recognized oligotrophic status for 9 lagoon sectors, including AYR; a re-oligotrophication trajectory for 8 lagoon sectors, including BGN, MEW and GRC; persistent mesotrophic status for 6 lagoon sectors; persistent eutrophic status for two lagoon sectors and a eutrophication trajectory for only one lagoon sector.

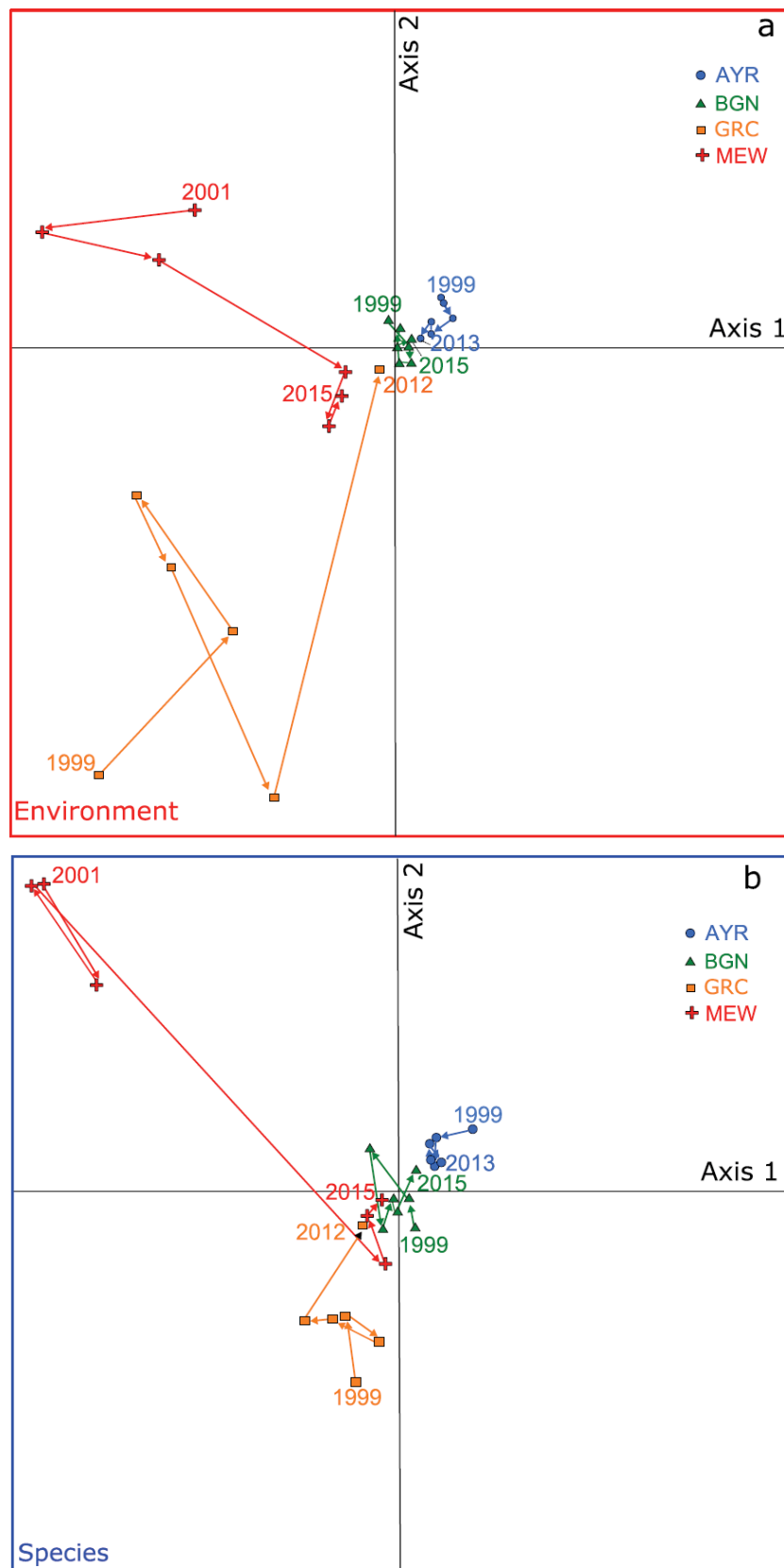


Figure 2-4 Trajectories of the STATICO analysis showing the temporal dynamics of (a) the environmental parameters and (b) macrophyte species in the sectors AYR (blue dots), BGN (green triangles), GRC (orange squares) and MEW (red crosses) on the compromise axes. For each sectors, the sampling dates are linked by arrows indicating the direction of the trajectory over time.

For the four selected-lagoon sectors these trajectories are represented in Figure 2-4. Table 2-3 provides average values and two-way comparisons for water-column variables before and after the implementation of the management actions. In general, our results confirm the occurrence of re-oligotrophication for Bages-Sigean North (BGN), Grec (GRC) and Méjean West (MEW), since the implementation of management actions. During the entire monitoring period, Ayrolle showed the lowest values for all these variables (e.g. TN, TP, CHLa, NO₃_NO₂, NH₄, PO₄, Turbidity), confirming that it can be used as an oligotrophic reference state. Both MEW and GRC can be characterized as hypertrophic before the on-set of re-oligotrophication, while BGN was meso- to eutrophic (see Table 2-3). Before trying to combine the different re-oligotrophication trajectories, we will discuss the trajectories for each lagoons separately, illustrating them by time-series of water-column variables, vegetation cover and biomasses (Figures 2-5 and 2-6).

The position of the oligotrophic Ayrolle lagoon (AYR) in the compromise was systematically in the upper right part with positive coordinates for axes 1 and 2 (Figure 2-4a, 2-4b). The mean concentrations of TN and TP were 31.93 μM and 0.69 μM , respectively. The mean concentrations of the dissolved inorganic nutrient were 0.49 μM for NH₄, 0.14 μM for NO₃_NO₂ μM and 0.10 μM PO₄. In addition, low levels of turbidity (1.53 NTU) and CHLa concentrations (1.07 $\mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$) were observed (Figure 2-5, Table 2-3). Among years, the positions of the environmental variables and species compositions of the submerged macrophyte communities in AYR showed minor movements in the compromise factor map. This suggests that the environmental variables and structures of the species assemblages were rather stable, showing only small fluctuations over the study period (1999-2015). Such minor fluctuations were indeed confirmed by very low standard deviations (SD) of water column variables (Table 3). The species composition was also very constant, i.e. dominated by *Z. noltei* and *A. acetabulum*, although total vegetation cover showed significant fluctuations (Fig. 6a). A minimum vegetation coverage of 41 % was observed in 2005 corresponding to a biomass of *Z. noltei* of $62.2 \pm 76.7 \text{ g m}^{-2}$, compared to a biomass of *Z. noltei* of $767 \pm 492 \text{ g m}^{-2}$ observed in 1999. Furthermore, *Z. marina* presence strongly fluctuated; i.e., it was observed in 86 % of the benthic stations in 2002 and was only observed in only 2 stations in 2005 and only one station in 2007 (number of benthic stations=14).

In the following years (2007, 2010, 2013), the total vegetation cover and the frequency of occurrence of *Z. marina* returned to values observed before 2005.

Before 2003, the Bages-Sigean North (BGN) lagoon sector was qualified as meso- to eutrophic (see Table 2-1 and Table 2-3). In the STATICO compromise analysis, this sector moved from slightly eutrophicated conditions (negative part of the axis 1 and 2 of the compromise, close to the center of the compromise) towards oligotrophic conditions close to those observed in Ayrolle (AYR). Before 2003, nutrient concentrations in BGN sector were low compared to those observed in Méjean (MEW) and Grec (GRC). Since the implementation of management actions for sewage treatment in 2003, levels of TN, TP and PO₄ decreased significantly (Wilcoxon test, $p < 0.05$), by 29 %, 58 % and 80 %, respectively. Simultaneously, CHLa decreased significantly (Wilcoxon test, $p < 0.05$) by 50 % (Figure 2-5 and Table 2-3). In contrast, dissolved inorganic nitrogen and turbidity showed no significant differences before and after the implementation of management actions. Concomitantly with the changes in the water-column we observed a change in the macrophyte community composition over the study period. From 1999 to 2005, the vegetation was dominated by the species *Ulva rigida*, *Gracilaria gracilis*, *Gracilaria bursa-pastoris* (S.G. Gmelin) P.C. Silva and *Cladophora vagabunda* (Linnaeus) van den Hoek. The mean total vegetation cover decreased from 89.1 ± 13.6 % in 2002 to 68.5 ± 34.8 % in 2005 (Figure 2-6b). In 2005, *G. gracilis* represented the highest average biomass of the sector (117 ± 154 g m⁻²) compared with *C. vagabunda* (6.1 ± 5.1 g m⁻²) and *Z. noltei* (4.8 ± 15.1 g m⁻²). The same year, the seagrass *Z. noltei* declined strongly and *Z. marina* disappeared. In addition, a lack of vegetation was observed in some benthic stations. In 2007, a recovery of *Z. marina* was observed in 2 stations and the occurrence of *Zostera spp* started to increase and finally, in 2013, this genus was found at all the benthic stations. The mean cover of *Zostera spp* also increased, showing mean value of 20.9 ± 22.6 % and 34.4 ± 30.4 % in 2010 and 2015, respectively. In 2013 and 2015, the total mean vegetation cover reached more than 70 % (Figure 2-6b). Furthermore, the species richness increased from 4 to 12 species between 2005 and 2015.

Table 2-3 Statistics of water column variables during the study (1999-2015): mean, standard deviation (SD), numbers of values (N). The values before and after management actions were tested with a Wilcoxon-Mann-Whitney test between 2 groups. In GRC, to compare the differences between the three periods a Kruskal-Wallis test then a pairwise Wilcoxon test were used. The letters B (Before management actions), A1 (After first management actions), A2 (After a second period of management actions) indicate between which periods a significant differences were observed. Total nitrogen (TN, μM), total phosphorus (TP, μM), Chlorophyll a (Chl a, $\mu\text{g.l}^{-1}$), ammonium (NH_4 , μM), nitrate_nitrite ($\text{NO}_3\text{-NO}_2$, μM), phosphate (PO_4 , μM), turbidity (TURB, NTU). * indicated significant values ($p < 0.05$).

Variable	lagoon	Years before/after MA		Mean	SD	N	p-value	
TN	AYR			31.93	11.14	49		
	BGN	1999-2003	B	54.42	14.99	12	< 0.001*	
		2004-2015	A1	38.74	8.07	36		
	GRC	1999-2005	B	216.30	80.90	19	< 0.001*	
		2006-2009	A1	141.69	119.51	11		B-A1, B-A2, A1-A2
		2010-2014	A2	55.56	21.60	15		
	MEW	2000-2005	B	333.80	110.08	16	< 0.001*	
		2006-2015	A1	103.76	69.15	30		
TP	AYR			0.69	0.26	49		
	BGN	1999-2003	B	3.22	1.93	12	< 0.001*	
		2004-2015	A1	1.34	0.60	36		
	GRC	1999-2005	B	11.97	6.58	19	< 0.001*	
		2006-2009	A1	6.21	6.49	11		B-A1, B-A2
		2010-2014	A2	3.47	2.17	15		
	MEW	2000-2005	B	19.22	1.58	16	< 0.001*	
		2006-2015	A1	7.87	5.41	30		
Chl a	AYR			1.07	0.83	49		
	BGN	1999-2003	B	7.16	5.56	12	0.004*	
		2004-2015	A1	3.58	3.42	36		
	GRC	1999-2005	B	128.05	85.28	19	< 0.001*	
		2006-2009	A1	52.25	105.94	11		B-A1, B-A2
		2010-2014	A2	7.08	6.63	15		
	MEW	2000-2005	B	184.47	130.53	16	< 0.001*	
		2006-2015	A1	19.79	28.14	30		
NH4	AYR			0.49	0.29	49		
	BGN	1999-2003	B	0.85	0.99	12	0.125	
		2004-2015	A1	0.61	0.84	36		
	GRC	1999-2005	B	20.67	24.14	19	0.002*	
		2006-2009	A1	36.03	42.65	11		B-A2, A1-A2
		2010-2014	A2	1.12	1.53	15		
	MEW	2000-2005	B	1.90	3.40	16	0.230	
		2006-2015	A1	1.68	3.23	30		
NO3_NO2	AYR			0.14	0.12	49		
	BGN	1999-2003	B	0.45	0.76	12	0.453	
		2004-2015	A1	0.38	0.45	36		
	GRC	1999-2005	B	4.68	5.06	19	< 0.001*	
		2006-2009	A1	5.20	5.42	11		B-A2, A1-A2
		2010-2014	A2	0.22	0.19	15		
	MEW	2000-2005	B	0.41	1.58	16	0.390	
		2006-2015	A1	0.28	0.32	30		
PO4	AYR			0.10	0.15	49		
	BGN	1999-2003	B	1.47	1.61	12	0.005*	
		2004-2015	A1	0.29	0.49	36		
	GRC	1999-2005	B	2.25	5.06	19	0.007*	
		2006-2009	A1	0.63	1.21	11		A1-A2
		2010-2014	A2	1.17	1.23	15		
	MEW	2000-2005	B	1.59	6.36	16	0.090	
		2006-2015	A1	2.41	1.69	30		
TURB	AYR			1.53	1.26	49		
	BGN	1999-2003	B	2.74	1.41	12	0.088	
		2004-2015	A1	3.52	1.80	36		
	GRC	1999-2005	B	22.43	12.19	19	0.003*	
		2006-2009	A1	23.32	32.26	11		B-A2
		2010-2014	A2	8.26	5.49	15		
	MEW	2000-2005	B	27.11	12.79	16	0.001*	
		2006-2015	A1	15.00	11.60	30		

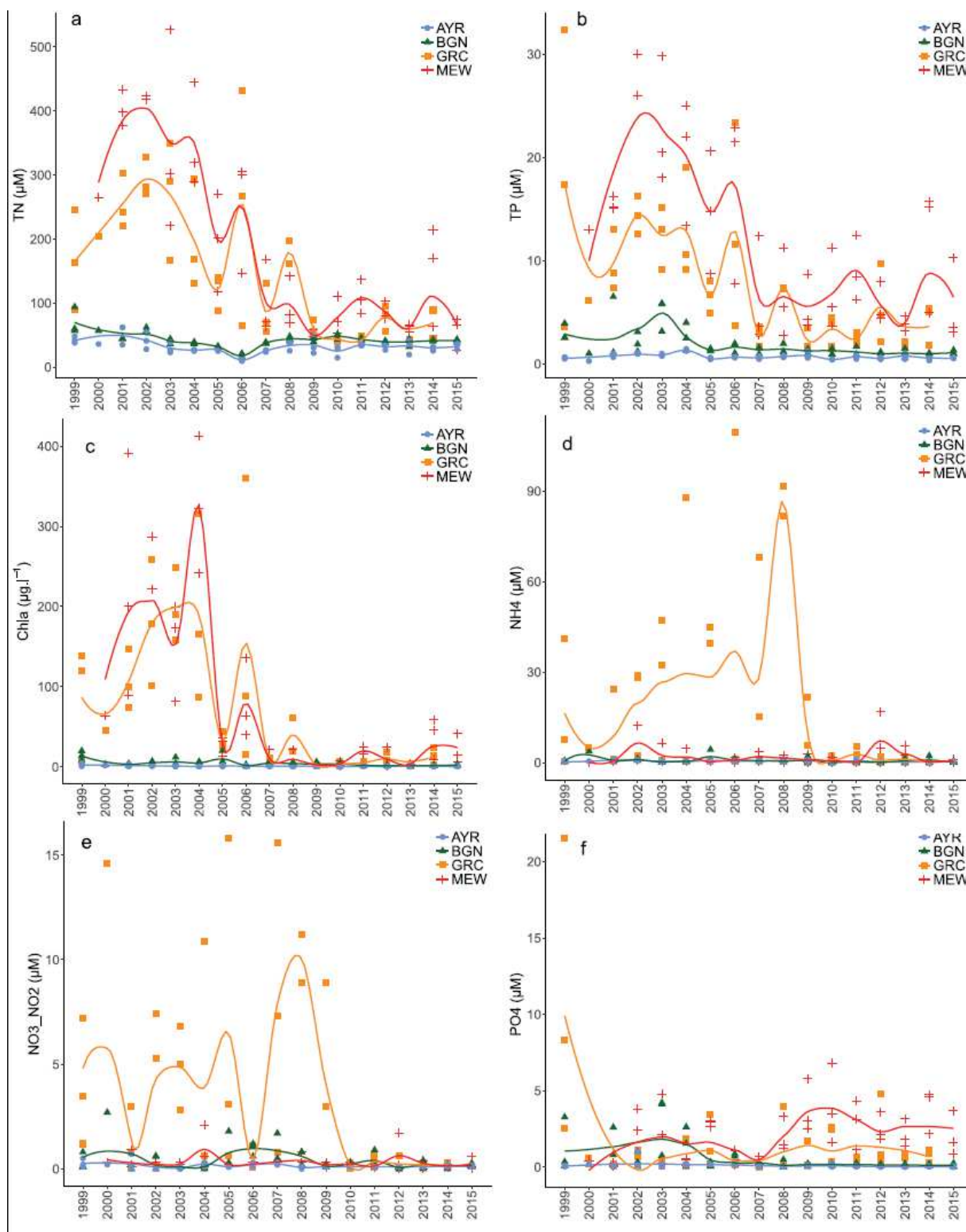


Figure 2-5 Time courses of (a) total nitrogen (TN), (b) total phosphorus (TP), (c) Chlorophyll a (Chla), (d) ammonium (NH4), (e) nitrate plus nitrite (NO₃_NO₂) and (f) phosphate (PO₄), between the summers of 1999 and 2015 for AYR (blue dots), BGN (green triangle), GRC (orange squares), and MEW (red crosses). For each graph, the LOESS regression line for each sector is reported.

Before 2005, Méjean (MEW) and Grec (GRC) lagoons were clearly qualified as hypertrophic. The first sampling years of MEW and GRC were projected to the left-most side of the compromise (negative coordinates on the first axis) both for environment and species composition (Figure 2-4a, 2-4b). Nevertheless, a strong difference was observed between MEW (positive values on the the 2nd axis before 2006) and GRC (systematically negative values on the 2nd axis). This difference was related to the absence of submerged aquatic vegetation (bare sediments) and higher concentration of CHLa in MEW before 2006 and to particularly high values of dissolved inorganic nitrogen in GRC (cf. Figure 2-3 and Figure 2-5). After 2006, MEW moved from positive values on the second axis to negative values and on the first axis it moved to the right achieving low negative values close to the center of the compromise. GRC positions conserved negative coordinates on both axes but also moved to positions closer to the center of the compromise (Figure 2-4a, 2-4b). After 2005, in both lagoons, TN, TP and CHLa dropped significantly (Wilcoxon test, $p < 0.05$), i.e., by more than 55 %, about 60 % and more than 79 %, respectively (Table 2-3). The turbidity level also showed a significant change after 2005 with a decline from 22.4 NTU and 27.1 NTU, in GRC and MEW, respectively, to about 15 NTU (Wilcoxon test, $p < 0.05$).

In MEW the move from the upper left towards the center of the compromise analysis (Figure 2-4) corresponded to a change from non-vegetated, i.e. *bare sediment*, to a macroalgal community composed of the genus *Ulva*, *Gracilaria* and *Chaetomorpha* (Figure 2-7a). No submerged vegetation was observed in 2001 and 2006, only some thallus of *Ulva clathrata* (Roth) C. Agardh and *Gracilaria gracilis* were present in one station in 2004 (Figure 2-7a). In 2009, an emergence of species was observed with a mean total vegetation cover higher than 60 % (Figure 2-6d). *U. rigida* was the dominant species (mean cover = 56.9 ± 26.6 %) followed by *G. gracilis* (mean cover = 5.3 ± 10.4 %) (Figure 2-7a). From 2009 to 2015, the mean cover of *U. rigida* declined by more than 90 %. In 2012 and 2015, *Gracilaria spp* and *Chaetomorpha aerea* became the dominant species. The red algae *Chondria capillaris* (Hudson) M.J. Wyne and *Solieria chordalis* (C. Agardh) J. Agardh also emerged in 2015. In 2015, macrophyte species were present in all the benthic stations. Between 2009 and 2015, the species richness increased from 5 to 9 species.

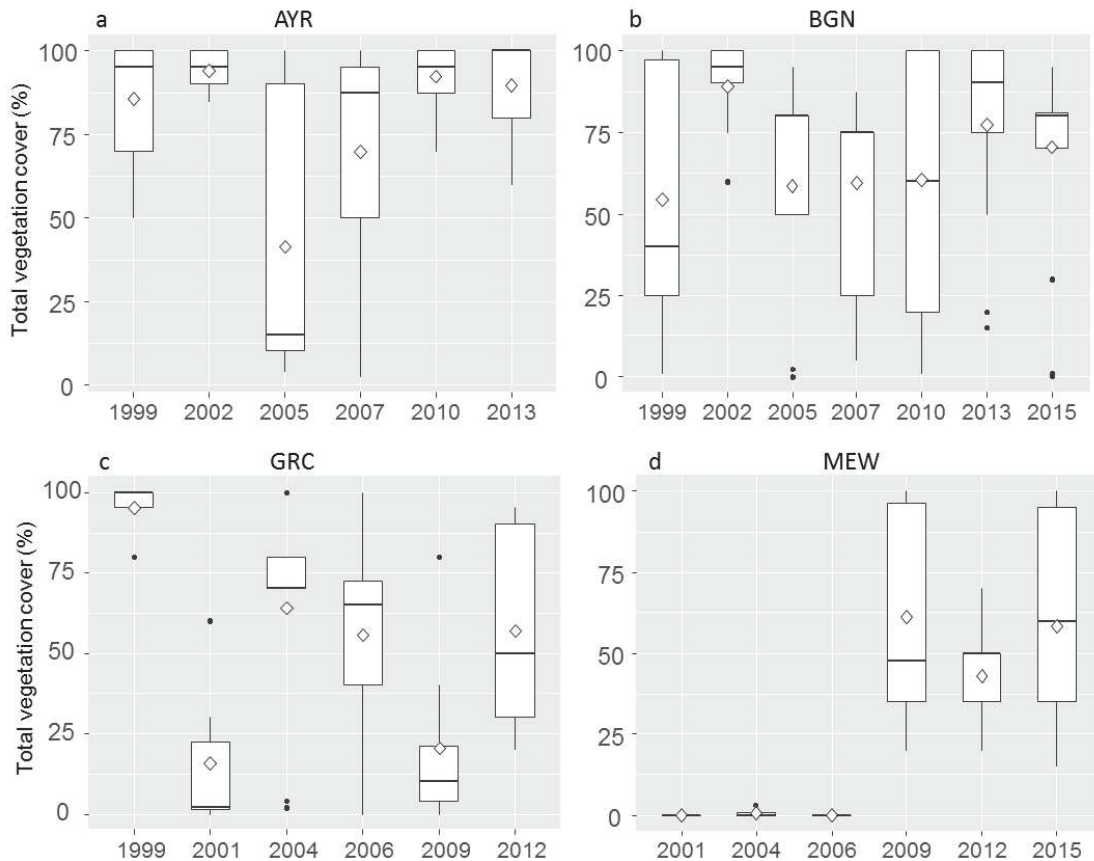


Figure 2-6 Time course of the mean total vegetation cover in (a) AYR, (b) BGN, (c) GRC and (d) MEW. Box and whiskers plots from spring data in all benthic stations. The whiskers represent the 5th and the 95th percentiles, the outer edges of the boxes represent the 25th and 75th percentiles, and the horizontal line within the boxes represents the median. The diamond symbol represents the mean.

The GRC sector followed a trajectory from the bottom left up toward the center of the compromise (Figure 2-4a, 2-4b). Submerged aquatic vegetation was present during the entire monitoring period. It was dominated by macroalgae although showing important fluctuations of the mean vegetation cover (Figure 2-6c, 2-7b) and biomass. From 1999 to 2009, the green algae *Ulva rigida* and also *Ulva clathrata* were the only species observed in the GRC (Figure 2-7b). In 1999, the mean vegetal cover of *U. rigida* was 95 ± 8.66 % for all benthic stations associated with a high average biomass (141 ± 117.6 g m⁻²). In 2001, a very important decrease of the average biomass (46 ± 130 g m⁻²) and the mean cover (15.7 ± 22.4 %, Figure 2-7b) of *U. rigida* was observed. Afterwards, the mean total cover increased in 2004 and in 2006 and dropped once again in 2009 to reach 20.4 ± 27.1 % (Figure 2-7b). Important reductions of nutrient loads were realized in two steps, i.e., in 2005 and in 2009. An important change of the

macrophytes community was observed in 2012 with the decline of *U. rigida* (mean cover: 3.2 ± 6.3 % in 2012) and the appearance of 3 new species: the red algae *Gracilaria bursa-pastoris*, *Gracilaria gracilis* and the green algae *Chaetomorpha aerea* (Figure 2-7b). In 2012, *G. gracilis* and *C. aerea* were dominant with a mean cover of 36.2 ± 22.6 % and 12.2 ± 6.3 %, respectively. *Ulva clathrata* had a mean cover of 5.7 ± 11.6 %.

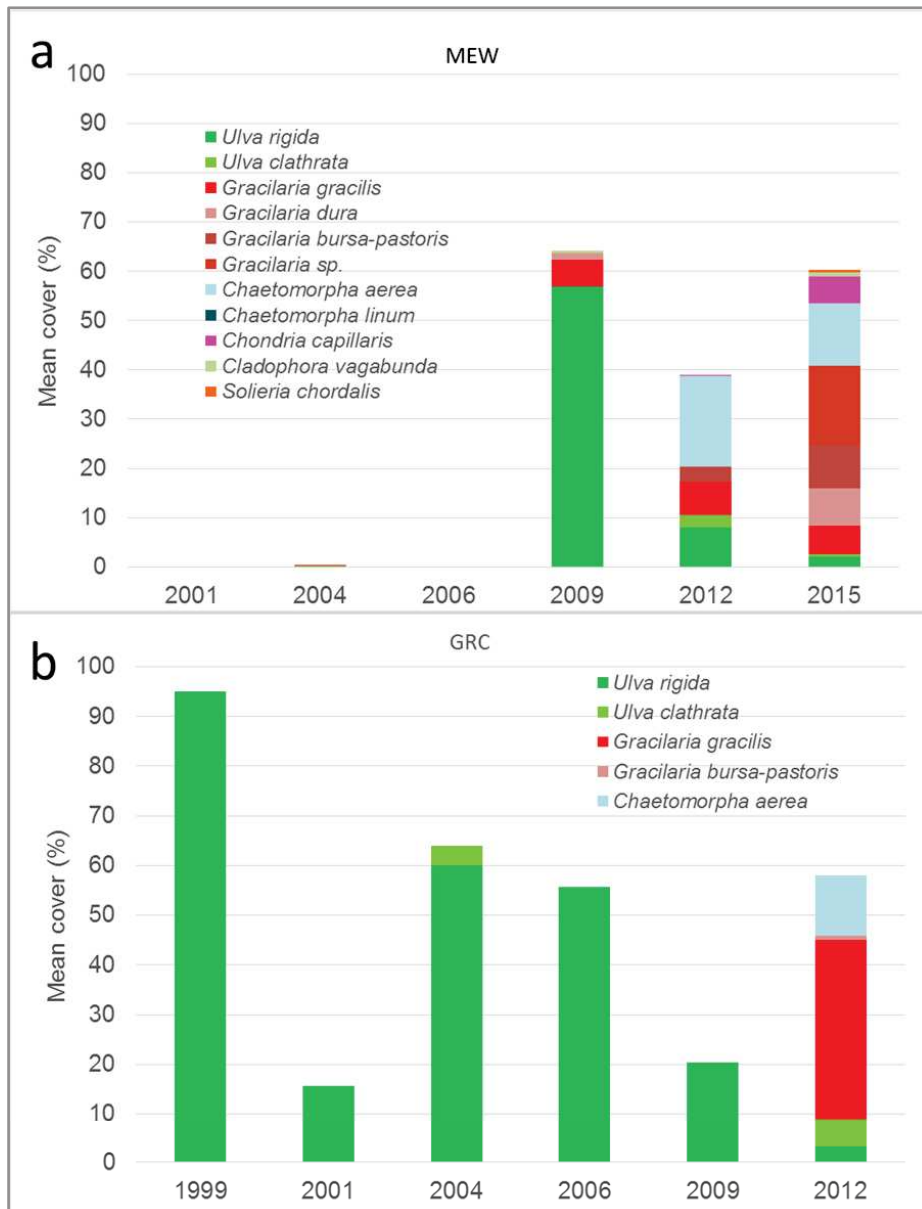


Figure 2-7 Time course of the mean cover of macrophytes species in (a) MEW and (b) GRC.

Organic matter and N and P contents in sediments

Averaged over the entire period, OM content was lowest in AYR and highest in GRC, i.e., 3.0 ± 1.6 % (mean \pm sd) and 11.0 ± 2.0 %, respectively (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$). TNsed and TPsed were lowest in AYR, i.e. 0.81 ± 0.53 g kg⁻¹ and 268 ± 79.5 mg kg⁻¹, respectively, and highest in MEW, i.e. 3.94 ± 0.89 g kg⁻¹ and 869 ± 99.57 mg kg⁻¹, respectively (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$). Between 1999 and 2010, we observed a decrease of about 25-30 % TPsed in AYR and BGN, i.e. from 313.8 ± 78.2 mg kg⁻¹ to 220.7 ± 79.3 mg kg⁻¹, and from 518.9 ± 110.7 mg kg⁻¹ to 384.6 ± 86.3 mg kg⁻¹, respectively (Wilcoxon test, $p < 0.05$). During the entire study period, OM content, and TNsed did not vary significantly in the 4 studied lagoons and TPsed showed no significant variation in MEW and GRC. Despite the fact that organic matter (OM) and N (TNsed) and P (TPsed) contents of sediments are important features for understanding re-oligotrophication trajectories, we were not able to include these in the STATICO analyses, because the monitoring of these data was less frequent and often not concomitant with the macrophyte observations.

DISCUSSION

For decades, several French Mediterranean lagoons were subjected to large amounts of nutrients coming from direct point discharges (e.g. sewage, industries) and diffuse sources (e.g. agriculture), which caused dramatic degradations of the aquatic communities, especially for benthic macrophytes. During the last 17 years and especially since the beginning of the 21st century, the local water authorities started rehabilitation works consisting in the treatment and/or displacement of several pollution sources in order to reduce the nutrient inputs into the lagoons. These management actions have led to an improvement in water quality in several cases (Derolez et al., 2013; Sargian et al., 2013; Ifremer, 2014). Our study, based on environmental and macrophytes data, allowed us to (i) to determine the general patterns (i.e., compromise) of the relationships between 7 water-column parameters (TN, TP, CHLa, Turb, NH₄, NO₃_NO₂, NH₄, PO₄) and macrophyte assemblages in 21 Mediterranean lagoons and (ii) to have a better understanding of the trajectories in terms of the aquatic vegetation succession during the water-column oligotrophication processes.

Relationships between water-column variables and macrophyte assemblages

Under oligotrophic conditions, Mediterranean lagoons are characterized by highest species richness and dominated by perennial macrophytes such as the macroalgae *Acetabularia acetabulum* and *Valonia aegagropila* and seagrasses (*Zostera marina* and/or *Zostera noltei*). Thanks to their ability to absorb nutrient in the sediment with their root system, seagrasses are particularly adapted to low nutrient levels in the water-column (Hemminga & Duarte, 2000; Larkum et al., 2006). Under more eutrophic and in nearly hypertrophic conditions these lagoons are dominated by free-floating macroalgae such as *Ulva spp*, *Gracilaria spp* and *Chaetomorpha area*. Worldwide, these species have been shown to usually bloom in response to increased anthropogenic nutrient inputs to coastal waters worldwide (Schramm & Nienhuis, 1996; Kennish & Paerl, 2010). The high affinity of *Ulva spp* for nitrate (NO_3^-) and ammonium (NH_4^+) and high growth rates give them a competitive advantage compared with more slowly growing species as seagrasses for example (Pedersen & Borum, 1997). Under hypertrophic conditions with continuously high nutrient inputs, phytoplankton is often the main primary producer, preventing macroalgal growth due to shading (Sand-Jensen & Borum, 1991; Duarte, 1995). This was clearly the case for the Méjean lagoon before 2006. Hence, this is also consistent with the schematic model of Schramm (Schramm & Nienhuis, 1996; Schramm, 1999) and *in situ* observations made by several authors in lagoons and more generally in coastal ecosystems (Sand-Jensen & Borum, 1991; Duarte, 1995; Burkholder et al., 2007; Viaroli et al., 2008; Le Fur et al., 2017). Nevertheless, intense eutrophication is not always associated with macroalgal decline (De Vries et al., 1996; Cebrian et al., 2014). For example, in more shallow lagoons, the effect of shading by phytoplankton is reduced and high flushing in lagoons with short residence times may restrict phytoplankton biomass to accumulate. This appears to be the case for Grec lagoon where hypertrophic conditions co-occur with a predominance of macroalgae.

Macrophytes trajectories throughout the oligotrophication process

In a more original way, we attempted to describe a general pattern for a re-oligotrophication trajectories all the way from hypertrophy to oligotrophy. Such a complete trajectory that was not observed for a single lagoon in our database, can be inferred by combining trajectories observed in the compromise factor map for different lagoons (*cf* Figure 2-4). Hence, we propose a conceptual scheme in Figure 2-8 based on our recognition of attraction basins (Walker et al., 2004) for different ecosystem states, each characterized by different macrophyte assemblages, and a re-oligotrophication trajectory with regime shifts between states, that is explained hereafter. The conditions in the hypertrophic Méjean lagoon before the reduction of the nutrient loading, were characterized by bare non-vegetated sediments and high phytoplankton densities reflected by high chlorophyll *a* concentrations, high TN and TP and high turbidity. This corresponds clearly to an attraction basin (Figure 2-8) as has been described for hypertrophic lakes by Scheffer et al. (1993), where high turbidity in the water column results in insufficient light for benthic macrophytes. On the oligotrophic side, an attraction basin based on rooted angiosperms (seagrasses) and perennial macroalgae such as *Acetabularia acetabulum* and *Valonia aegagropila* (Figure 2-8) is exemplified by Ayrolle lagoon (AYR). This lagoon exhibited small fluctuations both for the water-column variables and macrophyte composition. Stronger fluctuations occurred for vegetation cover, particularly for *Zostera* spp showing a decline of the coverage between 2002 and 2005 followed by a rapid recovery (Figure 2-6). These variations show that the concept of an attraction basin describes the ecosystem state better for these oligotrophic conditions than stable equilibrium. The variations may be linked to natural changes (e.g. climatic variability) or to occasional and short-term pressure on this lagoon.

Shortly after the reduction of the nutrient loading, a regime shift was observed for the hypertrophic Méjean lagoon from the bare non-vegetated sediments, phytoplankton-dominated state to a dominance of opportunistic macroalgae. Chlorophyll *a* concentration decreased by one order of magnitude (*cf*. Table 2-3) and changes of phytoplankton composition from picoeukaryotic Diatoms towards Green algae dominance (e.g. small *Chlorella*-like algae) and Dinophytes have been described by Leruste et al. (2016). The first species to spread out after the nutrient loads reduction

was *Ulva rigida* and later came other species such as *Gracilaria spp*, *Chaetomorpha spp*, *Chondria capillaris* and *Solieria chordalis* (see Figure 2-7).

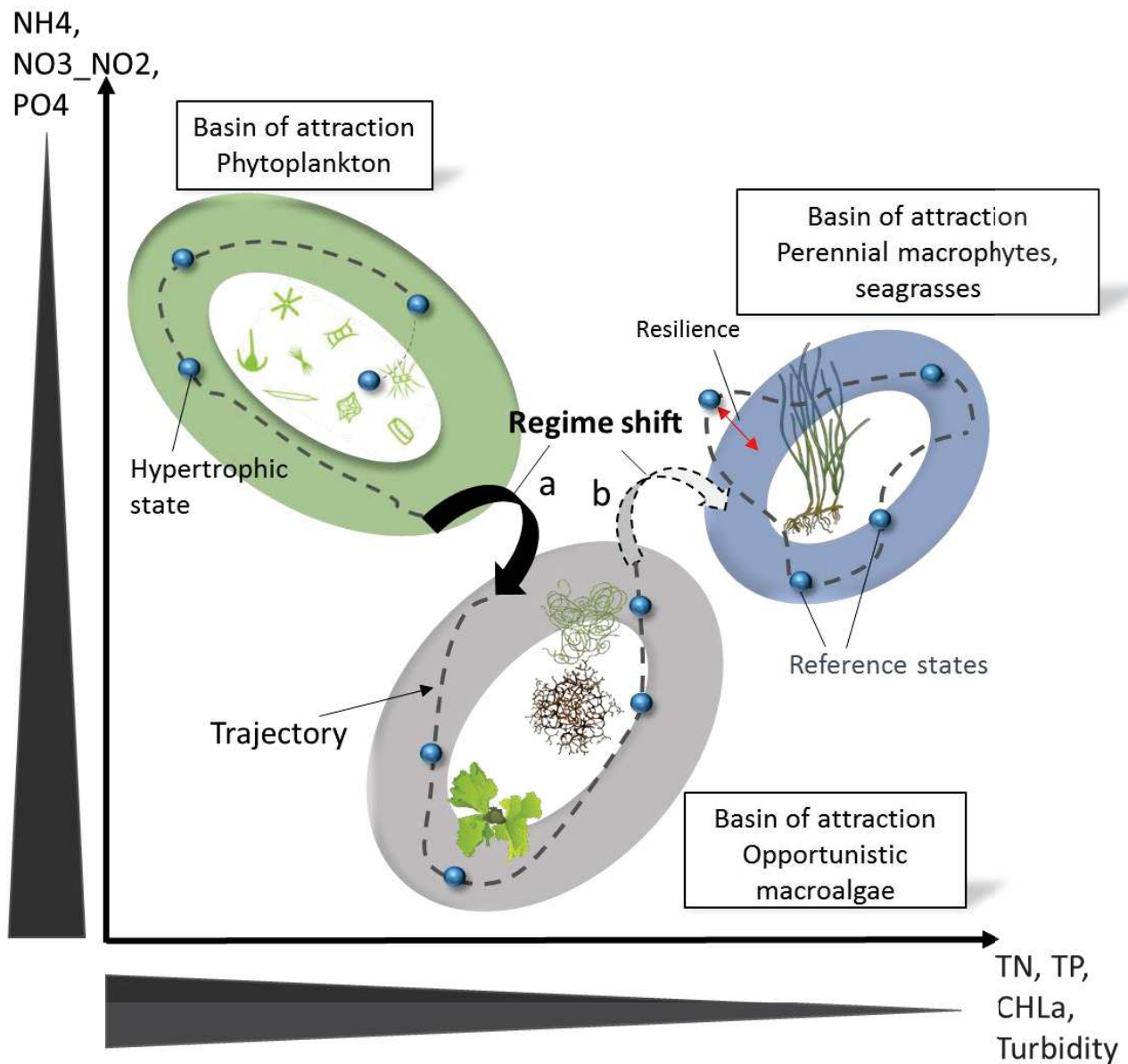


Figure 2-8 Illustration of ecological regime shifts along re-oligotrophication trajectories in coastal lagoons. Circles represent three basins of attraction (phytoplankton, opportunistic macroalgae, perennial macroalgae and angiosperms). The ball represents the possible ecosystem states with different vegetation assemblages according to the environmental conditions and variability in state space. The trajectory is the temporal sequence of states. The ball moves between basins of attraction following changes in nutrient concentration. The sequence during re-oligotrophication is characterized by **a**) (black arrow) a shift between phytoplankton and opportunistic macroalgae, **b**) (dashed grey arrow) a shift from opportunistic macroalgae and perennial macrophytes. The second regime shift was therefore not observed in our study. (Inspired from Tett et al. (2013).

In the shallow hypertrophic Grec lagoon *Ulva rigida* was present, albeit at fluctuating densities, throughout the entire 15-year period (see Figure 2-7). Hence, a third basin of attraction in these coastal lagoons corresponds to a dominance of opportunistic macroalgae. However, the factors driving which macroalgal species will bloom are still unclear. Thus, it is uncertain whether different secondary attraction basins exist within the macroalgal attraction basin. Studies on nitrogen nutrition and growth of *Ulva* and *Gracilaria* species, however, indicated differences between these genera. *Ulva* species have higher photosynthetic and growth rates and take up nitrogen more rapidly than *Gracilaria* (Fujita, 1985; Anderson et al., 1996). *Ulva* has a limited capacity to store nitrogen and depends on a constant high ambient concentration to sustain high growth rates. Conversely, *Gracilaria* maintains a high growth rate even when ambient nitrogen levels are low, can store nitrogen for longer and can persist when nitrogen levels are low or only sporadically high but its optimal growth rate is lower than *Ulva* (Ryther et al., 1981; Bird et al., 1982; Rosenberg & Ramus, 1982; Anderson et al., 1996). Furthermore, the increasing PO₄ availability could also favour *Gracilaria* as it may increase its photosynthetic rate (García- Sánchez et al., 1996). Thus with its ability to take up lower levels of nitrogen and to store it for long periods, *Gracilaria* should have a competitive advantage over *Ulva* when the nitrogen concentrations decrease (and become limiting factor for *Ulva*).

After nutrient reduction, the trajectories of the three degraded lagoon sectors illustrated in our study (BGN, MEW, and GRC) were all directed towards oligotrophic conditions as observed in Ayrolle lagoons (Figure 2-4). Placed hypertrophic and oligotrophic conditions end to end, we postulate that the general pattern for re-oligotrophication in Mediterranean coastal lagoons is described by the following sequence, i.e. (i) bare non-vegetated sediments, phytoplankton-dominated state > regime shift > (ii) opportunistic macroalgae > regime shift > (iii) seagrass and perennial macroalgae dominated state (Figure 2-8). However, we did not observe the latter regime shift for Méjean and Grec lagoons, which remained in the macroalgal dominated state. The studied 10-years re-oligotrophication trajectory was probably not sufficiently long enough for these lagoons that had been very strongly impacted by nutrient-overenrichment during decades. In contrast, in the North sector of the Bages-Sigean lagoon (BGN), we observed a shift from an opportunistic macroalgae assemblage (e.g. *Gracilaria spp.*, *Ulva spp.*) before 2005 to a system dominated by *Zostera* species. Nevertheless, in this sector *Z. noltei* had never completely disappeared and, therefore,

one could argue that it rather corresponds to a resilience of the seagrass dominated state than to a regime shift.

When a system is resilient, it tends to stay in its attraction basin if the threshold of forcing or disturbance is not exceeded. An ecosystem can be resilient both in degraded or non-degraded states. In this study, we thus observed for two lagoons (AYR and BGN) a case of resilience of the angiosperm-dominated state. Similar examples of resilience have been observed in Thau lagoon (Plus et al., 2003) and Biguglia lagoon (Pasqualini et al., 2017), where the aquatic angiosperms naturally recovered within one year after a dystrophic crisis (so-called malaïgue in Mediterranean lagoons) and relatively shortly (4-5 years) after improvements in sewage treatment and hydrological management, respectively. On the other hand, the macroalgal-dominated state seems also very resilient both with respect to shifts towards the phytoplankton-dominated state and the angiosperm-dominated state, forced by eutrophication and oligotrophication, respectively.

The recovery process and factors causing delay and difficulties for achieving management targets

The definition of “Recovery” has been well defined for management purposes as a return towards undisturbed system state once the pressure has been reduced or eliminated (Tett et al., 2013). It is *the process of an ecosystem regaining its composition, structure and function relative to the levels identified for the reference ecosystem* (McDonald et al., 2016). As noted by Lotze et al. (2011), “*the aim might be to recover a population or an ecosystem to pre-disturbance conditions or its “natural” state before human disturbance*”. However, in many studies (as in our case) the historical baseline is not known owing to the lack of historical data. We thus assumed in our study that for the recovery target we may use the oligotrophic Ayrolle lagoon as a reference site. Therefore, management is aiming at pursuing re-oligotrophication trajectories. However, we have to be careful with the choice of this recovery target because, as according to the trophic classification of Nixon (1995), some coastal lagoons naturally fall within the range of eutrophic, mesotrophic or oligotrophic conditions according to their natural conditions of nutrient inputs and the residence times. Therefore, for some lagoons it will probably never reach oligotrophic conditions. For those lagoons where

a return to oligotrophic conditions is possible, the recovery of perennial macrophytes will probably be a long process. Hence, long-term monitoring is still needed to see if the system is able to recover by itself after reduction of nutrient loading without a need for additional measures (De Wit et al., 2017). However, several authors have suggested that most of ecosystems showed partial recovery and that time lag or hysteresis can delay the response to recover even after the reduction or the suppression of the pressure (Duarte et al., 2015).

Nutrient reduction plans have often failed to return coastal ecosystems to the pre-disturbance state due to hysteresis and shifting baselines (Duarte et al., 2015). As showed in our results, high internal nutrient loads have accumulated in the sediment during eutrophication. However, we only observed a reduction of TP, but not of TN in the sediment over the study period. The continuing nutrient fluxes from the sediment would support phytoplankton growth (Richardson & Jørgensen, 1996) or macroalgal growth, thus delaying the recovery process. However, following the reduction of external nutrient loading, the decrease of phytoplankton biomass increase the light availability for benthic primary producers. Therefore, macrophytes once again become important and can accelerate the recovery process by reoxygenating the sediment, intercepting the sediment-water column nutrient flux and temporarily retaining nutrients in plant biomass (McGlathery et al., 2007).

According to Duarte et al. (2015) recovery is believed to be dependent also on the connectivity between the degraded recovering and adjacent healthy ecosystems. Connectivity would allow the supply of propagules and colonizers (Pratt, 1994) and will also impact other functional aspects through its influence on the resilience of ecosystems (Elliott et al., 2007).

In addition to internal loading and the lack of connectivity with healthy ecosystems, other factors can also limit the recovery, as nutrient inputs from diffuse sources (e.g. agriculture), which are still difficult to evaluate and manage. Hence, diffuse nutrient sources still contribute to maintaining eutrophic conditions in several lagoons. In addition, Grec and Méjean lagoons are not directly connected to the sea but received nutrient-rich waters from a canal (Rhône to Sète canal). This context will not help these lagoons to recover fastly. Furthermore, coastal lagoons can be highly impacted by chemical contaminants (Munaron et al., 2012) and some of these compounds can impact the photosynthesis and the growth of macrophytes (Haynes et al., 2000; Chesworth et al., 2004). Physical factors such as sediment resuspension can

also limit the recovery, by maintaining low water transparency and limit light availability for macrophytes. Dense seagrass meadows are known to stabilize the sediment by dissipating wave energy and promoting particle trapping and water clarity (Hemminga & Duarte, 2000; Carr et al., 2010). But in the absence of vegetation, the sediment resuspension and consecutive high turbidity will limit the reestablishment of these rooted macrophytes. In addition, the historical states of the Méjean and Grec lagoons are not known. We do not know if rooted macrophytes were initially present in all the stations of these lagoons. A recent study tested the potential presence of *Z. noltei* in the Méjean lagoon simulating oligotrophic conditions of the water column. They showed that several areas of this lagoon were not able to harbor this species in relation to the wind and the bottom shear stress (Ouisse et al., 2014c). This highlights that, when the historical state of an ecosystem is unknown, the desired state may not be reached due to natural conditions even when the pressure have been removed.

CHAPITRE III

METABOLISME ET FLUX DE NUTRIMENTS DES COMMUNAUTES BENTHIQUES

III.1 Contexte général et résumé

Dans les chapitres précédents, nous avons pu montrer que la structuration des macrophytes benthiques dans l'espace et dans le temps était liée aux conditions environnementales. Bien plus que des indicateurs d'état, les macrophytes benthiques en milieu lagunaire pourraient également jouer un rôle dans le processus d'oligotrophisation. En effet, ces producteurs primaires pourraient d'une part participer à la régulation des concentrations en nutriments dans l'eau en utilisant l'azote et le phosphore disponible dans le milieu (McGlathery et al., 2007) et d'autre part limiter la turbidité en participant à la stabilisation du sédiment, comme cela a déjà été démontré pour les herbiers de phanérogames marines (Ganthy et al., 2011). Afin de tester cette hypothèse, six communautés benthiques caractéristiques des différents stades du processus d'oligotrophisation ont été suivies pendant un an : trois communautés appartenant au bassin des macroalgues opportunistes (*Ulva rigida*, *Gracilaria sp.* et *Chaetomorpha aerea*.) et trois communautés appartenant au bassin des espèces pérennes (*Zostera marina*, *Zostera noltei* et *Halopithys incurva*). Les flux benthiques d'oxygène, de carbone, d'azote et de phosphore des différentes communautés suivies ont été estimés à partir d'incubations *in situ*. Cette méthode, couramment utilisée (Viaroli et al., 1996; Martin et al., 2007; Ouisse et al., 2014b par exemple), est basée sur la mesure des concentrations initiales et finales (après 1 à 2 heures) dans un système clos équipé d'une pompe. Une augmentation de la concentration d'un élément au cours du temps, correspond ainsi à une production de cet élément par la communauté. Au contraire, la diminution de la concentration d'un élément entre le début et la fin correspond au piégeage de l'élément suivi.

Dans un premier temps, nos résultats ont permis de mettre en évidence des flux benthiques plus importants pour les espèces éphémères, quels que soient la saison et l'élément suivi. En effet, le métabolisme et les demandes en azote et en phosphore de ces espèces sont souvent plus importants que les espèces pérennes. Dans un contexte de restauration et de limitation forte des apports d'azote et de phosphore externe, le sédiment semble être la source principale de nutriments pour les producteurs primaires dans le système. Cette hypothèse a déjà été émise par Leruste (2016) pour expliquer le

changement des communautés phytoplanctoniques au cours du processus d'oligotrophisation. Cette hypothèse semble aussi concerner les macrophytes benthiques pour lesquelles les besoins en azote et phosphore ne peuvent pas être soutenus par les concentrations dans la colonne d'eau. Le développement des macrophytes benthiques auraient ainsi un rôle fonctionnel dans la restauration des lagunes méditerranéennes, en interceptant les nutriments provenant de la reminéralisation des nutriments avant que ces derniers soient disponibles dans la colonne d'eau pour le phytoplancton.

Article 3

Metabolism and benthic nutrient fluxes of macrophytes communities in Mediterranean lagoons

Ines Le Fur¹, Rutger De Wit², Martin Plus³, Ivano Vascotto¹, Gregory Messiaen¹,
Martine Fortune¹, Marion Richard¹, Jocelyne Oheix¹, Patrick Raimbault⁴,
Nathalie Malet⁵, Tom Berteaux¹, Vincent Ouisse¹

¹*Ifremer, UMR MARBEC (IRD, Ifremer, Université de Montpellier, CNRS)*

*Ifremer, Laboratoire Environnement Ressources Languedoc Roussillon (LER LR), avenue
Jean Monnet, CS 30171, 34203 Sète Cedex, France*

²*CNRS, UMR MARBEC (IRD, Ifremer, Université de Montpellier, CNRS)*

Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France

³*Ifremer, Laboratoire d'écologie pélagique (DYNECO-PELAGOS)*

Centre Bretagne, ZI Pointe du Diable, CS 10070, 29280 Plouzané, France

⁴*CNRS, Institut Méditerranéen d'Océanologie*

Université Aix-Marseille, campus de Luminy, 13000 Marseille, France

⁵*Ifremer, Laboratoire Environnement Ressources Provence-Azur-Corse (LERPAC)*

Station de Bastia, ZI Furiani, Immeuble Agostini, 20600, Bastia, France

En préparation

INTRODUCTION

In shallow coastal ecosystems, macrophytes including rooted angiosperms and macroalgae, are often abundant and represent the main primary producers (Sand-Jensen & Borum, 1991; Valiela et al., 1997; McGlathery et al., 2007). These macrophytes play an important structural and functional role, since they support biodiversity, provide food and shelter for many organisms (Jaschinski et al., 2008; Ouisse et al., 2011b). They also provide support for epiphytic microalgae, which contribute in many cases about 20-50 % of the total primary production of the benthos (Hemminga & Duarte, 2000). Macrophytes also contribute to primary production and biogeochemical cycles (Charpy Roubaud & Sournia, 1990; Plus et al., 2001; Gattuso et al., 2006; Ouisse et al., 2011a) with community metabolism rates that typically exceed those of the phytoplankton compartment (Borum & Sand-Jensen, 1996; McGlathery et al., 2004). However, some hypertrophic systems occur in a phytoplankton-dominated state and are thus an exception in this respect (Le Fur et al., 2017 – **Chapitre 1** ; Le Fur et al., soumis - **Chapitre 2**).

In coastal ecosystems, seagrasses are observed on a variety of substrates such as sandy shores, mud flats and subtidal sandy sediments (Hemminga & Duarte, 2000; Duarte, 2002; Green, 2003). Macroalgae, which are abundant in rocky shore habitats can also form dense communities on sandy and soft muddy sediments (Middelburg et al., 2005), particularly in coastal lagoons. The macrophyte distribution in coastal lagoons is largely constrained by environmental factors such as salinity which discriminate the macrophyte assemblages in oligo- and mesohaline environments from those of poly- and euhaline environments. Other main factors include light and nutrient availability (Le Fur et al., 2017 – **Chapitre 1**). The distribution of macrophytes along the nutrient gradient is typically characterized by a dominance of slow growing species such as seagrasses and perennial macroalgae in oligotrophic conditions (nutrient-poor conditions) while fast-growing opportunistic macroalgae and phytoplankton dominate in eutrophic and hypertrophic conditions (under nutrient-rich conditions) (Duarte, 1995; Schramm & Nienhuis, 1996; Viaroli et al., 2008; Le Fur et al., 2017). The link between high nutrient availability and increased dominance of ephemeral macroalgae suggests that fast-growing species require high nutrient inputs to sustain their growth, while large-sized and slow-growing species are better adapted to nutrient-poor conditions.

Macroalgae located at the sediment-water interface have a high capacity for growth and nutrient uptake (Viaroli et al., 1996). For these species, uptake rates are strongly influenced by thallus morphology, a functional trait that determines the surface/volume ratio, dissolved nitrogen concentrations in the seawater, and hydrodynamic flow. The latter regulates the formation and thickness of the boundary layer surrounding the algal thallus (Hurd & Stevens, 1997). Moreover, variation in nitrogen limitation among algal species could be partly explained by species-specific differences in nitrogen requirements and storage capacities (Pedersen & Borum, 1997). Seagrasses meadows often develop in oligotrophic waters (Hemminga et al., 1995; Ruiz & Romero, 2003; Lee et al., 2005) and sediment pore waters have often been considered as the main source of nutrients for seagrasses (Terrados & Williams, 1997; Short & McRoy, 2009). It is, therefore, generally assumed that the nutrient uptake by roots dominates over the uptake by leaves (Carignan & Kalff, 1980). However, some studies, indicate higher uptake affinities in leaves in comparison to roots (Stapel et al., 1996; Pedersen et al., 1997; Sfriso & Marcomini, 1999; Touchette & Burkholder, 2000). Essential nutrients for seagrass growth may be derived from decomposition of organic matter in the water column and sediment (Holmer & Olsen, 2002; Kilminster et al., 2006). Seagrass litter is likely the main organic source for regenerated nutrients in seagrass beds and nutrient recycling within these beds can be accomplished through rapid *in situ* decomposition of organic matter (Holmer & Olsen, 2002).

Submerged macrophytes have an impact on nitrogen and phosphorus dynamics through uptake and nutrient storage capacity. Dissolved inorganic phosphorus assimilated directly by macrophytes only comprises phosphate. Conversely, dissolved inorganic nitrogen (DIN) exists in different forms comprising ammonium, nitrate and nitrite. Ammonium is preferentially used by many primary producers. Nitrate may be used as well, however, its uptake requires energy and it must be reduced to ammonium for assimilation into structural biomass. Macroalgae and seagrasses are also able to take up dissolved organic nitrogen (DON) compounds. This ability enables to short cut the nitrogen recycling during organic matter degradation as it gives them access to additional nitrogen resources. Hence, in oligotrophic environments, uptake of amino acids by roots may provide seagrasses with a competitive advantage over macroalgae (Vonk et al., 2008; Alexandre et al., 2015). Uptake and retention of nutrients by macrophytes and the effects of primary producers on nitrogen losses from denitrification are key regulators of nutrient fluxes across the sediment water interface.

A diel pattern driven by primary producer is generally observed, with a positive flux of nutrients during dark and uptake during light because photosynthesis provides the energy required for uptake and assimilation (Turpin, 1991; Eyre & Ferguson, 2002; Eyre et al., 2011). Photosynthetic and respiratory activities of benthic macrophytes also alter chemical conditions in the upper layers of the sediment (oxygen and dissolved inorganic carbon concentrations, redox potential and pH levels) either by interactions in the rhizosphere of the rooted angiosperms or by the impact of their metabolism on the fluxes across the sediment water interface. Such biogeochemical interactions have an impact on different sedimentary processes such as nutrient adsorption to particles, ammonification, nitrification, denitrification and N₂-fixation (Nielsen et al., 2004).

French Mediterranean coastal lagoons are characterized by a large panel of trophic conditions ranging from oligotrophic to hypertrophic conditions. Accordingly, these systems are dominated by different macrophyte communities (Le Fur et al., 2017 – **Chapitre 1**). Benthic communities associated with primary producers will play a key role in the regulation of matter fluxes. We assume that the metabolism of benthic communities dominated by primary producers will vary (i) among different communities each characterized by different dominant species and (ii) within communities during the different seasons. The aim of the study is to measure the seasonal variations of metabolism and nutrient fluxes of benthic communities dominated by different macrophytes in lagoons having contrasting trophic level (from oligotrophic to hypertrophic).

MATERIALS AND METHODS

Study area and macrophytes studied

The study sites included six French Mediterranean coastal lagoons located in the Gulf of Lion (NW Mediterranean Sea, South of France, Figure 3-1). These lagoons are characterised by a nanotidal regime and a shallow depth (mean depth < 2m) except in the Thau lagoon where the depth can exceed 8 m for a large part of the lagoon. Macrophyte diversity is relatively high due to huge natural and anthropic environmental gradient between lagoons (Le Fur et al., (2017) – **Chapitre 1**). Low currents allow the macrophyte to cover large soft bottom area all over the year. The six benthic

macrophyte-sediment communities were studied in six lagoons: Bages, Ayrolle, Thau, Ingril sud, Prévost and Méjean lagoons (Figure 3-1). *Zostera marina* Linnaeus seagrass community [Zm] was studied in an oligo-mesotrophic area located in the north part of Bages at the benthic station 1 (Decimal degree (DD): 43.115899, 2.993179). *Zostera noltei* Horneman seagrass community [Zn] was studied in the oligotrophic Ayrolle lagoon at the benthic station 2 (DD: 43.082719, 3.057936). *Halopithys incurva* (Hudson) Batters (red algae) community [H] was studied in the mesotrophic Thau lagoon at the benthic station 3 (DD: 43.350528, 3.552471). In the meso-eutrophic lagoon Ingril sud, *Chaetomorpha aerea* (Dillwyn) Kützing (green algae) community [C] was studied at the benthic station 4 (DD: 43.447411, 3.791714). In the hypertrophic lagoons Prévost and Méjean, *Ulva rigida* C. Agardh (green algae) community [U] and *Gracilaria sp.* Greville (red algae) community [G] were studied at the benthic station 5 (DD: 43.527058, 3.917741) and the benthic station 6 (DD: 43.549883, 3.922967), respectively.

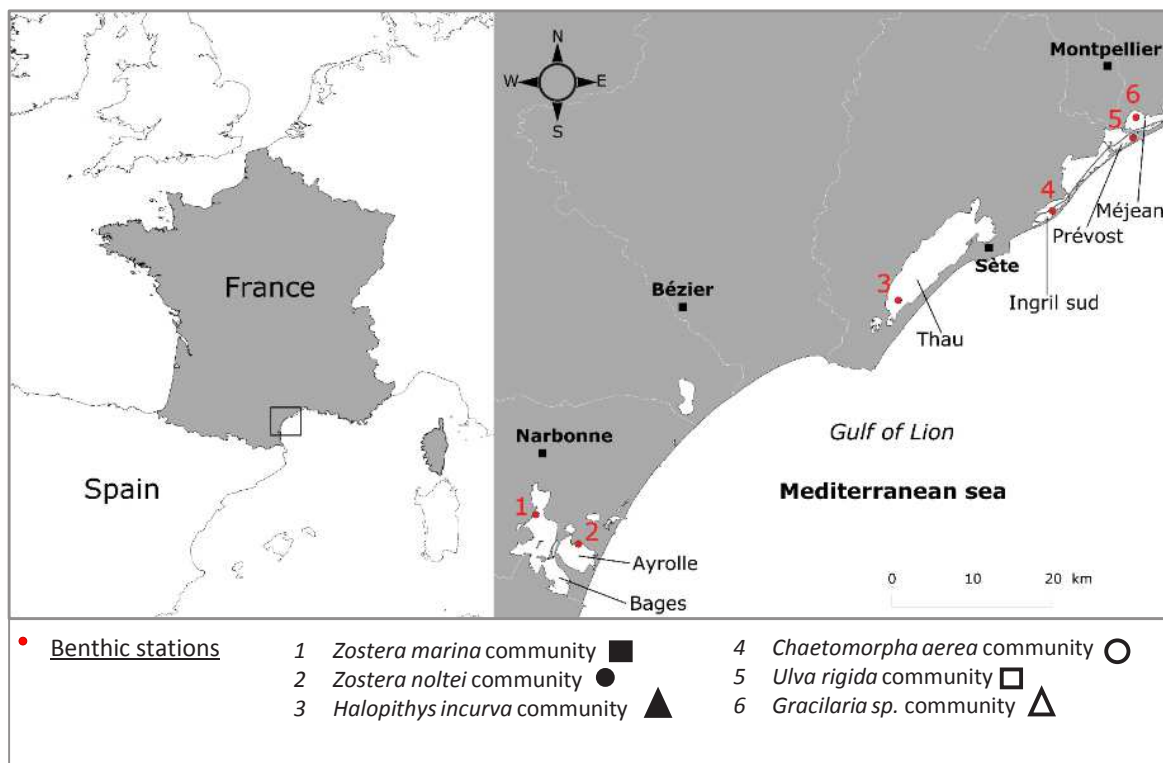


Figure 3-1 Location of the study area. The numbers correspond to the benthic stations where the macrophyte communities were studied.

In situ measurements of parameters

Temperature ($^{\circ}\text{C}$), salinity, dissolved oxygen (DO; $\mu\text{g l}^{-1}$ and %) and pH of water were measured using a digital multiparameter meter (Multi 3430 WTW) coupled with an optical oxygen sensor (FDO[®] 925, WTW), a standard IDS conductivity cell probe (TetraCon[®] 925, WTW) and a pH electrode (SensoLyt[®] 900, WTW). Two liters of water were collected with a plastic bottle to assess the turbidity. One liter of water was filter through a $0.47\ \mu\text{m}$ glass microfiber filter GF/F (Whatman[®]) in order to evaluate the chlorophyll *a* (chl *a*) concentration. The filters were stored in the dark at -25°C until their analyses. The physical and chemical characteristics of each lagoon are summarized in Table 3-1. Underwater photosynthetically available radiation (PAR; $\mu\text{mol quanta m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$) was continuously measured (1 min frequency) approximately 30 cm above the sediment surface using a spherical underwater quantum sensor (LI-COR 193) during the experimental light incubations for the measurements of benthic fluxes.

Benthic fluxes measurements

Benthic nutrient fluxes, community productivity and respiration were measured *in situ* using five Plexiglas benthic chambers (surface area covered = $0.13\ \text{m}^2$) containing macrophytes-sediment communities. The crown wheel of benthic chambers was pushed down to $\sim 13\ \text{cm}$ sediment depth by scuba-diving and benthic chambers were sealed with clear (for net community productivity [NCP] measurements) or dark (for community respiration [CR] measurements) hemispheres used to trap a known volume of water (c. 32.2 liters, depending on the insertion into the sediment). A submersible pump was connected to the benthic chambers and to a battery enclosed in a watertight chamber. Pump discharged recirculated water in the benthic chamber and was capable of maintaining a flow rate of $3\ \text{l}\cdot\text{min}^{-1}$ allowing gentle mixing of the water in the chamber. A dissolved oxygen probe (HOBO[®] U26-001) integrating temperature sensor was attached to the inside of the benthic chamber.

Table 3-1 Physical and chemical characteristics of Bages, Ayrolle, Thau, Ingril, Méjean and Prévost lagoons. ND: No Data, BDL: Below Detection Limit.

Lagoons	Mean depth (m)	Salinity	Temperature (°C)	Mean underwater scalar irradiance ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (\pm SD)	Dissolved O ₂ ($\mu\text{g.l}^{-1}$ / % saturation)	Turbidity (NTU)	Chl <i>a</i> ($\mu\text{g l}^{-1}$)	TN (μM)	TP (μM)	NH ₄ (μM)	NO ₃ +NO ₂ (μM)	PO ₄ (μM)
Bages												
Autumn	1.3	33.0	18.2	582 \pm 194	6.5 (86)	1.0	0.7	36.2	1.13	1.01	0.25	0.48
Winter		31.1	8.7	636 \pm 159	11.3 (118)	1.3	0.0	32.5	0.73	0.15	0.15	0.18
Spring		33.9	24.5	231 \pm 14	8.1 (117)	1.3	0.2	38.9	2.95	0.28	0.05	0.60
Summer		40.4	24.2	501 \pm 137	6.9 (103)	0.7	1.2	51.0	2.26	0.27	0.02	1.46
Ayrolle												
Autumn	0.8	35.0	17.2	ND	ND	1.1	0.2	11.8	0.28	0.43	0.11	0.05
Winter		36.2	10.9	395 \pm 39.3	8.5 (96)	2.7	0.1	13.9	0.40	0.57	0.20	0.04
Spring		35.5	19.6	1348 \pm 454	7.9 (106)	0.7	0.1	22.0	0.48	0.20	0.08	0.03
Summer		35.3	21.2	1945 \pm 280	7.8 (107)	1.0	0.1	40.4	0.52	0.21	0.03	0.07
Thau												
Autumn	3.5	39.4	16.4	361 \pm 46.3	7.5 (95)	0.5	0.3	17.8	0.45	0.04	0.06	0.12
Winter		38.2	9	305 \pm 115	9.1 (100)	0.4	BDL	15.0	0.47	0.57	0.11	0.06
Spring		38.3	16	765 \pm 172	7.9 (102)	0.8	0.2	16.8	0.55	0.02	0.17	0.01
Summer		42.2	21.8	626 \pm 83.5	6.6 (95)	0.5	0.6	32.3	0.69	0.09	0.10	0.04
Ingril												
Autumn	1.1	33.3	21.1	493 \pm 182	7.5 (100)	4.2	BDL	28.2	0.78	1.68	0.91	0.07
Winter		35.0	9.9	289 \pm 20.9	9.2 (101)	1.0	BDL	19.4	0.49	1.66	0.88	0.05
Spring		38.0	16.7	1285 \pm 260	7.3 (94)	3.6	BDL	39.2	0.97	0.10	0.19	0.01
Summer		41.2	25.9	967 \pm 216	6.3 (97)	0.9	BDL	46.8	0.93	0.27	0.03	0.04
Méjean												
Autumn	0.8	19.5	10	663 \pm 146	10.1 (101)	2.9	1.3	41.9	1.06	0.63	0.10	0.17
Winter		21.5	11.3	178 \pm 32.5	9.6 (99)	4.0	1.3	38.1	0.98	4.73	2.78	0.06
Spring		20.5	23.5	613 \pm 163	7.5 (95)	4.6	0.8	47.4	1.44	1.37	0.06	0.23
Summer		27.8	27.4	662 \pm 150	7.2 (106)	8.9	8.5	108	5.37	0.18	0.03	0.55
Prévost												
Autumn	0.9	30.4	9.9	873 \pm 188	8.7 (92)	3.8	BDL	26.1	0.76	4.05	6.50	0.24
Winter		34.0	12.1	625 \pm 52.9	8.5 (98)	6.3	0.2	13.8	0.52	0.66	1.11	0.03
Spring		34.8	20.8	1024 \pm 184	7.5 (102)	1.9	0.4	24.0	1.40	0.56	0.44	0.02
Summer		36.1	25.5	1068 \pm 193	7.0 (91)	4.7	1.1	29.9	1.18	3.00	0.34	0.16

Water was collected from inside the benthic chambers by scuba-diving using one liter plastic bottles at the beginning and the end of incubation (Duration of incubation was ca. 90 min and 120 min according to Ouisse et al. (2014b) and Olivé et al. (2015)). The pH of water sample was immediately measured after sampling on the boat. 200 ml of seawater were gently filtered through a 0.2 μm cellulose acetate filter (Sartorius Stedim[®]) and stored in PP bottle (carefully rinsed by filtered sample) for analyses of nitrate (NO_3), nitrite (NO_2), ammonium (NH_4), dissolved inorganic phosphorus (DIP), total dissolved nitrogen (TDN) and total dissolved phosphorus (TDP). Dissolved organic phosphorus (DOP) and dissolved organic nitrogen (DON) were calculated as the differences between total dissolved and inorganic forms; hence $\text{DOP} = \text{TDP} - \text{DIP}$ and $\text{DON} = \text{TDN} - \text{DIN}$. Additional subsamples of 100 ml were directly stored in glass bottles with 200 μl of sulfuric acid (2.5 mol l^{-1}) for the total forms of nutrients (TN, TP). Finally subsamples of seawater water (60 ml) were also filtered through a 0.47 μm glass microfiber filter GF/F (Whatman[®]) for potentiometric laboratory determination of total alkalinity (TA). All samples were immediately kept chilled between 2 and 8 $^{\circ}\text{C}$ in the dark in a cooler until arrival at the laboratory. Nutrient samples except TN and TP were frozen until their analysis. TN, TP and TA samples were stored in the dark at 4 $^{\circ}\text{C}$ in a fridge until their analysis.

Sampling strategy

All six benthic stations were studied sequentially during the water year 2016 once each season, starting in autumn of 2015 and including the winter, spring and summer of 2016. Five benthic chambers, positioned approximately 2 m apart to account for spatial variability, were used simultaneous at each station. One light incubation (under maximum light condition) and one dark incubation were performed over a day. All benthic chambers were opened between light and dark incubations to change the hemispheres and restore ambient conditions. We started the dark incubation at least 30 minutes after to allow the adaptation of macrophytes-sediment communities to the dark condition. At the end of dark incubation, all macrophyte communities and one sediment core (5cm inner diameter, 5 cm depth) inside each benthic chambers were collected.

Laboratory analyses

Turbidity were measured at the laboratory with an optic turbidimeter (Hach 2100N IS, ISO method 7027). Chl *a* was extracted in 90 % acetone, gently mixed, stored at 6°C for minimum 6h in the dark and centrifuged. Chl *a* content was determined by spectrophotometry (Aminot & K  rouel, 2007). The analytical methods for nutrient analyses are described in Table 3-2. All the nutrients were analyzed by spectrophotometry except for NH₄ which was analyzed by fluorometry according to Aminot & K  rouel (2007) Total alkalinity (TA) of water samples were measured the days following the experiments by the titration method (Millero et al., 1993) using a TitroLine® 7000 (SI Analytics). The DIC concentrations were finally calculated from the pH, total alkalinity (TA), temperature, pressure and salinity using the Seacarb package in R (Gattuso et al. 2016).

Sediment samples were analyzed for grain-size distribution, water and organic matter content. Each sediment samples were divided into two homogeneous subsamples. One subsample has been used to measure the water content after a 48 hour treatment at 110 °C in a drying cabinet and rate of organic matter was assessed after an 18 hour burning treatment at 450°C in a muffle furnace (Thermolyne 6000). All processes have been preceded and followed by weighing on a precision scale (Precisa 3100 C). Second subsamples were used to measure grain size distribution using the Fluid Module of a Beckman Coulter (LS-13320 Laser Particle Size Analyzer). First, 10g of sediment were dispersed in a 0.5 % solution of hexametaphosphate, homogenized by a mechanic agitation with an Intelli mixer RM-2L, and sieved on 1.6 mm mesh from which the coarse fraction has been weighed. A repeated pipette method on a same sample allowed us reproducible results while analyzing grain size distribution by laser diffraction technology.

Table 3-2 Analytical procedures for nutrient analysis. LoQ: limit of quantification.

Parameter	Abbreviation	Unit	Method	Material	LoQ (μM)	Range low/Range high (uncertainty) (μM)	Source
Nitrite	NO ₂	μM	1- Spectrophotometry based on Gries reaction. Flow injection analysis. Sulfanilamide and N-(1-Naphtyl)ethylene diamine	Continuous-flow analyzer AA3 seal analytical - Bran+Luebbe	0.05	< 1 (6.5) / > 1 (4)	Aminot & Kerouel, 2007
Nitrate+ Nitrite	NO _x	μM	2- Spectrophotometry. Flow injection analysis. Determination of nitrate by cadmium-copper reduction to nitrite (Wood et al. 1967)	Continuous-flow analyzer AA3 seal analytical - Bran+Luebbe	0.25	< 10 (6) / > 10 (3)	Aminot & Kerouel, 2007
Ammonium	NH ₄	μM	Fluorometry	AA3 seal analytical + Fluorometer Jasco FP2020	0.2	< 2 (10) / > 2	Aminot & Kerouel, 2007
Dissolved inorganic nitrogen	DIN	μM	NO ₂ +NO ₃ +NH ₄				
Phosphate	PO ₄	μM	3- Spectrophotométrie flux. Orthophosphate reacts with molybdate in acidic solution	Continuous-flow analyzer AA3 seal analytical - Bran+Luebbe	0.04	< 2 (8) / > 2 (4)	Aminot & Kerouel, 2007
Total dissolved nitrogen	TDN	μM	1 + 2 and oxydation with potassium persulfate	Continuous-flow analyzer AA3 seal analytical - Bran+Luebbe			Aminot & Kerouel, 2007
Total dissolved phosphorus	TDP	μM	3 + oxydation with sodium persulfate	Continuous-flow analyzer AA3 seal analytical - Bran+Luebbe			Aminot & Kerouel, 2007
Dissolved organic nitrogen	DON	μM	TDN-DIN				
Dissolved organic phosphorus	DOP	μM	TDP-PO ₄				

Macrophytes treatment

The days following the experiments, the macrophytes collected inside the benthic chambers were sorted and the macrofauna and debris (e.g. shell fragment) were removed. Macrophytes were identified at the species level when it was possible. Very small epiphytes were not identified. Taxonomic nomenclature followed AlgaeBase (Guiry & Guiry, 2016) and World Register of Marine Species (WoRMS Editorial Board, 2016). Then, all macrophyte taxa were rinsed with freshwater and then dried in an oven at 60°C for at least 48 h until to a constant weight. The biomass of macrophyte taxa was determined as dry weight (g DW). The biomass was expressed as g DW/m² by dividing the sum of the biomass of each macrophyte taxa measured in the 5 benthic chambers by the total surface occupied by the benthic chambers.

Benthic fluxes calculations

Nutrient, O₂ and DIC fluxes were estimated by following the concentration changes within each chamber. O₂ changes were calculated as the slopes of the linear regressions between incubation times; only the linear portions of the curve were used for the calculation. The dissolved inorganic carbon (DIC) fluxes were calculated during each incubation using the difference between the final and initial concentrations and assuming that DIC changes generally appeared linear over the sampling period (Kennedy, 2013; Ouisse et al., 2014b). Gross community production (GCP) was then calculated both for O₂ and DIC by correcting net production rates (NCP, light incubation) by community respiration (CR, dark incubation) assuming that CR rates are equivalent under light and dark conditions. CR, NCP and GCP were expressed in mmol m⁻² h⁻¹ using the incubation time, benthic chamber volume and surface area.

Mean community respiratory (CRQ) and photosynthetic quotient (CPQ) as well as the production/respiration ratio (P/R) were calculated as follow:

$$CRQ = |CR_{DIC}/CR_{O_2}|$$

$$CPQ = |GCP_{O_2}/GCP_{DIC}|$$

$$Production/respiration (P/R) \text{ ratio} = |(GCP \times \text{daylight period}) / (\text{hourly CR} \times 24)|$$

Mean community respiration and photosynthetic quotients were calculated as the slope of the regression lines (reduced major axis or geometric mean regression) between CR_{DIC} and CR_{O_2} and between GCP_{O_2} and GCP_{DIC} respectively. Since both variables were affected by natural variability and measurement errors and were not independent of the other, the geometric mean regression was applied (Ricker, 1973) to calculate the mean and standard deviation. The regressions have been forced to through the origin.

Nutrient fluxes were calculated using the difference between the final and initial concentrations (assuming linear response over the sampling period), the incubation time, benthic chambers volume and surface area and were expressed in $\mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$.

Net flux rates were calculated as the average of the dark and light flux rates

$$\text{Net flux rates} = \frac{(\text{light flux rates} \times \text{daylight period}) + (\text{dark flux rates} \times \text{Night length})}{24}$$

Statistical analysis

Two way analyses of variance (ANOVAs) were run in R software (version 3.1.1) for light, dark and net fluxes to test differences among the six macrophyte communities, Zn, Zm, H, C, U, G) and between seasons (autumn, winter, spring, summer) and for interacting effects of site and season. The significance level (alpha) was specified as 0.05. In some cases, variances in the compared groups were heterogeneous (Levene's test). However, ANOVAs are robust to violations of the assumption of homogeneous variances. Where there was an interaction, with the effect of season therefore dependent on site, one-way ANOVAs were used to further investigate the component parts of the interaction. That is, the effect of macrophyte communities were investigated separately for each seasons, and the effect of season was investigated for each macrophytes community. Where significant differences were found using two-way and one-way ANOVAs, post-hoc Tukey tests were used to determine which sites or seasons had similar or different fluxes. A Wilcoxon signed-rank test was used to test the difference between dark and light fluxes for each macrophytes communities. We were not able to test a difference between season for each macrophyte communities because the sample was too small (n=5).

RESULTS

Species biomass

Taxa total biomasses ranged from 32.5 g DW m⁻² in Ingril station (i.e. *Chaetomorpha aerea* community) in autumn to 920 g DW m⁻² in Thau (i.e. *Halopithys incurva* community) during spring (Figure 3-2). *Halopithys incurva* community had the highest biomass whatever the season with a maximum in spring. In Prévost the biomass of *Ulva rigida* was almost the same every season with a mean of 107 ± 4.35 g DW m⁻². In Ayrolle (*Zostera noltei* community), Ingril (*Chaetomorpha aerea* community), and Thau (*Halopithys incurva* community) the maximum biomass of macrophyte was observed in spring. In Bages the dominant primary producer was *Zostera marina* except in autumn with an important biomass of the red algae *Gracilaria spp.* and the green algae *Cladophora sp.* In Ayrolle, the green algae *Cladophora sp.* was present with *Zostera noltei* at each season. A decrease of the biomass of *Gracilaria sp.* was observed in spring in the Méjean station (Figure 3-2).

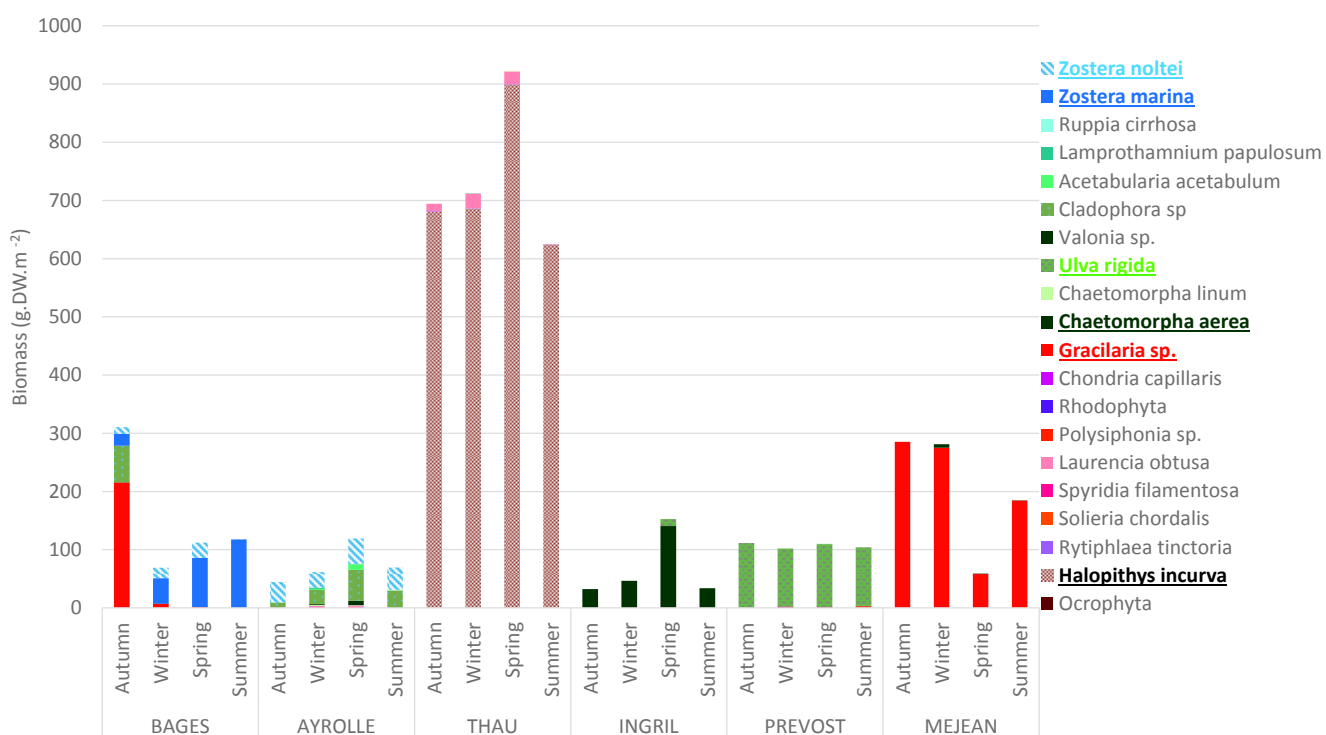


Figure 3-2 Seasonal total dry weight biomass of macrophytes relative to the total area of the 5 benthic chambers measured at the six benthic stations. The six species names underlined in the legend correspond to the six main macrophyte communities studied.

Environmental parameters of the studied areas

The physical and chemical characteristics of each lagoon are summarized in Table 3-2. All the experimental sites had a mean depth lower than 2 m except in Thau lagoon with an average of 3.5 m depth. The salinity was higher than 30 in all the sites whatever the season except in Méjean with a salinity ranging from 19.5 in autumn and 27.8 in summer. The temperature during the experiments was higher in summer (max=27.4°C in Méjean) and colder in winter (min= 8.8°C in Bages) except in Méjean and Prévost where the temperature in winter was higher than during autumn. The average underwater irradiance during the light incubations showed a minimum in winter (i.e., the lowest value was 178 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in Méjean) and maximum values in spring and summer (max=1945 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in Ayrolle) in all experimental sites except in Bages. In the latter lagoon, the underwater irradiance showed minimum values in spring and maximum values in winter. The highest turbidity values (> 3) were recorded in Ingril, Méjean and Prévost; the lowest turbidity were recorded in Thau (< 0.9 whatever the season). The highest TN and TP concentrations were measured in the Méjean lagoon during summer. The highest NH_4 and NO_3+NO_2 concentrations were measured in Méjean and Prévost in winter and autumn respectively, whereas the highest PO_4 concentration was measured in Bages in summer.

The analysis of the grain-size distribution of the sediment (Figure 3-3) showed a higher part of fine silt in Bages station, whereas the Thau station had a higher proportion of coarse sand. The sediment of Ingril, Prévost and Méjean station showed similar granulometry with a mix of fine silt, coarse silt and fine sand. The mean organic matter content ranged from $3.44 \pm 0.37 \%$ in Ingril station in winter to $16.93 \pm 6.75 \%$ in Bages in summer (Figure 3-4). In almost all the station, the organic matter content of the sediment was lower in winter and spring and higher in autumn and summer.

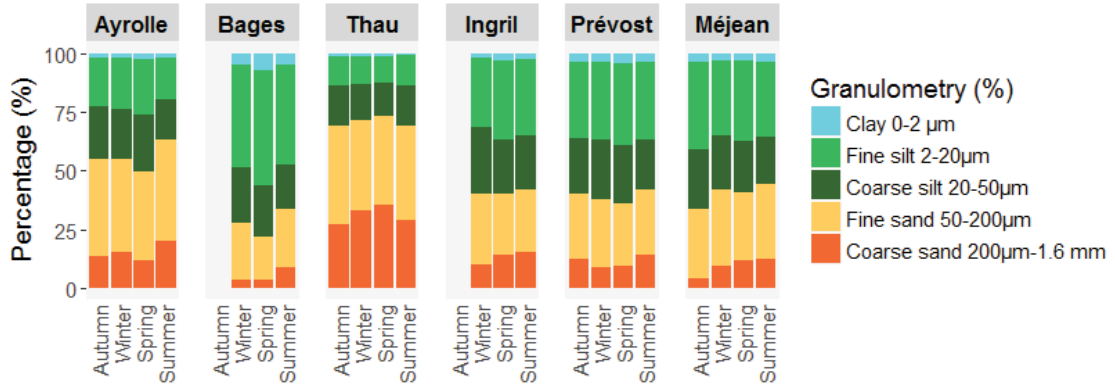


Figure 3-3 Seasonal proportion of clay, fine silt and coarse silt, fine sand and coarse sand in the sediment of the six experimental station.

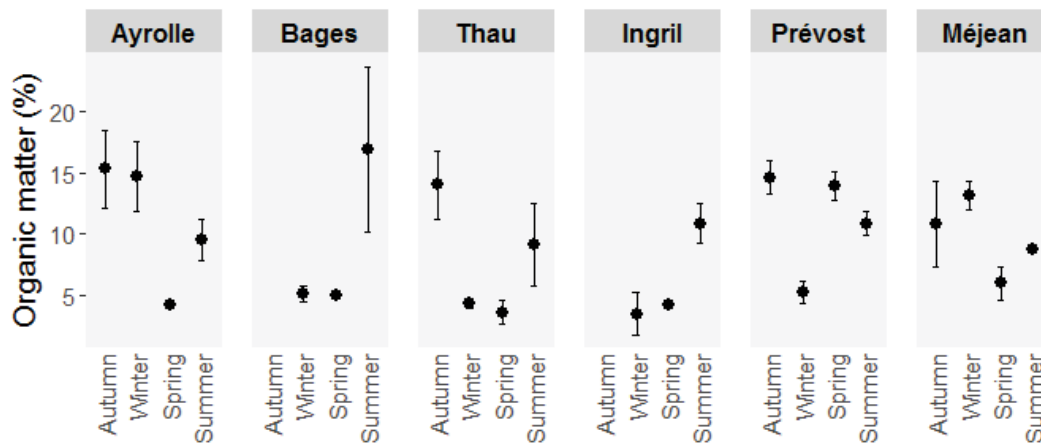


Figure 3-4 Seasonal rate of organic matter recorded in the sediment from the six experimental stations (mean ± SD; n=5)

Production/respiration

All benthic communities showed diel variations in O₂ fluxes, with O₂ consumption in the dark and O₂ production during the light incubations (Figure 3-5). An overall trend showed higher GCP and CR during spring and summer than during winter and autumn (one way anova, $p < 0.05$). In addition, our results also showed an increasing CR with higher temperature. The highest GCP were recorded in spring for *Ulva rigida* community and in summer for *Gracilaria sp* community with mean values of $38.64 \pm 1.19 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ and $49.53 \pm 13.95 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, respectively (Figure 3-5). The highest CR were observed in summer for *Gracilaria sp.* community with a

mean value of $-20.39 \pm 11.96 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. The minimum GCP was observed for *Chaetomorpha aerea* community in autumn with a mean value of $8.47 \pm 3.67 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ whereas the minimum CR was observed for *Zostera noltei* community in winter with a mean value of $-2.75 \pm 1.20 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$. Net oxygen fluxes measured for *Z. noltei*, *H. incurva* and *Gracilaria sp.* communities showed net autotrophy whatever the season. A net uptake of oxygen (net heterotrophy) was observed in spring and summer for *Zostera marina* community, in summer for *Ulva rigida* community and in autumn for *C. aerea* community (Figure 3-5).

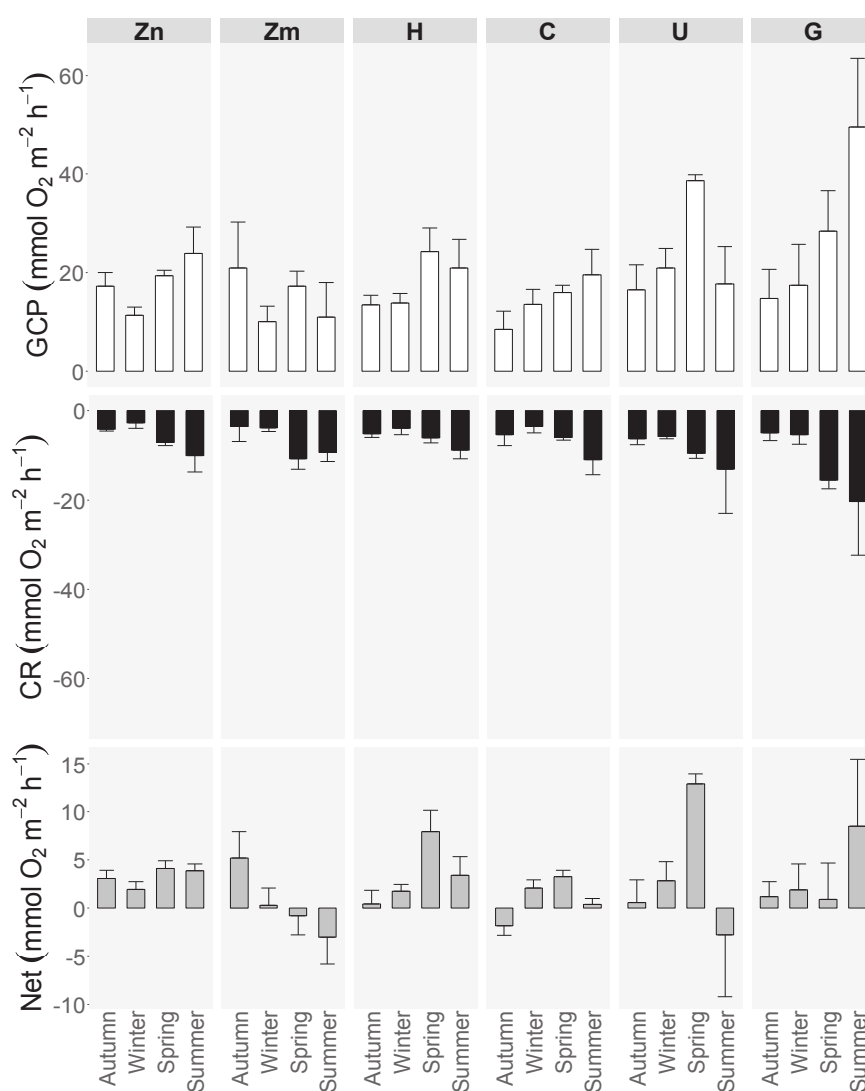


Figure 3-5 Seasonal gross community production (GCP), community respiration (CR) and net primary production (Net) expressed for the six macrophyte communities. The scientific names stand for *Zostera noltei* (Zn), *Zostera marina* (Zm), *Halophytis incurva* (H), *Chaetomorpha aerea* (C), *Ulva rigida* (U), *Gracilaria spp.* (G).

Nutrient fluxes

Nutrient fluxes showed a high variability with a high variety of patterns between macrophytes community under light and dark cycles. Negative values of fluxes refer to fluxes directed from the water column to the benthos (including the vegetation and the sediments), while positive fluxes refer to fluxes from the benthos to the water column. The largest fluxes were recorded in *C. aerea*, *U. rigida* and *Gracilaria sp.* communities both during light and dark incubations. In contrast, the lowest fluxes were recorded in *Z. noltei*, *Z. marina* and *H. incurva* community sediments (Figure 3-6). Nevertheless, because of high variability among sites within the different communities, the differences were not statistically different ($p > 0.05$).

Nitrogen fluxes during light incubation

The light NH₄ fluxes ranged from $-198.41 \pm 132.75 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ to $189.40 \pm 172.20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ both in *Gracilaria sp.* community in winter and spring, respectively (Figure 3-6). A general pattern appeared between seasons with less NH₄ uptake or higher effluxes in spring and summer than in autumn and winter (two-ways Anova, $p < 0.05$). An important release of NH₄ was observed in *Gracilaria sp.* community in spring compared with other seasons and other benthic communities. The net NH₄ fluxes showed positive fluxes in all macrophyte communities in summer (results not shown). On average, most macrophyte communities tended to show uptake of NO₃+NO₂ during the light incubation. The NO₃+NO₂ fluxes ranged from $-235.60 \pm 151.08 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ for *U. rigida* community in autumn to $3.60 \pm 3.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ in spring in *C. aerea* community (Figure 3-6). Two groups of macrophyte community were observed, i.e., perennial *Z. noltei*, *Z. marina* and *H. incurva* communities with very low NO₃+NO₂ fluxes and opportunistic *C. aerea*, *U. rigida* and *Gracilaria sp.* communities with higher fluxes showing important uptake of NO₃+NO₂ in autumn and winter and smaller uptake (or small effluxes in the case of *C. aerea* community) in spring and summer. *U. rigida* community showed the largest uptake of NO₃+NO₂, particularly during autumn and winter. The net NO₃+NO₂ fluxes were more or less balanced for *Z. noltei*, *Z. marina* and *H. incurva* communities whereas a net uptake of NO₃+NO₂ was observed in *U. rigida* in autumn, winter and spring and balanced in summer. In *Gracilaria sp.* community a net uptake of NO₃+NO₂ was observed in autumn and spring and a release in spring and summer.

The DON fluxes were highly variables between seasons and macrophytes communities. The most important DON effluxes and influxes were observed both in *Gracilaria sp.* community in spring with a mean value of $474.84 \pm 1022.57 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ and in summer with a mean value of $-884.99 \pm 2437.03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ (Figure 3-6). No season or benthic community effects nor interactions were observed for DON fluxes (two-way anova, $p > 0.05$).

Phosphorus fluxes during light incubation

PO₄ fluxes were very low in almost all the macrophyte communities particularly in *Z. noltei* community (Figure 3-6). The most important release of PO₄ were observed in *Z. marina* ($33.07 \pm 54.64 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$) and *Gracilaria sp.* ($21.06 \pm 15.28 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$) communities in spring. An important uptake of PO₄ was observed in *Gracilaria sp.* community in summer with a mean value of $-21.69 \pm 54.64 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$. The DOP fluxes ranged from $-121.88 \pm 258.92 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ to $48.60 \pm 57.72 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ for *Gracilaria sp.* community in summer and winter, respectively (Figure 3-6). No season or benthic community effects were observed for DOP fluxes.

Fluxes during dark incubations

Similar trends were observed for almost all the treatments during dark and light incubation ($p > 0.05$ pairwise wilcoxon signed rank test)

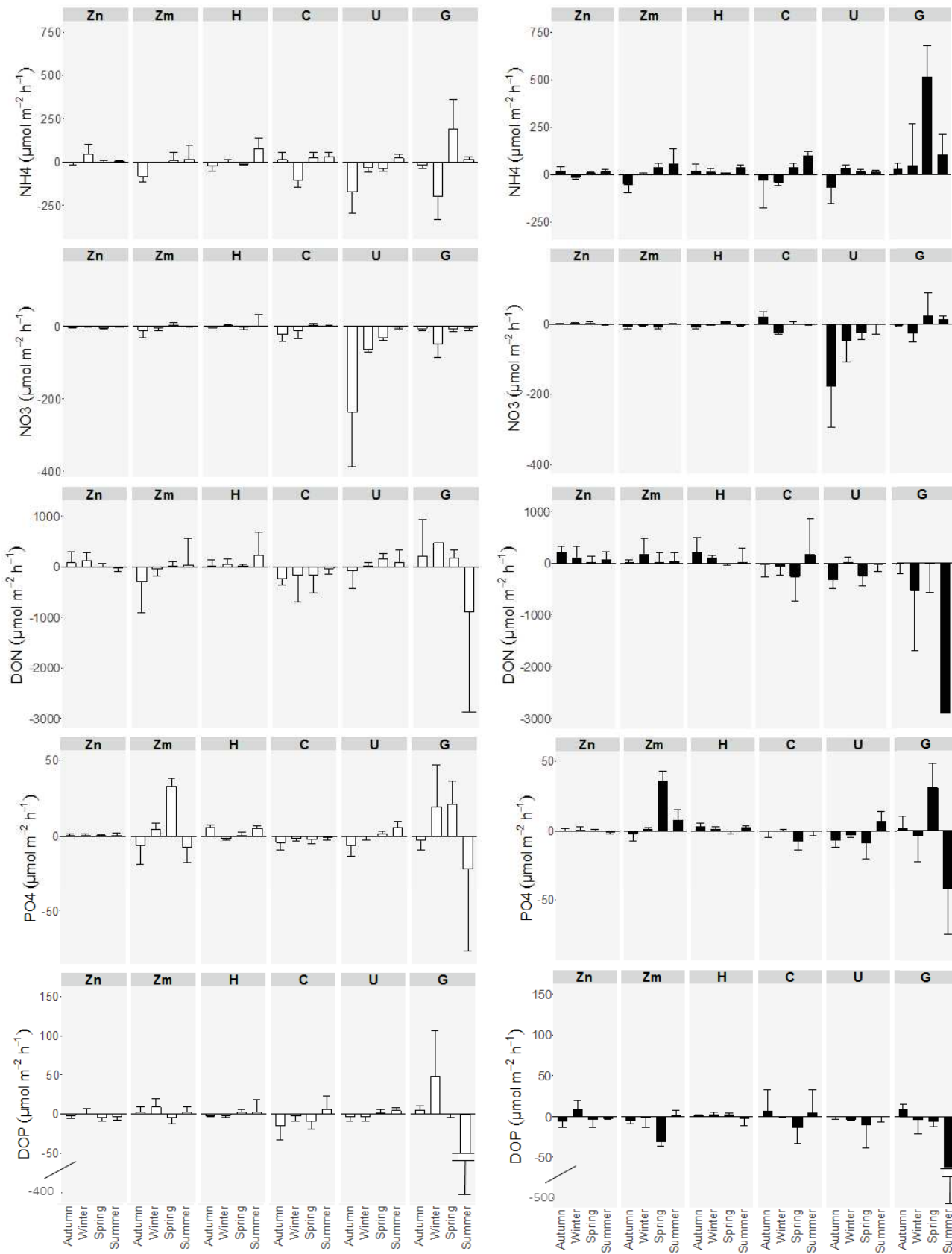


Figure 3-6 Light (white barplots on the left) and dark fluxes (black barplots on the right) of NH₄, NO₃ (NO₃+NO₂), DON, PO₄, DOP for the six macrophyte-sediment systems.

Relationship between benthic production and nutrient fluxes

Community photosynthetic and respiratory quotients

CPQ ranged from 0.42 ± 0.19 to 1.92 ± 0.24 for *C. aerea* community in autumn and winter, respectively (Figure 3-7). The CPQ values were closed to one for almost all the macrophyte communities. However, CPQ values were lower or closed to one for seagrass communities and remained relatively stable among the seasons compared with macroalgae communities. CPQ was lower than one in *H. incurva* community in summer, in *C. aerea* and *U. rigida* communities in autumn and in *Gracilaria sp.* community in winter. As for the CRQ, the maximum and minimum CRQ values were observed for *C. aerea* community in autumn (2.48 ± 0.47) and in summer (0.40 ± 0.24). In seagrass communities, CRQ was higher than one except in summer. In macroalgae communities, CRQ ratios were lower than 1 in summer except for *U. rigida* community with a CRQ of 1.71 ± 0.68 . (Figure 3-7)

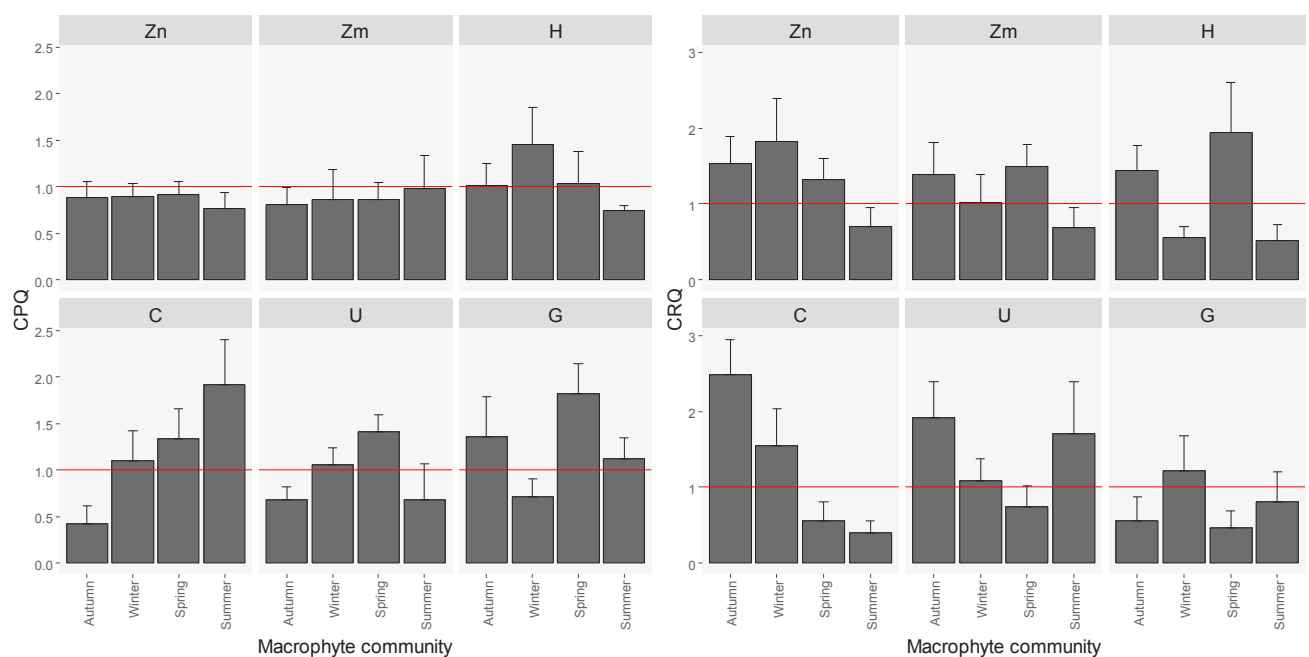


Figure 3-7 Seasonal community photosynthetic quotients (CPQ) and community respiratory quotients (CRQ) measured for each macrophyte community. The red line represents a CPQ or CRQ value equal to 1.

Relationship between nitrogen fluxes and gross primary production

The plots (Figure 3-8) of net nitrogen fluxes (DIN, NO₃, NH₄, NOD and TDN) versus GCP measured during daytime, showed an uptake of nitrogen in autumn and winter for *C. aerea*, *U. rigida* and *Gracilaria sp.* communities. In contrast, there was benthic production in *Z. noltei*, *Z. marina* *H. incurva* but no uptake of nitrogen (except in *Z. marina* community in autumn were the dominant primary producers in term of biomass were *Gracilaria sp.* and *Cladophora sp.* cf Figure 3-2). In summer, a release of DIN was observed for all the macrophytes communities except in *Z. noltei* with a null net nitrogen flux. Overall, N:C ratios were lower than 1:18 (corresponding to 30:550). However, *U. rigida* community is around the optimum ratio for macrophytes (N:C= 1:18) defined by Atkinson and Smith (1983) (C:N:P = 550:30:1) in autumn consuming mainly NO₃, NH₄ but also DON. *C. aerea* community is near the optimum ratio for DON in autumn. In summer, an uptake of DON was observed in *Gracilaria sp.* community (Figure 3-8).

Relationship between phosphorus fluxes and gross primary production

In spring an important release of PO₄ was observed in *Z. marina* and *Gracilaria sp.* communities. *Z. marina* community is near the optimum ratio P:C (1:550) for DOP in spring. The other macrophytes community and particularly *U. rigida* and *C. aerea* communities showed a lower P:C ratio consuming organic and inorganic phosphorus. An uptake phosphorus (PO₄ and DOP) was observed in *Gracilaria sp.* community in summer. As for nitrogen, a benthic production was observed for *Z. noltei*, *H. incurva* communities but no uptake of phosphate nor DOP for *H. incurva*. Low uptakes of DOP were observed in *Z. noltei* community in autumn, spring and summer (Figure 3-9).

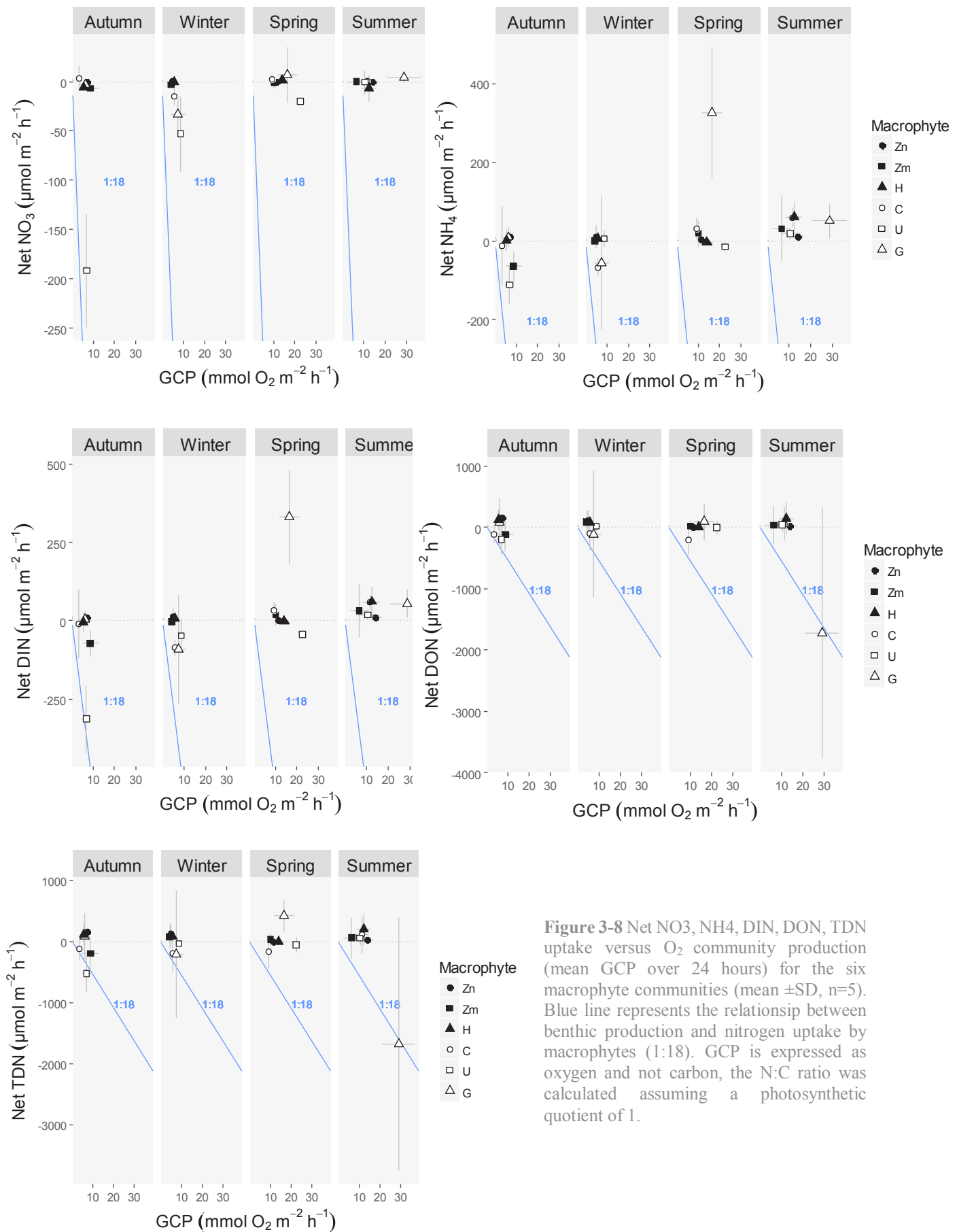


Figure 3-8 Net NO_3 , NH_4 , DIN, DON, TDN uptake versus O_2 community production (mean GCP over 24 hours) for the six macrophyte communities (mean \pm SD, $n=5$). Blue line represents the relationship between benthic production and nitrogen uptake by macrophytes (1:18). GCP is expressed as oxygen and not carbon, the N:C ratio was calculated assuming a photosynthetic quotient of 1.

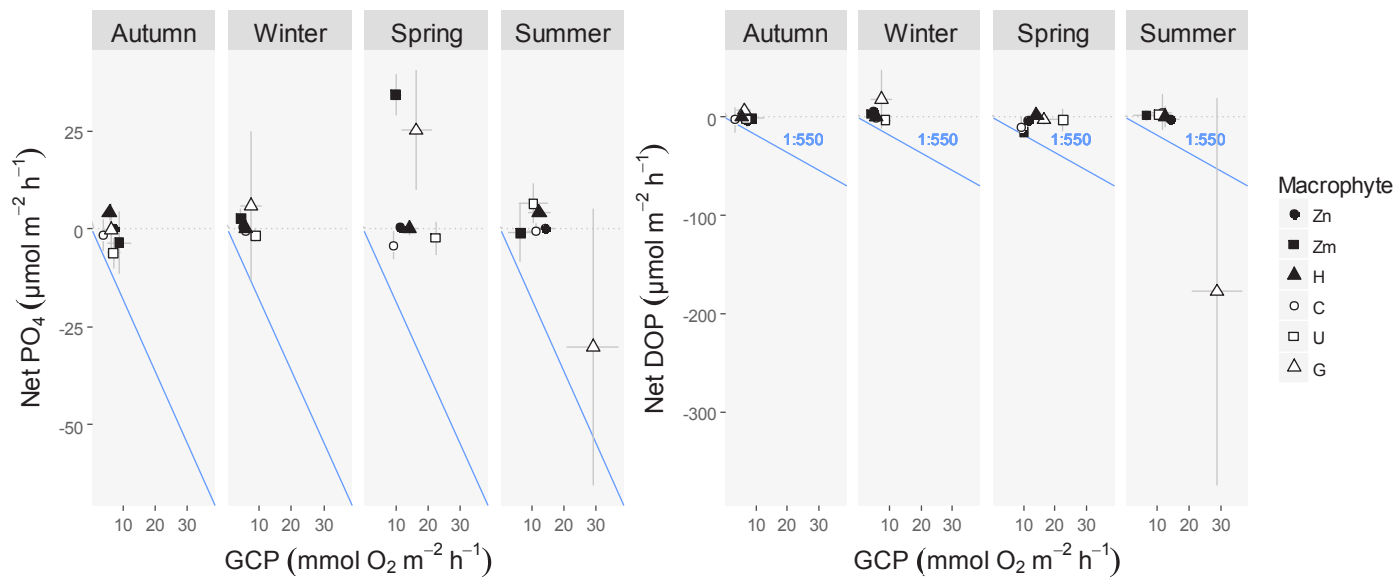


Figure 3-9 Net dissolved inorganic phosphorus (PO₄) and net dissolved organic phosphorus versus O₂ production (mean GCP over 24 hours) for the six macrophyte communities (mean \pm SD, n=5). The blue line represents the relationship between benthic production and phosphorus uptake by macrophytes (1:550).

DISCUSSION

This study was based on benthic chamber experiments taking into account the whole community associated with the dominant primary producer. Our results on the metabolism and nutrient fluxes can be affected both by benthic microalgae, phytoplankton, epiphytes and infauna. Some authors have already compared metabolism and benthic fluxes for different communities of submerged aquatic macrophytes in coastal systems (Viaroli et al., 1996; Eyre et al., 2011; Ouisse et al., 2011a; Gustafsson & Norkko, 2016 for example). But to the best of our knowledge this study is original as no other studies using *in situ* measurements include both the seasonal effect and consider the trophic gradient with some of the eutrophied environments actually undergoing an oligotrophication process. In fact, the French Mediterranean lagoons are studied from 1999 and Le Fur et al. (soumis - **Chapitre 2**) showed a recovery of several macroalgae after the reduction of nutrients inputs.

Temporal variability

Oxygen and carbon fluxes were clearly different between dark and light conditions for the six communities while nutrient fluxes did not exhibit clear and

statistically significant differences between light and dark. Some studies demonstrated that in light chambers with bare sediments, oxygen consumption prevailed over production processes (same trend during dark) and concluded that benthic metabolism accounted for most of the oxygen consumption (Viaroli et al., 1996 for example). Concerning nutrient fluxes, our results are not consistent with studies conducted in controlled conditions which described a general diel variation with a positive flux of nutrients in the dark and a reduced positive flux or uptake in the light (Eyre & Ferguson, 2002). We firstly hypothesize that nutrient benthic fluxes are largely controlled by sediment processes and not by macrophytes (assimilation and excretion). This idea could be supported by the relative low biomass of macrophyte in our systems. We also hypothesize that the macrophyte growth is based on the use of an internally stored compounds. For some bloom-forming macroalgae such as *Ulva*, *Cladophora* and *Chaetomorpha*, it has been previously demonstrated that growth can be sustained by stored nutrients for several days, or more depending on growth conditions (Borum & Sand-Jensen, 1996). Hence these algae have an ecological strategy based on internal storage. Finally, it is also possible that some angiosperms and macroalgae produce energy storage compounds during the light period, which they use for sustaining uptake of nutrients during the successive dark period.

Benthic communities generally showed higher gross community production (GCP) and respiration (CR) during spring and summer due to higher irradiance and temperature, respectively. Similar trends, typical for temperate areas (van Es, 1982) were also observed on macrophyte-dominated communities areas (Plus et al., 2001; Goll ty et al., 2008; Ouisse et al., 2011a). del Giorgio & Williams (2005) attributed the respiration in soft-bottom sediments to heterotrophic organisms and demonstrated that temperature stimulated the endofaunal community respiration, in particular of meiofauna and bacteria. Consequently all the macrophytes communities showed maximum vegetation biomass in spring except for *Zostera marina* community in autumn due to the presence of *Gracilaria sp.* and *Cladophora sp.* at this period. The development of these two opportunistic species could counterbalance the loss of biomass of the main primary producer due to high degradation rates in autumn in the *Zostera marina* community. Macrophyte communities were net autotrophic all over the year except in a few cases (i.e. net heterotrophy was observed in *Z. marina* community in spring and in summer, *C. aerea* community in autumn and *U. rigida* community in summer). In net autotrophic communities, photosynthetic organisms dominate the

production and function as nutrient sinks to support the nutrient requirements of primary producers (Apostolaki et al., 2010). Conversely, net heterotrophic communities tend to release nutrients through respiratory processes (due to bacterial activities for example, (Eyre & Ferguson, 2002). This hypothesis could explain the *Z. marina* community fluxes in autumn when a senescence of the leaves during summer and thus an increase of organic matter may enhance the respiratory processes. More generally, the late summer collapse of the macroalgae or seagrass lead to a release of nutrient to the water column due to reducing macroalgae productivity. The shift from the production phase to the decomposition phase resulted in substantial changes in nutrient recycling only in the macroalgal dominated system. During the growth period the DIN and phosphorus were kept at low levels due to macrophyte uptake. During the decomposition phase when the macroalgal biomass was being mineralized, nitrogen and phosphorus were rapidly recycled and the concentration in water column remained low.

Opportunistic versus perennial macrophytes

Among the studied six benthic communities throughout the year, four communities showed no significant differences of their GCP, while the communities dominated by the opportunistic macroalgae *Ulva rigida* and *Gracilaria sp.* in spring and summer, respectively, showed significant higher GCP compared to the others. Conversely, for DIN and DIP we observed a trend with lower fluxes in seagrasses and perennial macroalgae communities and higher fluxes (both negative and positive fluxes) in opportunistic free-floating macroalgae communities. Free-floating ephemeral macroalgae located close to the bottom, because of their high uptake rates of DIN, both stimulate a downward flux of dissolved inorganic nitrogen (DIN) in the water column, and intercept the positive flux of nutrients across the sediment water interface (Nielsen et al., 2004). In addition, fast-growing macroalgae decompose more quickly due to their high nutrient and low fiber content, their low C/N and low C/P ratios stimulate microbial growth (Duarte, 1992; Enríquez et al., 1993). Conversely, large long-living macroalgae such as the red algae *H. incurva* typically have low nutrient requirements per unit biomass and time compared to phytoplankton and ephemeral macroalgae. This is because long-living macroalgae have low growth rates (Sand-Jensen & Borum, 1991; Nielsen et al., 2004) and low tissue nutrient concentrations (Duarte, 1992). Differences in the efficiency of nutrient acquisition could also explain the variation in nutrient

dependence among slow- and fast-growing plants. During periods of high nutrient availability and low light, all macrophytes take up nutrients in excess of immediate demands, building internal stores which can be used during subsequent period of low nutrient availability and high light (Pedersen & Borum, 1993). In contrast, nutrient fluxes in seagrass meadows are typically low due to low nitrogen and phosphorus content of the decomposing organic matter and efficient recycling within the plant sediment system (Hansen et al., 2000; Eyre & Ferguson, 2002)(Hansen et a. 2000 in Eyre et al 2002). Seagrasses can also obtain much of their nutrient requirements from the sediments (Hemminga & Duarte, 2000), limiting the nutrient demand from the water column.

Sediment remineralization sustain macrophyte growth

Our results showed that most of the macrophyte community fluxes had C:N and C:P ratios lower than the optimum ratio of 550:30:1 defined by (Atkinson & Smith, 1983) for macrophytes except for *U. rigida* community for DIN in autumn, for *C. aerea* and *Gracilaria sp.* communities for DON in autumn and summer, respectively and for *Z. marina* community for DOP in spring. This results suggested that these communities were obtaining most of their nutritional requirements from the water column during a day (24 hours). Conversely, several hypothesis could explain why the C:N and C:P ratios are lower than 1:18 and 1:550 observed in other seasons and other macroalgae communities. We suggest that other biogeochemical or biological processes may counteract the assimilation/excretion fluxes at the community scale. We also hypothesize that benthic macroalgae and seagrasses may take up nutrients directly from the water layer between the thallus (canopy) and the sediment and not only from the water column above the canopy. Hence, the nutrient release from the sediment is directly consumed in the bottom layers of dense macroalgal canopies sometimes described as macroalgal mats (McGlathery et al., 1997) and thus not released into the water column above the canopy. Concerning seagrasses, they obtain much of their nutrient requirements from the sediments through their roots (Stapel et al., 1996; Hansen et al., 2000; Hemminga & Duarte, 2000) and this would explain why they were benthic production in *Z. noltei* and *Z. marina communities* and no uptake of nitrogen and inorganic phosphorus.

Role of macrophyte community in ecosystem functioning

We suggested that macrophyte recovery during the oligotrophication process, is a complex process and depends on the environmental conditions (**Chapter 2**: Le Fur et al submitted) such as release of nitrogen and phosphorus from the internal loads. Two attraction basins were thus described for euhaline and polyhaline lagoons: the eutrophic to hypertrophic basin dominated by the free floating macroalgae *Chaetomorpha aerea*, *Gracilaria sp.* and *Ulva rigida* and the oligo- to mesotrophic basin dominated by the seagrasses *Zostera noltei*, *Zostera marina* as well as perennial red algae. Our results on nutrient benthic fluxes suggested that macrophyte communities of each basin could also participate to the recovery process by taking up, storing and assimilating nitrogen and phosphorus coming from the sediment. Several authors proposed that macroalgae could influence nutrient cycling through the uptake from both water column and sediment sources and by remineralization of algal bound nutrients (Valiela et al., 1992). Macroalgal metabolism may be thus closely coupled to sediment than to water column nutrient sources (Lavery & McComb, 1991) and the development of dense pelagic macroalgal populations lead to laminar stratification which limits water mixing and gas exchange (Viaroli et al., 1996).

In many shallow ecosystems, benthic and pelagic system are coupled and unstable macroalgae and phytoplankton populations compete for resources (Sand-Jensen & Borum, 1991). Steep vertical gradients of nutrients that occur within both floating and benthic macroalgal mats in these systems suggest that nutrient uptake by macroalgae may significantly reduce sediment nutrient fluxes into the overlying water column. It has been demonstrated that filamentous macroalgae such as *Chaetomorpha linum* in actively growing macroalgal mats located close to the bottom could efficiently sequester the nutrient fluxes from the sediment before these arrive into the overlying water and, thus, reduce the nutrient availability to a level that may limit pelagic production (McGlathery et al., 1997). Conversely, decreasing irradiance (Sfriso et al., 1992; Valiela et al., 1992), increasing temperature (D'Avanzo & Kremer, 1994) or physical disruption of the mats by wind-mixing (Lavery & McComb, 1991) all can reduce macroalgal production and the potential uptake of nutrients delivered by the benthic nutrient flux. This causes a release of nutrient into the water column favouring

phytoplankton and may in some cases result in a temporary switch from macroalgal to phytoplankton dominance in eutrophic coastal lagoons.

Nutrient assimilation and temporary retention is probably the most important process regulating the source-sink role of benthic communities (Nielsen et al., 2004). In the short term (days-months), uptake and temporary assimilation influence the fluxes of nutrients between the sediment and the water column. In the long term, while most of the biomass of benthic primary producers is decomposed, grazed or exported from the system, some is retained for possible burial (Cebrian, 2002). In oligotrophic condition, seagrass-dominated systems have higher rates of permanent burial in the sediments because of inherent refractory content of seagrass tissues and the presence of significant quantities of belowground material (roots and rhizomes) that are less likely to be exported and will be stored for a long time (Larkum et al., 2006).

SYNTHESIS & PERSPECTIVES

1. Synthèse

L'eutrophisation a été reconnue comme étant l'une des causes majeures de la dégradation de nombreux écosystèmes côtiers. Afin d'évaluer et de suivre l'évolution de l'état des lagunes méditerranéennes françaises, ces dernières ont fait l'objet de suivis initiés en 1998 dans le cadre du Réseau de Suivi Lagunaire (RSL, 1998-2014) et de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) depuis 2006. Ces diagnostics ont abouti à une prise de conscience des acteurs locaux des risques liés à la dégradation de la qualité de ces milieux et de l'impact de ces dégradations sur les services et biens rendus par ces écosystèmes. Face à ce constat, les politiques publiques ont mis en œuvre des actions de gestion visant à réduire les apports en nutriments et restaurer les milieux lagunaires. Les suivis réguliers depuis 1998 ont pu mettre en évidence une amélioration de la qualité de plusieurs lagunes (Derolez et al., 2013; Leruste et al., 2016). Cependant, 86% des masses d'eau lagunaires n'ont toujours pas atteint le « bon état » défini par la DCE à cause notamment du compartiment des macrophytes (Giraud & Stroffek, 2016).

Dans ce contexte, ce travail de thèse a permis (i) de mieux comprendre la distribution spatiale des macrophytes au sein des lagunes méditerranéennes et d'identifier les facteurs environnementaux expliquant cette distribution, (ii) de décrire la dynamique temporelle des macrophytes au sein de lagunes en phase de ré-oligotrophisation et enfin (iii) d'explorer le rôle des communautés benthiques dominées par différentes espèces de macrophytes dans la dynamique de ré-oligotrophisation.

1.1 Les lagunes méditerranéennes : une typologie unique naturellement hétérogène

Bien que les lagunes méditerranéennes françaises soient classées sous une même typologie dans le cadre de la DCE (Type T10 selon la circulaire n°2005-11 du 29 avril 2005), on retrouve une grande diversité de lagunes selon leur fonctionnement hydrologique, leur origine géomorphologique et leurs caractéristiques physiques. Or, ces particularités ont une incidence sur les organismes benthiques vivant dans les lagunes tels que les macrophytes. En effet, la croissance et la distribution des macrophytes sont aussi bien conditionnés par les facteurs biotiques (compétition, broutage) que par des facteurs abiotiques tels que la lumière, la température, la salinité

et les teneurs en nutriments, facteurs directement en lien avec les caractéristiques environnementales du milieu. Dans le cadre de cette thèse, l'analyse statistique des données collectées depuis 1998 au sein de 34 lagunes, a permis de mettre en évidence le rôle structurant de la salinité, de la profondeur et du niveau d'eutrophisation sur la distribution des macrophytes au sein des lagunes méditerranéennes françaises (Le Fur et al., 2017 - **Chapitre 1**)

Parmi les lagunes étudiées, les lagunes les plus profondes sont pour la plupart caractérisées par la présence d'espèces « exotiques ». Bien que la profondeur influence directement la lumière disponible pour les macrophytes, la profondeur est, dans le cas de certaines lagunes comme Thau, Leucate, Diana et Urbino, souvent liée à l'activité conchylicole, vecteur important d'introduction d'espèces exotiques (Verlaque, 2000, 2001). Hormis ces peuplements, deux groupes de lagunes ont pu être distingués en fonction de la salinité estivale : les lagunes oligohalines et mésohalines caractérisées essentiellement par la présence d'espèces d'eau douce ou d'eau saumâtre, opposées aux lagunes polyhalines et euhalines caractérisées par la présence d'espèces marines. Au sein de ce dernier groupe, un gradient d'eutrophisation a été observé entre les différentes lagunes avec la présence de macroalgues opportunistes du genre *Ulva*, *Gracilaria* ou *Chaetomorpha* au sein des lagunes les plus eutrophisées et des macrophytes pérennes du genre *Zostera*, *Acetabularia* ou *Valonia* dans des lagunes peu ou non dégradées (oligotrophes). Ces résultats sont en accord avec le modèle théorique des successions des communautés végétales au cours de l'eutrophisation des écosystèmes côtiers (Schramm, 1999). En revanche, l'analyse menée dans le cadre de cette thèse a mis en évidence l'omniprésence de l'angiosperme *Stuckenia pectinata* dans les lagunes oligohalines et mésohalines. Pourtant, ces milieux peu profonds sont souvent turbides. Cette turbidité n'est pas uniquement fonction de l'intensité de la production phytoplanctonique due à l'eutrophisation, mais serait également influencée par les remises en suspension dépendantes de l'intensité et l'orientation du vent favorisées par une floculation naturellement plus faible dans ces milieux peu salés (Charpentier et al., 2005; Sanchez & Grillas, 2014). Bien que la présence d'angiospermes soit souvent interprétée comme un signe du « bon état » du milieu dans de nombreux écosystèmes côtiers, le succès de *S. pectinata* s'explique essentiellement par la stratégie adaptative développée par cette espèce. Elle est ainsi capable d'exposer ses feuilles en surface pour capter la lumière, ce qui lui permet d'échapper à l'ombrage produit par le phytoplancton

et les macroalgues. Cette espèce peut donc persister à des niveaux d'eutrophisation élevés pour lesquels un déclin des herbiers est classiquement observé. Ce résultat souligne que la succession végétale décrite par Schramm, (1999), n'est pas directement applicable pour les lagunes oligohalines et mésohalines dans les cas d'eutrophisation. Dans les lagunes oligohalines et mésohalines, la succession végétale le long du gradient d'eutrophisation suivrait plutôt un schéma intermédiaire entre ce qui est décrit dans les écosystèmes lacustres peu profonds (Sand-Jensen & Borum, 1991) et les milieux côtiers avec des salinités plus élevées (Schramm, 1999).

1.2 Re-oligotrophisation des lagunes côtières polyhalines et euhalines

Parmi les lagunes méditerranéennes françaises, le complexe lagunaire des palavasiens apparaît comme un cas d'étude récent de la dynamique de ré-oligotrophisation. Avant 2005, les lagunes situées à l'est de ce complexe lagunaire (Méjean et Grec en particulier) recevaient des apports importants et continus en nutriments provenant de la station d'épuration de traitement des eaux usées de l'agglomération de Montpellier. La lagune du Méjean était alors caractérisée par une absence totale de macrophyte et un système totalement dominé par le phytoplancton et notamment des eucaryotes de petite taille (Bec et al., 2011) composés de diatomés et d'algues vertes de types chlorelles (Leruste et al., 2016). La lagune du Grec était quant à elle dominée par des macroalgues benthiques opportunistes du genre *Ulva* et n'avait pas évolué vers un système dominé par le phytoplancton comme celle du Méjean. La proximité des sources de pollution (connexion directe avec le Lez, vecteur des apports) et une profondeur relativement plus importante limitant la lumière disponible au niveau benthique, sont des hypothèses pouvant expliquer la disparition des macrophytes dans la lagune de Méjean. De plus, la dominance des macroalgues ou du phytoplancton dans un système dégradé serait potentiellement déterminée par le temps de résidence avec une dominance de macroalgues dans des systèmes avec des temps de résidence plus courts (Valiela et al., 1997; Cebrian et al., 2014).

Depuis la mise en service en décembre 2005 de la nouvelle station d'épuration et de son émissaire de rejet en mer, une diminution de plus de 80% des apports en azote et en phosphore aux lagunes palavasiennes a été observée (Meinesz et al., 2013). Cette réduction drastique des apports en nutriments a permis d'initier un processus

d'oligotrophisation de ces lagunes et a entraîné d'importantes modifications au sein des producteurs primaires. Dans la lagune du Méjean, une diminution rapide des biomasses phytoplanctoniques a ainsi été observée seulement six mois après la dérivation des effluents (Leruste et al., 2016) avec une réduction des abondances en picoeucaryotes. L'analyse des trajectoires des communautés phytoplanctoniques réalisée dans le cadre de la thèse d'Amandine Leruste, (2016) a mis en évidence une modification de leur composition. Les diatomées qui dominaient les lagunes furent remplacées par des micro-algues vertes (picophytoplanctoniques). Dans les lagunes les moins eutrophisées (lagunes situées à l'ouest du complexe des palavasiens), ces microalgues ont ensuite laissé place à d'autres groupes tels que les cryptophytes et les dynophytes avec des taux de croissance plus lent, saturant à des concentrations nutritives plus faibles ou capable de stocker les nutriments (Leruste et al., 2016). Ces changements de la composition spécifiques au sein du phytoplancton ont témoigné de l'adaptation fonctionnelle à la réduction de la disponibilité nutritive. Dans ces lagunes, le compartiment sédimentaire serait ainsi devenu la principale source d'ammonium et de phosphate issue de la reminéralisation bactérienne, particulièrement en période estivale (De Wit et al., 2017). Dans ces conditions, la production primaire benthique serait limitée principalement par des contraintes physiques liés à l'accès à la lumière au fond.

Concernant le compartiment benthique, les résultats issus du **Chapitre 2** ont mis en évidence une émergence rapide (3-4 ans après la dérivation du rejet vers la mer) de macroalgues opportunistes composées majoritairement d'*Ulva spp.* dans la lagune du Méjean. Celle-ci a été accompagnée par une diminution importante de la biomasse phytoplanctonique qui a participé à la réduction de la turbidité et par conséquent à un accroissement de la quantité et de la qualité de la lumière pénétrant dans la colonne d'eau dans cette lagune. Cette transition résulte d'une compétition entre le phytoplancton et les macroalgues pour la lumière et les ressources nutritives, liée à une modification entre les apports externes provenant du bassin versant et les apports internes du sédiment issus de la reminéralisation. En effet, la majorité des nutriments disponibles pendant la période estivale proviendrait des sédiments favorisant ainsi les organismes benthiques qui peuvent intercepter les nutriments avant qu'ils soient disponibles dans la colonne d'eau pour le phytoplancton (McGlathery et al., 2007; Chatterjee et al., 2013, **Chapitre 3**).

Les six années suivant ce premier changement ont conduit à une modification de la composition au sein des macroalgues benthiques opportunistes avec une diminution du recouvrement d'*Ulva spp.* au profit d'autres espèces et en particulier de *Gracilaria spp.* et des macroalgues vertes filamenteuses telles que *Chaetomorpha sp.* Un changement similaire a également été observé dans l'étang du Grec passant d'un recouvrement dominé exclusivement par *Ulva spp.* à un peuplement plus diversifié dominé par *Gracilaria spp.* et *Chaetomorpha sp.* Ces résultats sont en adéquation avec (Tsiamis et al., 2013) dans le Golf de Saronikos (Grèce) dans lequel une diminution d'abondance des Ulves, au profit d'autres espèces, a été observée suite à la diminution des pressions anthropiques. Ainsi, la diminution importante des apports externes, notamment en azote, aurait conduit au déclin rapide d'espèces nitrophiles, au profit d'espèces comme les macroalgues rouges du genre *Gracilaria* qui ont des taux de croissance optimal vis-à-vis de l'azote plus faibles que les Ulves (Ryther et al., 1981; Bird et al., 1982; Rosenberg & Ramus, 1982). De plus, les charges internes en phosphore, encore importantes dans ces milieux en cours de restauration, alimenteraient la colonne d'eau en phosphore inorganique (**Chapitre 3**) et contribueraient ainsi à l'augmentation des capacités photosynthétiques de ces espèces (García-Sánchez et al., 1996). Ces résultats concordent avec (Souchu et al., 2010) qui avaient montré que l'eutrophisation des lagunes pouvait conduire à une intensification de la limitation par l'azote dans les milieux dégradés.

Ainsi, 10 ans après la réduction des apports nutritifs dans les lagunes du Méjean et du Grec, une restauration partielle du compartiment macrophyte a été observée. L'étude de la dynamique des macrophytes dans les lagunes du Méjean et du Grec semblent ainsi illustrer le basculement d'un système dominé par le phytoplancton (dans le cas du Méjean) à un système dominé par les macroalgues opportunistes au sein duquel une dynamique est observée. Le passage d'un système dominé par le phytoplancton puis les algues vertes du genre *Ulva* aux algues rouges du genre *Gracilaria* s'expliquerait par un changement d'un système au sein duquel la production primaire est limitée par l'environnement (lumière, température, temps de renouvellement) vers un système limité par l'azote disponible dans la colonne d'eau. Le passage vers un milieu oligotrophe caractérisé par des espèces pérennes n'a en revanche pu être illustré dans le cadre de cette thèse. Le rétablissement des macrophytes pérennes dans ces milieux sera probablement un processus long. Il a d'ailleurs été difficile de

l'illustrer au sein des lagunes méditerranéennes, malgré un jeu de données conséquent. Seul un suivi à long terme permettra de suivre le rétablissement des macrophytes dans les lagunes dans un contexte de restauration passive.

1.3 Résilience des milieux lagunaires face à l'eutrophisation

La modification de la structure du compartiment benthique des lagunes de Bages-Sigean et de l'Ayrolle observée dans le cadre de cette thèse, doit être considérée comme une illustration de la théorie de la résilience des écosystèmes, définie théoriquement comme la capacité d'un écosystème à rester dans son bassin d'attraction et à retrouver son état et son fonctionnement d'origine après une perturbation (Walker et al., 2004). En effet, la dégradation du secteur nord de la lagune de Bages-Sigean liée à l'enrichissement en azote et en phosphore, a été suivie dès la réduction des apports en 2003 d'un rétablissement rapide des herbiers de *Zostera marina* et *Zostera noltei* et une augmentation de la richesse spécifique. De même, le déclin des herbiers en 2005 dans la lagune d'Ayrolle a été suivi d'un rapide rétablissement des communautés benthiques (Le Fur et al., soumis - **Chapitre 2**). Ces deux lagunes ont ainsi subi des perturbations ponctuelles ou de plus faibles intensités, n'ayant pas conduit à un changement durable de la structure des communautés de macrophytes. Parmi les hypothèses avancées, l'intensité de la perturbation doit bien sûr être considérée. Cependant, la proximité de zones non impactées par la perturbation pourrait expliquer le retour rapide à une situation antérieure. Selon Duarte et al. (2015), la restauration (et donc la résilience) est largement dépendante de la connectivité entre les milieux dégradés et les milieux adjacents. Dans le cas du bassin nord de la lagune de Bages-Sigean, la connectivité avec le bassin sud de la lagune aurait ainsi facilité la recolonisation via le transport de propagules et de graines comme cela a déjà été démontré dans d'autres milieux (Pratt, 1994; Norkko & Bonsdorff, 1996). Par ailleurs, la capacité de résilience des herbiers est influencée par des mécanismes de rétroactions (cf. Introduction Figure 0-12 Maxwell et al., 2017). En effet, les herbiers fournissent un habitat pour des herbivores brouteurs qui en retour réduisent le recouvrement et l'ombrage des herbiers par les épiphytes, leur permettant ainsi de résister plus facilement aux effets de l'eutrophisation (Valentine & Duffy, 2007; Whalen et al., 2013). Le modèle de MacArthur (1955) souligne également le rôle prépondérant de la diversité dans la capacité à compenser

l'effet de perturbations sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Plus récemment, de nouvelles études précisent que c'est la présence d'une ou d'une poignée d'espèces, plutôt que la diversité globale d'un écosystème, qui est souvent le facteur déterminant de la stabilité contre différentes perturbations (Ives & Carpenter, 2007). Dans notre cas, le peuplement de macrophytes benthiques de ces deux lagunes est relativement diversifié par rapport à d'autres lagunes méditerranéennes françaises et de plus, dominé par des espèces structurantes comme les herbiers. Ces caractéristiques structurelles et fonctionnelles viendraient ainsi renforcer la capacité de certaines lagunes à ne pas se dégrader malgré des pressions anthropiques.

1.4 Facteurs retardant le processus de restauration

Dans de nombreux écosystèmes côtiers eutrophisés, la réduction des apports en nutriments s'est souvent traduite par une amélioration de l'état de la colonne d'eau et plus généralement par l'amélioration de certains indicateurs d'état, comme le niveau d'oxygène et le recouvrement des macrophytes, par exemple dans les estuaires et côtes danoises (Riemann et al., 2016), dans la baie de Chesapeake (Kemp et al., 2005), dans la baie de Tampa (Greening et al., 2011) aux Etats-Unis ou encore dans cette étude. Néanmoins, de nombreux auteurs (Borja et al., 2010; Duarte et al., 2015; McCrackin et al., 2017 et références associées) soulignent que très peu d'écosystèmes côtiers retournent à leur état d'origine ou l'état de référence définis pour ces écosystèmes. Dans le cas des lagunes méditerranéennes françaises, même après plus de 10 années suivant la réduction ou la suppression de nombreuses pressions, la restauration reste encore partielle pour de nombreuses masses d'eau et serait due en partie à des processus souvent plus lents que ceux de la dégradation. La trajectoire de restauration est alors différente de la trajectoire de dégradation, c'est le phénomène d'hystérésis.

Bien que les actions de gestions se soient focalisées sur la réduction des apports au sens général, les apports diffus et en particulier ceux provenant de l'agriculture, sont souvent difficiles à quantifier et donc difficiles à maîtriser. Ces sources d'apports externes persistants peuvent représenter un frein à la restauration des milieux lagunaires. De plus, certaines sources d'apports polluants peuvent parfois être très éloignées des lagunes et peuvent être apportés via des canaux, comme par exemple le canal du Rhône à Sète qui permet de relier le Rhône au canal du midi en traversant les

zones humides et lagunaires du littoral gardois et héraultais. Aussi, les surcharges en éléments nutritifs dont il est l'objet se dispersent en fonction des conditions hydroclimatiques dans les lagunes environnantes (Ifremer, 2005). Le retour des écosystèmes eutrophisés à un état d'origine ou de référence résulte également de la capacité à exporter l'azote et le phosphore excédentaire. Dans la plupart des lagunes méditerranéennes françaises, les faibles échanges avec la mer ont conduit à une augmentation des stocks sédimentaires d'azote et de phosphore depuis plusieurs décennies (Ouisse et al., 2013). Aujourd'hui, cette charge interne en nutriments semble largement contribuer au maintien du niveau d'eutrophisation des masses d'eau. Le relargage sédimentaire serait la principale source de nutriments après l'arrêt des apports et permettrait de supporter la production primaire au niveau du compartiment benthique comme cela est proposé dans le **Chapitre 3**. Ces boucles de rétroactions entretiennent le système à un état dégradé. Cette hypothèse a déjà été vérifiée dans les écosystèmes lacustres pour lesquels nous disposons d'un plus grand recul sur les processus impliqués dans la restauration de ces écosystèmes (Jeppesen et al., 2005, 2007). En effet Jeppesen et al. (2005) ont montré que les charges internes en phosphore étaient responsables du retard de la restauration des lacs. Cependant, un nouvel équilibre en phosphore total était atteint au bout de 10 à 15 ans. Par ailleurs, les études sur les lacs, ont également montré un retour de la végétation benthique à des concentrations en phosphore beaucoup plus faibles que celles ayant conduit à la dégradation et au basculement vers un système dominé par le phytoplancton (Scheffer et al., 2001; Zhang et al., 2003).

La diminution de la disponibilité en azote et en phosphore ne serait pas le seul facteur permettant d'expliquer le retard à la restauration des communautés benthiques dans les lagunes méditerranéennes. En effet, les lagunes sont également soumises aux pollutions chimiques (Munaron et al., 2012) tels que les herbicides. Aujourd'hui, l'effet de ces molécules est encore peu étudié au laboratoire mais certains composants pourraient directement influencer la photosynthèse et la croissance des macrophytes (Haynes et al., 2000; Chesworth et al., 2004; Nielsen & Dahllöf, 2007). Le confinement et la fragmentation des masses d'eau lagunaires pourraient aussi ralentir largement le développement des macrophytes benthiques. En effet, la capacité de recolonisation des macroalgues et des phanérogames marines serait ainsi contrainte par leur capacité de dispersion entre les zones existantes et les nouveaux espaces à coloniser. O'Brien et al. (2017) soulignent également que l'absence d'herbiers peut persister durant des

décennies, entretenue par des mécanismes de rétroactions comme le maintien de la turbidité par l'absence d'herbiers (Maxwell et al., 2017) ou l'absence de graines ou de propagules. Par ailleurs, le développement d'épiphytes et la modification des réseaux trophiques peuvent également constituer un frein au rétablissement des macrophytes (Roberts et al., 2003; Hilt et al., 2013).

Enfin, il semble important de considérer que l'atteinte de l'état de référence peut parfois être impossible en raison de contraintes physiques qui peuvent limiter la distribution de certaines espèces. Dans le cas des lagunes méditerranéennes, il a été démontré via l'utilisation d'un modèle corrélatif que des facteurs naturels tels que la tension de cisaillement résultant de l'action du vent en milieu peu profond pouvaient limiter largement la distribution de *Zostera noltei* par un jeu d'interaction avec les autres espèces (Ouisse et al., 2014c).

1.5 Etat de référence dynamique, quelles conséquences dans un contexte de restauration ?

La caractérisation des communautés de macrophytes dans la lagune oligotrophe d'Ayrolle, a permis d'illustrer le fonctionnement d'une lagune peu anthropisée. Dans le cadre de cette thèse, cette lagune nous a servi de condition de référence dans l'étude des trajectoires de restauration des lagunes méditerranéennes. Dans le cadre de la DCE, cette notion d'état de référence est également très importante puisque l'un des principes guidant les opérations de restauration est basé sur le rétablissement des conditions abiotiques et des communautés biologiques antérieures. Cette directive fait ainsi appel au principe de succession des communautés qui suppose qu'une fois les conditions abiotiques (antérieures à la perturbation) rétablies, le système retrouvera son état d'origine, avec l'hypothèse que la trajectoire de restauration suit le chemin inverse de la trajectoire de dégradation (Figure 4-2a). En l'absence de données historiques, comme c'est le cas dans les lagunes méditerranéennes, l'état de référence est souvent défini à partir d'écosystèmes peu ou pas soumis aux pressions anthropiques. En France, la plupart des lagunes en cours de restauration n'ont pas atteint les objectifs de la DCE pour l'indicateur « macrophyte ». Dans de nombreux cas, les écosystèmes ne retournent pas à leur état d'origine soit parce qu'ils sont maintenus dans un état dégradé soit parce qu'ils sont partiellement restaurés même après la suppression ou la réduction des

pressions (Suding et al., 2004; Borja et al., 2010; Duarte et al., 2015; McCrackin et al., 2017). La vision selon laquelle la trajectoire de restauration suivrait de manière réversible la trajectoire de dégradation, avec un retour des écosystèmes dégradés à leur état d'origine avant la perturbation ou un état de référence, serait même utopique (Duarte et al., 2009). Ceci s'explique par les phénomènes d'hystérésis (voir §1.4) qui allongent considérablement le temps de réponse des écosystèmes et rend difficile l'évaluation des interventions (Moss, 2008), mais il faut également considérer une possible évolution des écosystèmes de référence au cours du temps. Les changements globaux (augmentation de la température, du niveau de la mer) qui viendraient s'ajouter aux effets de l'eutrophisation, impacteraient aussi bien la structure et le fonctionnement des écosystèmes étudiés. En effet, dans le cadre de notre travail nous avons pu illustrer que ces masses d'eau préservées (de référence) ont une dynamique propre non nulle, conséquence des fluctuations environnementales d'origines naturelles ou anthropiques. A plus large échelle temporelle, cet état de référence pourrait donc largement évoluer vers un état de référence bien différent de celui défini dans les conditions initiales. C'est l'hypothèse du changement des états de référence, « Shifting baselines » en anglais (Pauly, 1995). La trajectoire de ré-oligotrophisation des lagunes méditerranéennes pourrait donc dévier d'un simple retour en arrière à la fois par des phénomènes d'hystérésis, mais également par un changement d'état de référence (Figure 4-2b et c).

La théorie du « Shifting baselines » aurait ainsi de lourdes conséquences sur l'évaluation des actions de gestion d'un point de vue scientifique (étude des trajectoires) mais surtout d'un point de vue des politiques publiques (objectifs à atteindre). A ce jour, les démarches cherchent à « identifier » les conditions de référence par l'examen des sites peu perturbés, sur la base de l'examen des pressions. Les indicateurs utilisés par la DCE sont souvent basés sur ces états de référence définis et non dynamiques. Néanmoins, la mise en place de directives internationales a permis la collecte d'un grand nombre de données. Ainsi, et bien que conscients des limites de l'approche adoptée dans la DCE, un grand nombre de scientifiques européens dressent un bilan globalement positif des dix premières années d'application de la DCE (Hering et al., 2010).

Les écologues ont en revanche émis de nombreuses critiques sur l'importance laissée aux démarches expertes et sur l'absence de prise en compte de critères fonctionnels au niveau des indicateurs biologiques (Mouillot et al., 2006; Friberg et al., 2011). Ainsi, de nouvelles pistes sont explorées pour définir l'état de référence. Son

évaluation pourrait par exemple prendre en compte le maintien des fonctions et des services écosystémiques (Dufour & Piégay, 2009) comme c'est le cas dans certains bio-indicateurs « DCE-compatibles » qui ne se basent plus uniquement sur les listes florofaunistiques, mais sur des critères fonctionnels en recourant à des traits écologiques et/ou biologiques (Orfanidis et al., 2011). Ces approches fonctionnelles seraient de plus des outils applicables à l'échelle européenne, facilitant ainsi les comparaisons entre systèmes. C'est du point de vue conceptuel que l'intégration dans la réflexion des changements à long terme met en évidence la contradiction entre la notion de conditions de référence et la nature dynamique et peu prédictible des trajectoires des écosystèmes aquatiques (Bouleau & Pont, 2014). Un document d'orientation réalisé par un groupe d'expert européen fait état des implications possibles du changement climatique sur la mise en œuvre de la DCE. Les auteurs mettent l'accent sur les modifications à attendre des régimes hydrologiques et thermiques et des implications sur l'ensemble des processus géochimiques (EC, 2009). Cependant, la mise en œuvre de la DCE devant être achevée d'ici 2027, il n'est aujourd'hui pas démontré que dans ce délai les modifications du signal climatique liées à des impacts anthropiques seront distinguables de la variabilité climatique naturelle et/ou de l'effet d'autres activités humaines. (Bouleau & Pont, 2014).

1.6 Les macrophytes : facilitateurs de la ré-oligotrophisation

Au-delà de leur utilisation comme indicateur de l'état vis-à-vis des perturbations anthropiques, les macrophytes benthiques ont fait l'objet dans le cadre de cette thèse d'expérimentations visant à décrire et comprendre comment celles-ci pouvaient jouer un rôle dans la restauration des milieux lagunaires méditerranéens. Parmi les résultats importants, il semble déjà possible de dégager le rôle essentiel joué par les macrophytes dans la régulation des flux de matières issus du compartiment benthique. Bien que nos résultats ne puissent pas directement conclure sur ce point, les mesures réalisées à l'échelle des communautés benthiques soulignent l'utilisation, quelle que soit la communauté, de l'azote et du phosphore issus de la reminéralisation bactérienne. Cela se ferait soit à proximité du sédiment pour les macroalgues, soit directement dans le sédiment en association avec la flore bactérienne dans le cas des phanérogames marines. Ainsi, les macrophytes limiteraient le relargage sédimentaire et donc la disponibilité de

nutriment pour le phytoplancton, contrôlant par conséquent la production phytoplanctonique.

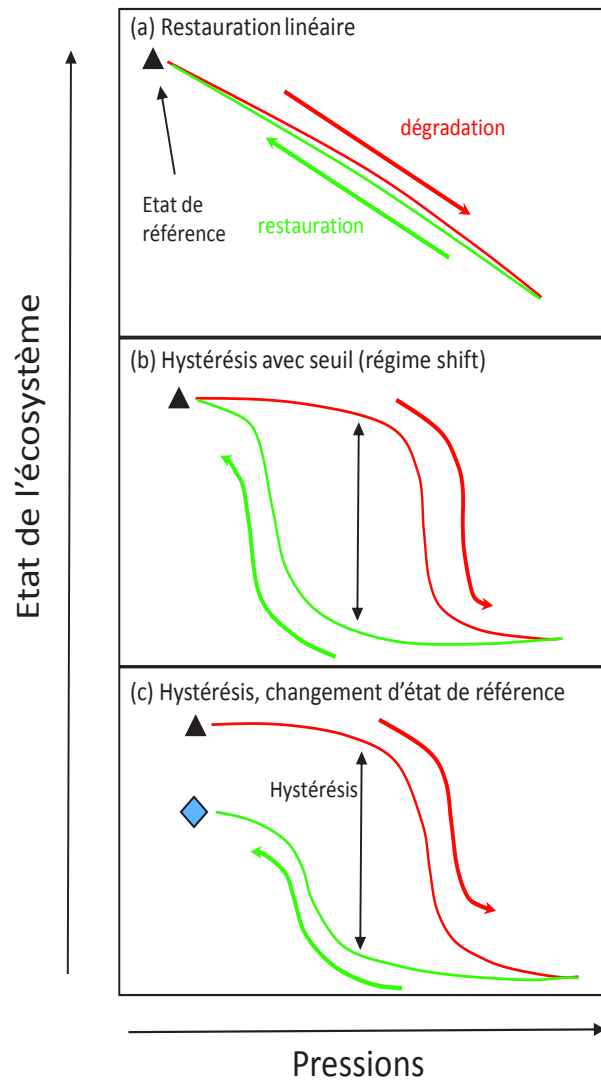


Figure 4-2 Trajectoires possibles de l'écosystème lors de l'augmentation des pressions (rouge) et lors de la diminution des pressions (vert). (a) Réponse linéaire et réversible ; (b) trajectoires suivant un changement de régime lors de l'augmentation des pressions et une hystérésis lors de la réduction des pressions, (c) trajectoires lors d'un régime shift, hystérésis et changement d'état de référence (modifié de Kemp et al., (2009) et Duarte et al. (2009)).

En limitant les apports, les sources de nutriments pour les producteurs primaires seraient essentiellement benthiques (excepté les apports externes subsistants) et limitées aux stocks déjà présents dans chaque lagune. Lors des premiers stades de restauration, les macroalgues nitrophiles telles que les algues vertes du genre *Ulva* ont une

productivité relativement élevée et semblent largement favorisées par rapport aux autres macroalgues. Néanmoins, leur besoin important en azote peut conduire à une limitation de cet élément dans la colonne d'eau sans pour autant conduire à une limitation du phosphore dans le milieu (Figure 4-2). Cela pourrait ainsi favoriser des espèces capables de se développer dans des conditions similaires de lumière et de température, mais plus adaptées aux faibles concentrations d'azote comme les algues rouges du genre *Gracilaria*. D'après nos résultats, nous pouvons ainsi faire l'hypothèse que la modification des conditions environnementales du système par le développement d'*Ulves* pourrait conduire à la création de niches favorables au développement d'autres espèces moins nitrophiles. A terme, sans considérer les facteurs limitants, la succession théorique des macrophytes telle qu'elle a été décrite dans le **Chapitre 2**, passerait d'espèces à cycle de vie court à des espèces à cycle de vie relativement plus long comme les angiospermes marines qui contribueraient à stocker de plus en plus durablement la matière et à appauvrir progressivement la colonne d'eau en nutriments. Cette hypothèse forte, basée sur des mesures *in situ*, pourrait être testée via l'utilisation d'un modèle numérique simulant l'évolution des quantités d'azote et de phosphore dans l'écosystème. Parmi les outils disponibles, le modèle GAMELag qui établit des bilans biogéochimiques pourrait ainsi permettre d'estimer les flux et les quantités d'azote et de phosphore au sein des compartiments biologiques de l'écosystème.

Enfin, le développement de la couverture végétale au cours du processus de restauration des lagunes méditerranéennes, participerait à la stabilisation du sédiment. C'est le cas en particulier des herbiers qui, par leur système racinaire développé et leur densité de feuilles dressées augmentent la sédimentation et limite ainsi la resuspension affectant la turbidité du milieu et stabilisant ainsi les conditions environnementales (Larkum et al., 2006; Ganthly et al., 2011; Maxwell et al., 2017).

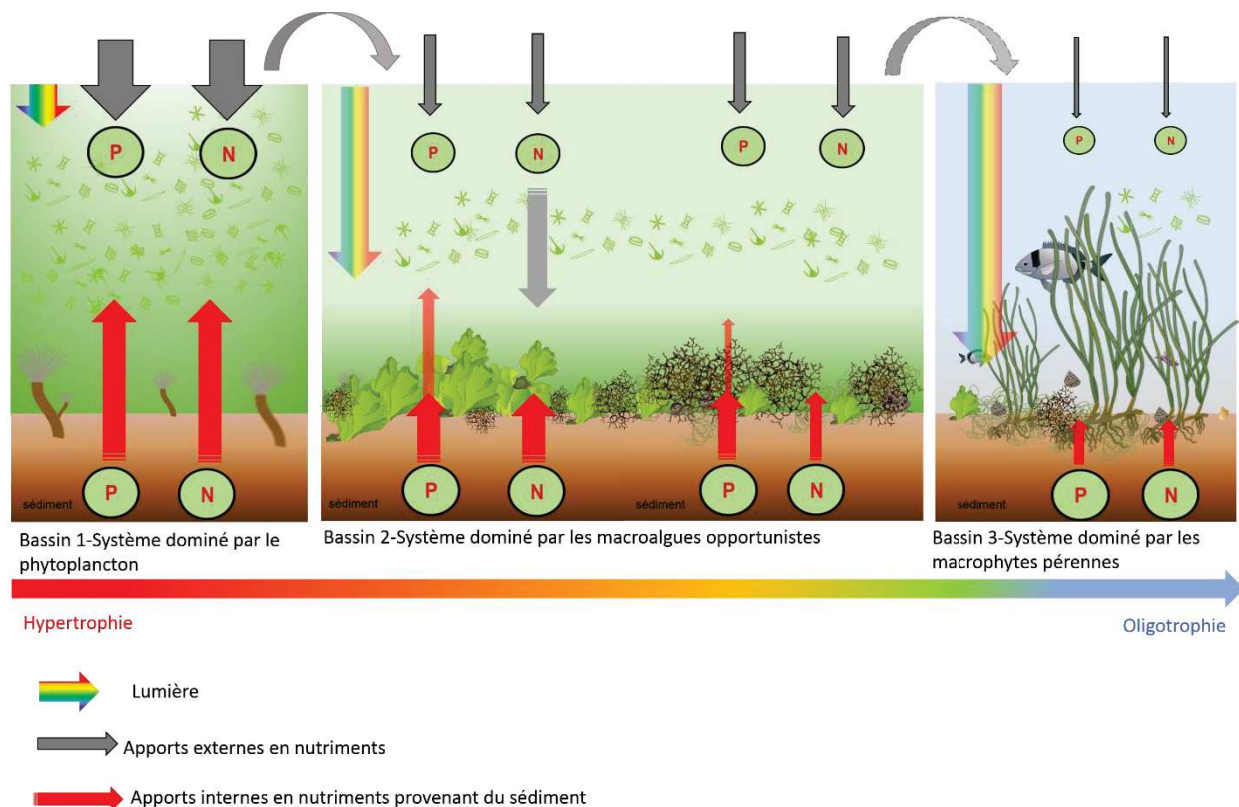


Figure 4-2 Représentation de l'impact de la réduction des apports en nutriments sur le changement au sein des producteurs primaires et du rôle des communautés sur les flux d'azote et de phosphore.

1.7. Implication de ce travail pour la gestion des milieux lagunaires

Ce travail de thèse, en grande partie issu de données d'observation en lien avec la gestion, doit être replacé dans un contexte d'évaluation de l'état écologique des masses d'eau dans le cadre de la DCE et notamment contribuer à la compréhension de la dynamique de restauration écologique des lagunes méditerranéennes en lien avec la gestion de ces masses d'eau. La grille d'évaluation mise en place en 1999 dans le cadre du RSL pour évaluer l'état des lagunes vis-à-vis de l'eutrophisation (basée sur le modèle théorique de Schramm, 1999), ainsi que les premiers indicateurs développés dans le cadre de la DCE pour l'ensemble des lagunes méditerranéennes se sont avérés non-pertinents pour l'évaluation des lagunes oligohalines et mésohalines. Le **Chapitre 1** montre clairement, à partir d'une analyse statistique, la nécessité de distinguer le groupe des lagunes oligohalines et mésohalines du groupe des lagunes polyhalines et euhalines. Ainsi, la composition taxonomique des communautés dépend très fortement de la

salinité et les communautés des lagunes oligohalines et mésohalines sont très différentes de celles observées au sein des lagunes poly- et euhalines. Par ailleurs, le **Chapitre 1** montre clairement que le modèle de Schramm (1999) n'est pas directement applicable aux lagunes oligohalines et mésohalines, à cause notamment de la présence d'angiospermes de la famille des Potamogetonaceae et en particulier l'espèce *Stuckenia pectinata*. Cette espèce, capable d'exposer ses feuilles en surface pour capter la lumière, est par conséquent moins impactée par la concurrence avec le phytoplancton pour la lumière. De plus, les lagunes oligohalines présentent une turbidité naturelle ; ces angiospermes sont donc naturellement plus adaptés à l'eutrophisation.

Dans le cadre de la DCE un nouvel indicateur et une grille de diagnostic ont d'ailleurs été construits pour le compartiment macrophytes (Sanchez et Grillas, 2014). La mise au point d'indicateurs et de grilles spécifiques aux lagunes oligohalines et mésohalines permettra ainsi de mieux distinguer l'effet des pressions anthropiques de l'effet des pressions naturelles et permettra de mieux dimensionner les efforts conduits pour améliorer l'état de ces lagunes.

L'étude de la dynamique temporelle du compartiment phytoplanctonique (Leruste et al. 2016) et du compartiment des macrophytes (**Chapitre 2**) au cours du processus d'oligotrophisation des lagunes, met en avant l'importance de la réduction des apports externes en nutriments, un des principaux leviers sur lequel les actions de gestion peuvent être menées. La dynamique au sein des producteurs primaires semble assez rapide dans les premiers stades (Leruste et al. 2016, **Chapitre 2**). Cependant, de nombreux verrous non directement inhérents à l'eutrophisation semblent largement limiter le retour à l'état de référence. Les gestionnaires devront donc s'attendre à un retard dans les réponses des systèmes (Kemp et al., 2005; Tett et al., 2007). Dans le futur, ces réponses non linéaires des écosystèmes devront être prises en compte pour l'évaluation des actions de gestions.

Les impacts du changement climatique sur l'évaluation de l'état écologique mettent à mal le concept même de « condition de référence ». La prise en compte des nouvelles conditions de références locales sera donc nécessaire. Dans ce cadre, la DCE prévoit dans l'annexe V (1.3.1) que « *les états membres établissent des programmes de contrôle de surveillance afin de fournir des informations pour [...] évaluer les changements à long terme des conditions naturelles* ». Les réseaux de surveillance des milieux devront peut-être dans le contexte de changement global établir une nouvelle

génération de bio-indicateurs basés sur des caractéristiques fonctionnelles des biocénoses qui permettraient une meilleure analyse comparative des masses d'eau à l'échelle européenne.

La mise en évidence (partielle pour le moment) du rôle fondamental des macrophytes dans la régulation des flux de matière issus du sédiment, dans le contrôle des biomasses phytoplanctoniques et dans la stabilisation des conditions naturelles et en particulier de la turbidité, doit être considérée dans les perspectives de gestion.

Ainsi, l'hystérésis peut conduire à des restaurations partielles de l'écosystème n'ayant pas atteint les conditions de références. Dans ce contexte, les gestionnaires pourraient évaluer les bénéfices apportés par des actions de restauration active (réhabilitation, ingénierie écologique) afin d'accélérer les processus de restauration et se rapprocher de l'écosystème de référence ou de l'écosystème désiré (Figure 4-3, Duarte et al., 2015).

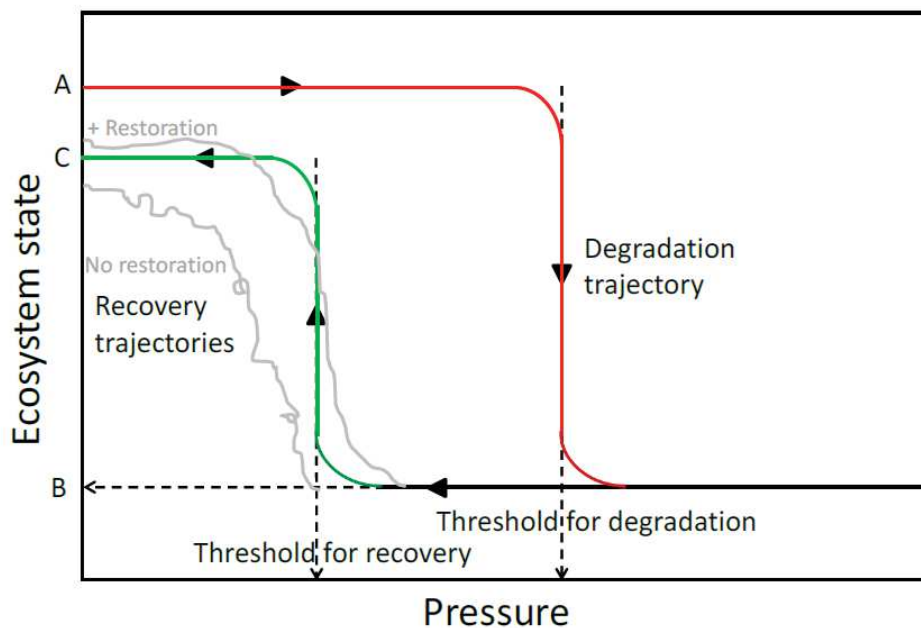


Figure 4-3 De gauche à droite : trajectoire de l'écosystème en réponse 1) à l'augmentation des pressions (rouge) d'un état non dégradé (Etat de référence, A) à un état dégradé (B). De droite à gauche : trajectoires de l'écosystème en réponse à une diminution des pressions (vert) montrant une hystérésis et un retard de la réponse de l'écosystème maintenant le système dans un état dégradé, suivie d'une phase de restauration (recovery en anglais) conduisant à un état partiellement restauré (C, état différent de l'état initial A). Les lignes grises correspondent aux trajectoires sans (No restoration) et avec restauration écologique active (+ Restoration) (d'après Duarte et al., 2015).

1.8. Limites des méthodes utilisées

Le traitement des données historiques et l'expérimentation *in situ* nous ont permis de décrire et de mieux comprendre le rôle des macrophytes benthiques dans la restauration des lagunes méditerranéennes françaises. L'étude des trajectoires des macrophytes a nécessité un grand nombre de données historiques. Le faible nombre de données disponibles sur les lagunes oligohalines nous a conduit à restreindre l'étude des trajectoires aux lagunes polyhalines et euhalines. La poursuite des observations sur les lagunes oligohalines et mésohalines dans le futur permettra de transposer ce travail sur ces milieux.

Par ailleurs, les traitements statistiques utilisés dans cette thèse ont été réalisés à partir de données d'observations acquises depuis 1998 ; ces dernières sont issues de réseaux de surveillance différents et réalisés par différents opérateurs. Nous avons donc disposé d'un jeu de données conséquent pour ce travail mais marqué par une hétérogénéité des méthodes de collecte des données et une incertitude associée à l'identification taxonomique des espèces de macrophytes. Par conséquent, une partie des analyses a dû être menée à l'échelle du genre dans le **Chapitre 1** afin de rendre la base de données homogène et conserver un maximum de lagunes dans l'analyse. Ce choix doit impérativement être considéré dans l'interprétation des résultats. En effet, l'analyse des données taxonomiques à l'échelle du genre n'est sûrement pas optimale en raison d'une potentielle diversité de fonction au sein d'un même genre. Parmi les alternatives, il serait donc intéressant dans le futur de s'orienter vers une analyse basée sur les traits fonctionnels (assimilation des nutriments, taux de croissance, capacité photosynthétiques, cycle de vie, morphologie, etc.) (Orfanidis et al., 2001; Mouillot et al., 2006; Orfanidis et al., 2011, 2014). Cela implique néanmoins une bonne connaissance de chaque espèce afin de constituer une base de données des traits fonctionnels.

D'un point de vue méthodologique, la modification des méthodes au cours de la période 1998-2015, en particulier l'arrêt de l'estimation des biomasses au profit de l'estimation du recouvrement en 2006, nous a contraint à travailler uniquement en présence/absence de macrophytes au sein de secteurs homogènes. Malgré cette contrainte, les résultats de ce travail semblent robustes. Néanmoins, l'utilisation d'informations quantitatives pourrait permettre une étude plus fine de la dynamique des macrophytes au cours du processus d'oligotrophisation.

Enfin, le rôle des macrophytes dans la régulation des échanges entre le compartiment benthique et la colonne d'eau a été estimé à partir d'incubations *in situ*. En travaillant à l'échelle des communautés, l'utilisation d'enceintes benthiques permet d'intégrer les interactions entre les différents organismes. En revanche, pour des contraintes techniques, cette méthode ne permet pas d'étudier les variations temporelles à petite échelle (variations journalières en particulier) des processus étudiés. En effet, cette méthode *in situ*, par manque d'automatisation, nécessite l'intervention de plongeurs pour la mise en place et la récupération du matériel mais surtout pour effectuer des prélèvements réguliers (toutes les 1 à 2 heures environ) d'échantillons à l'intérieur de l'enceinte. Ces contraintes techniques limitent ainsi largement le nombre de données disponibles. Le développement récent d'enceintes benthiques autonomes (projet CHAMAUT, 2016-2017) pourraient permettre de fiabiliser les mesures réalisées dans le cadre de ce travail de thèse.

2. Conclusions générales et perspectives

Ce travail de thèse, focalisé sur les macrophytes benthiques, a tout d'abord permis de hiérarchiser les facteurs environnementaux naturels et anthropiques expliquant la distribution des macrophytes au sein des lagunes méditerranéennes. Concernant la dynamique temporelle des macrophytes au cours du processus d'oligotrophisation, les changements de composition traduiraient la mise en place de stratégie d'exploitation et d'utilisation des ressources adaptées aux nouvelles conditions trophiques du milieu (limitations en particulier). Trois bassins d'attraction chacun caractérisé par un régime dynamique et la présence de multiples états ont ainsi été mis en évidence. La présence d'espèces clés jouerait un rôle central dans la restauration en régulant les flux d'azote et de phosphore au sein du système et en créant les conditions favorables à l'apparition d'autres espèces. Ces hypothèses nécessitent d'être confirmées dans les années à venir, en particulier via la consolidation de certains résultats (consolidation des flux benthiques) et l'intégration dans des modèles biogéochimiques. Cela permettra potentiellement d'estimer les temps de restauration des milieux lagunaires. Cependant, la compréhension de cette dynamique doit déjà permettre, en termes de gestion, une prise de conscience de la dimension temporelle du processus de restauration dans les lagunes méditerranéennes liée en particulier à l'hystérésis.

En termes de perspectives, l'étude des verrous indépendants de la réduction des apports externes en azote et phosphore doit devenir un des axes de travail dans les lagunes méditerranéennes. En particulier, la connectivité intra et inter-lagunes via le transport de propagules, de graines, de sporophytes ou de gamétophytes par les courants générés par le vent, pourrait en particulier être étudié à partir de modèle lagrangien permettant de retracer le trajet de particules dans l'espace. Bien que l'idée ne soit pas nouvelle dans le milieu marin (Siegel et al., 2003; Bidegain et al., 2013, par exemple), l'utilisation de cette approche pour des macrophytes serait relativement nouvelle. Cette approche pourrait d'ailleurs être couplée à une approche génétique *in situ* qui permettrait de valider l'appartenance de nouveaux individus à des populations sources adjacentes.

BIBLIOGRAPHIE

-A-

- Adams, P., J. C. Thomas, D. M. Vernon, H. J. Bohnert, & R. G. Jensen, 1992. Distinct Cellular and Organismic Responses to Salt Stress. *Plant and Cell Physiology* 33: 1215–1223.
- Agostini, S., G. Pergent, & B. Marchand, 2003. Growth and primary production of *Cymodocea nodosa* in a coastal lagoon. *Aquatic Botany* 76: 185–193.
- Albigès, C., D. Pierre, & M. Saggioco, 1991. Evaluation des apports en azote et phosphore des bassins versants (données statistiques et bibliographiques). Application aux étangs du département de l'Hérault. : 35p. +annexes.
- Alexandre, A., P. W. Hill, D. L. Jones, & R. Santos, 2015. Dissolved organic nitrogen: A relevant, complementary source of nitrogen for the seagrass *Zostera marina*. *Limnology and Oceanography* 60: 1477–1483.
- Aminot, A., & R. Kérouel, 2004. Hydrologie des écosystèmes marins; paramètres et analyses. Ifremer.
- Aminot, A., & R. Kérouel, 2007. Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines: méthodes en flux continu. Editions Quae.
- Anderson, R. J., P. M. S. Monteiro, & G. J. Levitt, 1996. The effect of localised eutrophication on competition between *Ulva lactuca* (Ulvaceae, Chlorophyta) and a commercial resource of *Gracilaria verrucosa* (Gracilariaceae, Rhodophyta). *Hydrobiologia* 326–327: 291–296.
- Anthony, A., J. Atwood, P. August, C. Byron, S. Cobb, C. Foster, C. Fry, A. Gold, K. Hagos, L. Heffner, D. Kellogg, K. Lellis-Dibble, J. Opaluch, C. Oviatt, A. Pfeiffer-Herbert, N. Rohr, L. Smith, T. Smythe, J. Swift, & N. Vinhateiro, 2009. Coastal Lagoons and Climate Change: Ecological and Social Ramifications in U.S. Atlantic and Gulf Coast Ecosystems. *Ecology and Society* 14: 8.
- Antunes, C., O. Correia, J. Marques da Silva, A. Cruces, M. da C. Freitas, & C. Branquinho, 2012. Factors involved in spatiotemporal dynamics of submerged macrophytes in a Portuguese coastal lagoon under Mediterranean climate. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 110: 93–100.
- Apostolaki, E. T., M. Holmer, N. Marbà, & I. Karakassis, 2010. Metabolic Imbalance in Coastal Vegetated *Posidonia oceanica* and Unvegetated Benthic Ecosystems. *Ecosystems* 13: 459–471.
- Atkinson, M. J., & S. V. Smith, 1983. C:N:P ratios of benthic marine plants1. *Limnology and Oceanography* 28: 568–574.

-B-

- Bakker, E. S., E. Van Donk, S. A. J. Declerck, N. R. Helmsing, B. Hidding, & B. A. Nolet, 2010. Effect of macrophyte community composition and nutrient enrichment on plant biomass and algal blooms. *Basic and Applied Ecology* 11: 432–439.
- Barbier, E. B., S. D. Hacker, C. Kennedy, E. W. Koch, A. C. Stier, & B. R. Silliman, 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs* 81: 169–193.
- Barnes, R. S. K., 1980. *Coastal Lagoons; the natural history of a neglected habitat*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Barral, M., V.-C. Sourribes, E. Bourgeois, E. Gavoty, N. Barré, & C. Tillier, 2007. Vers une gestion intégrée des lagunes méditerranéennes. Tome 1. Pôle relais lagunes méditerranéennes: 73.
- Bec, B., Y. Collos, P. Souchu, A. Vaquer, J. Lautier, A. Fiandrino, L. Benau, V. Orsoni, & T. Laugier, 2011. Distribution of picophytoplankton and nanophytoplankton along an anthropogenic eutrophication gradient in French Mediterranean coastal lagoons. *Aquatic Microbial Ecology* 63: 29–45.
- Beck, M. W., K. L. Heck, K. W. Able, D. L. Childers, D. B. Eggleston, B. M. Gillanders, B. Halpern, C. G. Hays, K. Hoshino, T. J. Minello, R. J. Orth, P. F. Sheridan, & M. P. Weinstein, 2001. The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates: A better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *BioScience* 51: 633–641.
- Béoutis, A., P. Jean, & S. Colas, 2009. L'Observatoire du littoral : démographie et économie du littoral. , <http://www.epsilon.insee.fr:80/jspui/handle/1/5250>.
- Berg, M. S. V. den, M. Scheffer, E. V. Nes, & H. Coops, 1999. Dynamics and stability of *Chara sp.* and *Potamogeton pectinatus* in a shallow lake changing in eutrophication level. *Hydrobiologia* 408–409: 335–342.
- Bidegain, G., J. F. Bárcena, A. García, & J. A. Juanes, 2013. LARVAHS: Predicting clam larval dispersal and recruitment using habitat suitability-based particle tracking model. *Ecological Modelling* 268: 78–92.
- Bird, K. T., C. Habig, & T. DeBusk, 1982. Nitrogen Allocation and Storage Patterns in *Gracilaria tikvahiae* (rhodophyta) 1. *Journal of Phycology* 18: 344–348.
- Blindow, I., 1992. Decline of charophytes during eutrophication: comparison with angiosperms. *Freshwater Biology* 28: 9–14.
- Borcard, D., P. Legendre, & P. Drapeau, 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology* 73: 1045–1055.

Borgnis, E., & K. E. Boyer, 2016. Salinity Tolerance and Competition Drive Distributions of Native and Invasive Submerged Aquatic Vegetation in the Upper San Francisco Estuary. *Estuaries and Coasts* 39: 707–717.

Borja, Á., D. M. Dauer, M. Elliott, & C. A. Simenstad, 2010. Medium- and Long-term Recovery of Estuarine and Coastal Ecosystems: Patterns, Rates and Restoration Effectiveness. *Estuaries and Coasts* 33: 1249–1260.

Borum, J., & K. Sand-Jensen, 1996. Is Total Primary Production in Shallow Coastal Marine Waters Stimulated by Nitrogen Loading? *Oikos* 76: 406–410.

Bouleau, G., & D. Pont, 2014. Les conditions de référence de la directive cadre européenne sur l'eau face à la dynamique des hydrosystèmes et des usages. *Natures Sciences Sociétés* 22: 3–14.

Boynton, W. R., L. Murray, J. D. Hagy, C. Stokes, & W. M. Kemp, 1996. A comparative analysis of eutrophication patterns in a temperate coastal lagoon. *Estuaries* 19: 408–421.

Brock, M. A., 1986. Adaptation to Fluctuations rather than to Extremes of Environmental Parameters In Deckker, P. D., & W. D. Williams (eds), *Limnology in Australia*. Springer Netherlands: 131–140.

Bronk, D. A., J. H. See, P. Bradley, & L. Killberg, 2007. DON as a source of bioavailable nitrogen for phytoplankton. *Biogeosciences* 4: 283–296.

Burian, S. J., G. E. Streit, T. N. McPherson, M. J. Brown, & H. J. Turin, 2001. Modeling the atmospheric deposition and stormwater washoff of nitrogen compounds. *Environmental Modelling & Software* 16: 467–479.

Burkholder, J. M., D. A. Tomasko, & B. W. Touchette, 2007. Seagrasses and eutrophication. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 350: 46–72.

-C-

Caliński, T., & J. Harabasz, 1974. A dendrite method for cluster analysis. *Communications in Statistics* 3: 1–27.

Cardoso, P. G., S. Leston, T. F. Grilo, M. D. Bordalo, D. Crespo, D. Raffaelli, & M. A. Pardal, 2010. Implications of nutrient decline in the seagrass ecosystem success. *Marine Pollution Bulletin* 60: 601–608.

Carignan, R., & J. Kalff, 1980. Phosphorus Sources for Aquatic Weeds: Water or Sediments? *Science* 207: 987–989.

Carrier, A., P. Riera, J.-M. Amouroux, J.-Y. Bodiou, M. Desmalades, & A. Grémare, 2008. Food web structure of two Mediterranean lagoons under varying degree of eutrophication. *Journal of Sea Research* 60: 264–275.

Carpenter, S., B. Walker, J. M. Anderies, & N. Abel, 2001. From Metaphor to Measurement: Resilience of What to What? *Ecosystems* 4: 765–781.

- Carr, J., P. D'Odorico, K. McGlathery, & P. Wiberg, 2010. Stability and bistability of seagrass ecosystems in shallow coastal lagoons: Role of feedbacks with sediment resuspension and light attenuation. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences* 115: G03011.
- Carstensen, J., D. Krause-Jensen, S. Markager, K. Timmermann, & J. Windolf, 2013. Water clarity and eelgrass responses to nitrogen reductions in the eutrophic Skive Fjord, Denmark. *Hydrobiologia* 704: 293–309.
- Casagrande, C., & C. F. Boudouresque, 2007. Biomass of *Ruppia cirrhosa* and *Potamogeton pectinatus* in a Mediterranean brackish lagoon, Lake Ichkeul, Tunisia. *Fundamental and Applied Limnology* 243–255.
- Castel, J., P. Caumette, & R. Herbert, 1996. Eutrophication gradients in coastal lagoons as exemplified by the Bassin d'Arcachon and the Étang du Prévost. *Hydrobiologia* 329: ix–xxviii.
- Caumette, P., J. Castel, & R. Herbert, 2012. Coastal Lagoon Eutrophication and ANaerobic Processes (C.L.E.AN.): Nitrogen and Sulfur Cycles and Population Dynamics in Coastal Lagoons A Research Programme of the Environment Programme of the EC (DG XII). Springer Science & Business Media.
- Cebrian, J., 2002. Variability and control of carbon consumption, export, and accumulation in marine communities. *Limnology and Oceanography* 47: 11–22.
- Cebrian, J., D. Corcoran, & J. Lartigue, 2014. Eutrophication-Driven Shifts in Primary Producers in Shallow Coastal Systems: Implications for System Functional Change. *Estuaries and Coasts* 37: 180–197.
- CELRL, 2000. Guide méthodologique de gestion des lagunes méditerranéennes. Tome 1 Les eaux. Région Languedoc-Roussillon, Montpellier.
- Cépralmar, 2006. Défi eutrophisation des lagunes littorales du Languedoc-Roussillon - Etude réalisée dans le cadre du 8ème programme de l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée et Corse. Cépralmar: 125.
- Chapelle, A., P. Lazure, & P. Souchu, 2001. Modélisation numérique des crises anoxiques (malaïgues) dans la lagune de Thau (France). *Oceanologica Acta* 24: 87–97.
- Charlier, R. H., & T. Lonhienne, 1996. The Management of Eutrophicated Waters Marine Benthic Vegetation. Springer, Berlin, Heidelberg: 45–78, https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-61398-2_3.
- Charpentier, A., P. Grillas, F. Lescuyer, E. Coulet, & I. Auby, 2005. Spatio-temporal dynamics of a *Zostera noltii* dominated community over a period of fluctuating salinity in a shallow lagoon, Southern France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64: 307–315.
- Charpy Roubaud, C., & A. Sournia, 1990. The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans. *Marine Microbial Food Webs* 4: 31–57.

- Chatterjee, A., C. Klein, A. Naegelen, P. Claquin, A. Masson, M. Legoff, E. Amice, S. L'Helguen, L. Chauvaud, & A. Leynaert, 2013. Comparative dynamics of pelagic and benthic micro-algae in a coastal ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 133: 67–77.
- Chesworth, J. C., M. E. Donkin, & M. T. Brown, 2004. The interactive effects of the antifouling herbicides Irgarol 1051 and Diuron on the seagrass *Zostera marina* (L.). *Aquatic Toxicology* (Amsterdam, Netherlands) 66: 293–305.
- Christia, C., & E. S. Papastergiadou, 2007. Spatial and temporal variations of aquatic macrophytes and water quality in six coastal lagoons of western Greece. *Belgian Journal of Botany* 140: 39–50.
- Christie, H., K. M. Norderhaug, & S. Fredriksen, 2009. Macrophytes as habitat for fauna. *Marine Ecology Progress Series* 396: 221–234.
- Cloern, J. E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* 210: 223–253.
- Coops, H., 2002. Ecology of charophytes: an introduction. *Aquatic Botany* 72: 205–208.
- Costanza, R., R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R. V. O'Neill, J. Paruelo, R. G. Raskin, P. Sutton, & M. van den Belt, 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253–260.
- Cromwell, J. E., 1971. Barrier coast distribution: a world-wide survey. Second National Coastal Shallow Water research Conference. Baton Rouge, LA: 50.

-D-

- D'Avanzo, C., & J. N. Kremer, 1994. Diel oxygen dynamics and anoxic events in a eutrophic estuary of Waquoit Bay, Massachusetts. *Estuaries* 17: 131–139.
- De Vries, I., C. J. Philippart, E. G. De Groot, & M. W., van der Tol, 1996. Coastal Eutrophication and Marine Benthic Vegetation: A Model Analysis Marine Benthic Vegetation. Springer, Berlin, Heidelberg: 123,
- De Wit, R., 2011. Chapitre 2. Biodiversity of coastal lagoon ecosystems and their vulnerability to global change *Ecosystems Biodiversity*. : 29–40.
- De Wit, R., H. Rey-Valette, J. Balavoine, V. Ouisse, & R. Lifran, 2017. Restoration ecology of coastal lagoons: new methods for the prediction of ecological trajectories and economic valuation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 27: 137–157.
- del Giorgio, P. A., & P. J. le B. Williams, 2005. *Respiration in Aquatic Ecosystems*. Oxford University Press, USA.
- Dennison, W. C., 1987. Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquatic Botany* 27: 15–26.

- Derolez, V., V. Ouisse, A. Fiandrino, D. Munaron, C. Bissery, & M. Kloareg, 2013. Analyse statistique des données du RSL - Etude des trajectoires écologiques des lagunes entre 2001 et 2012. , <http://archimer.ifremer.fr/doc/00173/28423/>.
- Diaz, R., & M. Selman, 2010. <http://www.wri.org/resource/world-hypoxic-and-eutrophic-coastal-areas>. .
- Dion, P., & S. L. Bozec, 1996. The French Atlantic Coasts Marine Benthic Vegetation. Springer, Berlin, Heidelberg: 251–264, https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-642-61398-2_10.
- Dolbeth, M., P. G. Cardoso, S. M. Ferreira, T. Verdelhos, D. Raffaelli, & M. A. Pardal, 2007. Anthropogenic and natural disturbance effects on a macrobenthic estuarine community over a 10-year period. *Marine Pollution Bulletin* 54: 576–585.
- Dolédec, S., & D. Chessel, 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species–environment relationships. *Freshwater Biology* 31: 277–294.
- Dray, S., & A.-B. Dufour, 2007. The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software* 22
- Duarte, C. M., 1991. Seagrass depth limits. *Aquatic Botany* 40: 363–377.
- Duarte, C. M., 1992. Nutrient concentration of aquatic plants: Patterns across species. *Limnology and Oceanography* 37: 882–889.
- Duarte, C. M., 1995. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia* 41: 87–112.
- Duarte, C. M., 2002. The future of seagrass meadows. *Environmental Conservation* 29: 192–206.
- Duarte, C. M., A. Borja, J. Carstensen, M. Elliott, D. Krause-Jensen, & N. Marbà, 2015. Paradigms in the Recovery of Estuarine and Coastal Ecosystems. *Estuaries and Coasts* 38: 1202–1212.
- Duarte, C. M., & J. Cebrián, 1996. The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography* 41: 1758–1766.
- Duarte, C. M., D. J. Conley, J. Carstensen, & M. Sánchez-Camacho, 2009. Return to Neverland: Shifting Baselines Affect Eutrophication Restoration Targets. *Estuaries and Coasts* 32: 29–36.
- Dubois, A., & M. Lauret, 1991. Macroflore benthique, in : ECOTHAU, synthèse des résultats, D.Jouffre et M.Amanieu éditeurs. Laboratoire d'Hydrologie marine et continentale, Université Montpellier II: 115–118.
- Dufour, S., & H. Piégay, 2009. From the myth of a lost paradise to targeted river restoration: forget natural references and focus on human benefits. *River Research and Applications* 25: 568–581.

Duarte, A., & V. Bertrin, 2009. Méthodologie d'étude des macrophytes en plans d'eau. Mise en oeuvre de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau. Cemagref, Unité de Recherche Réseaux, Epuration et Qualité des Eaux. : 28p.

-E-

EC, 2009. Common implementation strategy for the water framework directive (2000/60/EC). Guidance N°24. River basin management in a changing climate. .

Eisma, D., 1998. Intertidal Deposits: River Mouths, Tidal Flats, and Coastal Lagoons. CRC Press. .

Elliott, M., D. Burdon, K. L. Hemingway, & S. E. Apitz, 2007. Estuarine, coastal and marine ecosystem restoration: Confusing management and science – A revision of concepts. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74: 349–366.

Enríquez, S., C. M. Duarte, & K. Sand-Jensen, 1993. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia* 94: 457–471.

European Commission (EC), 2000. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework community actions in the field of water policy. *Official Journal of the European Communities* L327,1-73.22.12.2000. .

Eyre, B. D., & A. J. P. Ferguson, 2002. Comparison of carbon production and decomposition, benthic nutrient fluxes and denitrification in seagrass, phytoplankton, benthic microalgae- and macroalgae-dominated warm-temperate Australian lagoons. *Marine Ecology Progress Series* 229: 43–59.

Eyre, B. D., D. Maher, J. M. Oakes, D. V. Erler, & T. M. Glasby, 2011. Differences in benthic metabolism, nutrient fluxes, and denitrification in *Caulerpa taxifolia* communities compared to uninvaded bare sediment and seagrass (*Zostera capricorni*) habitats. *Limnology and Oceanography* 56: 1737–1750.

Eyre, B. D., D. T. Maher, & C. Sanders, 2016. The contribution of denitrification and burial to the nitrogen budgets of three geomorphically distinct Australian estuaries: Importance of seagrass habitats. *Limnology and Oceanography* 61: 1144–1156.

-F-

Facca, C., S. Ceoldo, N. Pellegrino, & A. Sfriso, 2014. Natural Recovery and Planned Intervention in Coastal Wetlands: Venice Lagoon (Northern Adriatic Sea, Italy) as a Case Study. *The Scientific World Journal* 2014.; <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4122138/>.

Facca, C., A. Sfriso, & P. F. Ghetti, 2004. Phytoplankton community composition and distribution in a eutrophic coastal area (Venice lagoon, Italy). *Acta Adriatica : international journal of Marine Sciences* 45: 163–180.

Fiandrino, A., V. Ouisse, F. Dumas, F. Lagarde, R. Pete, N. Malet, S. Le Noc, & R. de Wit, 2017. Spatial patterns in coastal lagoons related to the hydrodynamics of seawater intrusion. *Marine Pollution Bulletin* 119: 132–144.

Flindt, M. R., M. Â. Pardal, A. I. Lillebø, I. Martins, & J. C. Marques, 1999. Nutrient cycling and plant dynamics in estuaries: A brief review. *Acta Oecologica* 20: 237–248.

Fonseca, M. S., & W. J. Kenworthy, 1987. Effects of current on photosynthesis and distribution of seagrasses. *Aquatic Botany* 27: 59–78.

Franco, A., P. Franzoi, S. Malavasi, F. Riccato, P. Torricelli, & D. Mainardi, 2006. Use of shallow water habitats by fish assemblages in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66: 67–83.

Friberg, N., N. Bonada, D. C. Bradley, M. J. Dunbar, F. K. Edwards, J. Grey, R. B. Hayes, A. G. Hildrew, N. Lamouroux, M. Trimmer, & G. Woodward, 2011. Biomonitoring of human impacts in freshwater ecosystems: the good, the bad and the ugly. *Advances in Ecological Research* 44: 1–68.

Fujita, R. M., 1985. The role of nitrogen status in regulating transient ammonium uptake and nitrogen storage by macroalgae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 92: 283–301.

-G-

Ganthy, F., A. Sottolichio, & R. Verney, 2011. The Stability of Vegetated Tidal Flats in a Coastal Lagoon through Quasi In-Situ Measurements of Sediment Erodibility. *Journal of Coastal Research; Fort Lauderdale SI*: 1500–1504.

García-Sánchez, M. J., J. A. Fernández, & F. X. Niell, 1996. Photosynthetic response of P-deficient *Gracilaria tenuistipitata* under two different phosphate treatments. *Physiologia Plantarum* 96: 601–606.

Gattuso, J.-P., B. Gentili, C. M. Duarte, J. A. Kleypas, J. J. Middelburg, & D. Antoine, 2006. Light availability in the coastal ocean: impact on the distribution of benthic photosynthetic organisms and contribution to primary production. *Biogeosciences Discussions* 3: 895–959.

Gattuso, J. P., 2016. Seacarb: seawater carbonate chemistry with R. R package version 3.1. , <https://cran.r-project.org/web/packages/seacarb/index.html>.

Gerbal, M., & M. Verlaque, 1995. Macrophytobenthos de substrat meuble de l'étang de Thau (France, Méditerranée) et facteurs environnementaux associés. *Oceanologica Acta* 18: 557–571.

Giraud, A., & S. Stroffek, 2016. Connaissance des lagunes. Bilan et stratégie dans le cadre de la mise en oeuvre du SDAGE 2016-2021.

Glibert, P. M., D. C. Hinkle, B. Sturgis, & R. V. Jesien, 2014. Eutrophication of a Maryland/Virginia Coastal Lagoon: a Tipping Point, Ecosystem Changes, and Potential Causes. *Estuaries and Coasts* 37: 128–146.

- Golléty, C., A. Migné, & D. Davoult, 2008. Benthic Metabolism on a Sheltered Rocky Shore: Role of the Canopy in the Carbon Budget1. *Journal of Phycology* 44: 1146–1153.
- Gómez-Gutiérrez, A. I., E. Jover, L. Bodineau, J. Albaigés, & J. M. Bayona, 2006. Organic contaminant loads into the Western Mediterranean Sea: estimate of Ebro River inputs. *Chemosphere* 65: 224–236.
- Graffelman, J., & R. Tuft, 2004. Site scores and conditional biplots in canonical correspondence analysis. *Environmetrics* 15: 67–80.
- Green, E. P., 2003. World Atlas of Seagrasses. UNEP-WCMC, <http://archive.org/details/worldatlasofseag03gree>.
- Greening, H. S., L. M. Cross, & E. T. Sherwood, 2011. A Multiscale Approach to Seagrass Recovery in Tampa Bay, Florida. *Ecological Restoration* 29: 82–93.
- Greve, T. M., & T. Binzer, 2004. Which factors regulate seagrass growth and distribution? In Borum, J et al. (ED). *European seagrasses: an introduction to monitoring and management*. .
- Guelorget, O., & J. P. Perthuisot, 1984. Indicateurs biologiques et diagnose écologique dans le domaine paralytique. *Bulletin d'écologie* 15: 67–76.
- Guelorget, O., & J. P. Perthuisot, 1992. Paralytic ecosystems. Biological organization and functioning. *Vie Milieu* 42: 215–251.
- Guiry, M. D., & G. M. Guiry, 2016. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway, <http://www.algaebase.org>.
- Gustafsson, C., & A. Norkko, 2016. Not all plants are the same: Exploring metabolism and nitrogen fluxes in a benthic community composed of different aquatic plant species. *Limnology and Oceanography* 61: 1787–1799.

-H-

- Häder, D., & F. L. Figueroa, 1997. Photoecophysiology of marine macroalgae. *Photochemistry and Photobiology* 66: 1–14.
- Hansen, J. W., J. W. Udy, C. J. Perry, W. C. Dennison, & B. A. Lomstein, 2000. Effect of the seagrass *Zostera capricorni* on sediment microbial processes. *Marine Ecology Progress Series* 199: 83–96.
- Harlin, M., 1995. Changes in major plant groups following nutrient enrichment Eutrophic shallow estuaries and lagoons. Boca Raton, Florida, USA: 173–187.
- Haynes, D., P. Ralph, J. Prange, & B. Dennison, 2000. The Impact of the Herbicide Diuron on Photosynthesis in Three Species of Tropical Seagrass. *Marine Pollution Bulletin* 41: 288–293.

Heijs, S. K., R. Azzoni, G. Giordani, H. M. Jonkers, D. Nizzoli, P. Viaroli, & H. van Gemerden, 2000. Sulfide-induced release of phosphate from sediments of coastal lagoons and the possible relation to the disappearance of *Ruppia* sp. *Aquatic Microbial Ecology* 23: 85–95.

Hemminga, M. A., & C. M. Duarte, 2000. *Seagrass Ecology*. Cambridge University Press.

Hemminga, M. A., P. Gwada, F. J. Slim, P. de Koeyer, & J. Kazungu, 1995. Leaf production and nutrient contents of the seagrass *Thalassodendron ciliatum* in the proximity of a mangrove forest (Gazi Bay, Kenya). *Aquatic Botany* 50: 159–170.

Hering, D., A. Borja, J. Carstensen, L. Carvalho, M. Elliott, C. K. Feld, A.-S. Heiskanen, R. K. Johnson, J. Moe, D. Pont, A. L. Solheim, & W. van de Bund, 2010. The European Water Framework Directive at the age of 10: a critical review of the achievements with recommendations for the future. *The Science of the Total Environment* 408: 4007–4019.

Hilt, S., J. Köhler, R. Adrian, M. T. Monaghan, & C. D. Sayer, 2013. Clear, crashing, turbid and back – long-term changes in macrophyte assemblages in a shallow lake. *Freshwater Biology* 58: 2027–2036.

Holling, C. S., 1973. Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1–23.

Holmer, M., & A. B. Olsen, 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.

Human, L. R. D., G. C. Snow, J. B. Adams, G. C. Bate, & S.-C. Yang, 2015. The role of submerged macrophytes and macroalgae in nutrient cycling: A budget approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 154: 169–178.

Hurd, C. L., P. J. Harrison, K. Bischof, & C. S. Lobban, 2014. *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press, 2014, Cambridge ; New York.

Hurd, C. L., & C. L. Stevens, 1997. Flow Visualization around Single- and Multiple-Bladed Seaweeds with Various Morphologies¹. *Journal of Phycology* 33: 360–367.

Ibelings, B. W., R. Portielje, E. H. R. R. Lammens, R. Noordhuis, M. S. van den Berg, W. Joosse, & M. L. Meijer, 2007. Resilience of Alternative Stable States during the Recovery of Shallow Lakes from Eutrophication: Lake Veluwe as a Case Study. *Ecosystems* 10: 4–16.

-I-

Ifremer, 2005. Réseau de Suivi Lagunaire du Languedoc-Roussillon. Bilan des résultats 2004. , <http://archimer.ifremer.fr/doc/00274/38558/>.

Ifremer, 2007. Réseau de Suivi Lagunaire du Languedoc-Roussillon : Bilan des résultats 2006. : 484.

Ifremer, 2014. Réseau de Suivi Lagunaire du Languedoc-Roussillon. Bilan des résultats 2013. Ifremer: 219p.

Ifremer, Cephalmar, Agence de l'Eau RMC, & Région Languedoc-Roussillon, 2011. Guide de reconnaissance et de suivi des macrophytes des lagunes du Languedoc-Roussillon. 148p.

Ifremer, CREOCEAN, & Université Montpellier II, 2000. Mise à jour d'indicateurs du niveau d'eutrophisation des milieux lagunaires méditerranéens. Tomes 1 et 2. Rapport final. Rapport marché public n° 90 9851. : 412p.

Ives, A. R., & S. R. Carpenter, 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science* (New York, N.Y.) 317: 58–62.

-J-

Jaschinski, S., D. C. Brepohl, & U. Sommer, 2008. Carbon sources and trophic structure in an eelgrass *Zostera marina* bed, based on stable isotope and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series* 358: 103–114.

Jeppesen, E., M. Meerhoff, B. A. Jacobsen, R. S. Hansen, M. Søndergaard, J. P. Jensen, T. L. Lauridsen, N. Mazzeo, & C. W. C. Branco, 2007. Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation—the successful strategy varies with lake size and climate. *Hydrobiologia* 581: 269–285.

Jeppesen, E., M. Søndergaard, J. P. Jensen, K. E. Havens, O. Anneville, L. Carvalho, M. F. Coveney, R. Deneke, M. T. Dokulil, B. Foy, D. Gerdeaux, S. E. Hampton, S. Hilt, K. Kangur, J. Köhler, E. H. h. r. Lammens, T. L. Lauridsen, M. Manca, M. R. Miracle, B. Moss, P. Nöges, G. Persson, G. Phillips, R. Portielje, S. Romo, C. L. Schelske, D. Straile, I. Tatrai, E. Willén, & M. Winder, 2005. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies. *Freshwater Biology* 50: 1747–1771.

Jickells, T., 2006. The role of air-sea exchange in the marine nitrogen cycle. *Biogeosciences Discussions* 3: 183–210.

Jonge, V. N. de, M. Elliott, & E. Orive, 2002. Causes, historical development, effects and future challenges of a common environmental problem: eutrophication. *Hydrobiologia* 475–476: 1–19.

-K-

Kemp, W. M., W. R. Boynton, J. E. Adolf, D. F. Boesch, W. C. Boicourt, G. Brush, J. C. Cornwell, T. R. Fisher, P. M. Glibert, J. D. Hagy, L. W. Harding, E. D. Houde, D. G. Kimmel, W. D. Miller, R. I. E. Newell, M. R. Roman, E. M. Smith, & J. C. Stevenson, 2005. Eutrophication of Chesapeake Bay: historical trends and ecological interactions. *Marine Ecology Progress Series* 303: 1–29.

Kemp, W. M., J. M. Testa, D. J. Conley, D. Gilbert, & J. D. Hagy, 2009. Coastal hypoxia responses to remediation. , <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=AV20120144884>.

Kennedy, V. S., 2013. Estuarine Perspectives. Elsevier.

Kennish, M. J., & H. W. Paerl, 2010. Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change. CRC Press.

Kidé, S., C. Manté, L. Dubroca, H. Demarcq, & B. Mérigot, 2015. Spatio-Temporal Dynamics of Exploited Groundfish Species Assemblages Faced to Environmental and Fishing Forcings: Insights from the Mauritanian Exclusive Economic Zone. PLOS ONE 10: e0141566.

Kilminster, K. L., D. I. Walker, P. A. Thompson, & J. A. Raven, 2006. Limited nutritional benefit to the seagrass *Halophila ovalis*, in culture, following sediment organic matter enrichment. Estuarine, Coastal and Shelf Science 68: 675–685.

Kinne, O., 1971. Salinity: animals-invertebrates. Marine ecology 1: 821–995.

Kjerfve, B., 1994. Chapter 1 Coastal Lagoons In Kjerfve, B. (ed), Elsevier Oceanography Series. Elsevier: 1–8.

Kummu, M., H. de Moel, G. Salvucci, D. Viviroli, P. J. Ward, & O. Varis, 2016. Over the hills and further away from coast: global geospatial patterns of human and environment over the 20th–21st centuries. Environmental Research Letters 11: 034010.

-L-

Lagarde, F., E. Roque-D'orbcastel, M. Ubertini, S. Mortreux, I. Bernard, A. Fiandrino, C. Chiantella, B. Bec, C. Roques, D. Bonnet, G. Miron, M. Richard, S. Pouvreau, & C. Lett, 2017. Recruitment of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in a shellfish-exploited Mediterranean lagoon: discovery, driving factors and a favorable environmental window. Marine Ecology Progress Series 578: 1–17.

Lake, P. S., 2001. On the maturing of restoration: Linking ecological research and restoration. Ecological Management & Restoration 2: 110–115.

Larkum, A., R. J. Orth, & C. M. Duarte, 2006. Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Springer, The Netherland.

Lavery, P. S., & A. J. McComb, 1991. Macroalgal-sediment nutrient interactions and their importance to macroalgal nutrition in a eutrophic estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science 32: 281–295.

Lawson, S. E., P. L. Wiberg, K. J. McGlathery, & D. C. Fugate, 2007. Wind-driven sediment suspension controls light availability in a shallow coastal lagoon. Estuaries and Coasts 30: 102–112.

- Le Fur, I., R. De Wit, M. Plus, J. Oheix, M. Simier, N. Malet, & V. Ouisse, soumis. Macrophyte changes from 1998 to 2015: response to oligotrophication of Mediterranean lagoons. *Marine Ecology Progress Series*.
- Le Fur, I., R. De Wit, M. Plus, J. Oheix, M. Simier, & V. Ouisse, 2017. Submerged benthic macrophytes in Mediterranean lagoons: distribution patterns in relation to water chemistry and depth. *Hydrobiologia* 1–26.
- Lee, K.-S., S. R. Park, & J.-B. Kim, 2005. Production dynamics of the eelgrass, *Zostera marina* in two bay systems on the south coast of the Korean peninsula. *Marine Biology* 147: 1091–1108.
- Leruste, A., 2016. Trajectoires d'évolution des communautés phytoplanctoniques au cours de restauration écologique des milieux lagunaires méditerranéens. Université de Montpellier.
- Leruste, A., N. Malet, D. Munaron, V. Derolez, E. Hatey, Y. Collos, R. De Wit, & B. Bec, 2016. First steps of ecological restoration in Mediterranean lagoons: Shifts in phytoplankton communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 180: 190–203.
- Levin, L. A., D. F. Boesch, A. Covich, C. Dahm, C. Erséus, K. C. Ewel, R. T. Kneib, A. Moldenke, M. A. Palmer, P. Snelgrove, D. Strayer, & J. M. Weslawski, 2001. The Function of Marine Critical Transition Zones and the Importance of Sediment Biodiversity. *Ecosystems* 4: 430–451.
- Lieutaud, A., & C. Burtin, 1995. Apports en azote et phosphore d'un bassin versant méditerranéen. Impact sur le complexe lagunaire récepteur. : 90 p. + annexes.
- Linares, F., 2006. Effect of dissolved free amino acids (DFAA) on the biomass and production of microphytobenthic communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 330: 469–481.
- Lirman, D., G. Deangelo, J. Serafy, A. Hazra, D. S. Hazra, J. Herlan, J. Luo, S. Bellmund, J. Wang, & R. Clausen, 2008. Seasonal changes in the abundance and distribution of submerged aquatic vegetation in a highly managed coastal lagoon. *Hydrobiologia* 596: 105.
- Littler, M. M., & D. S. Littler, 1984. Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 74: 13–34.
- Lloret, J., & A. Marín, 2009. The role of benthic macrophytes and their associated macroinvertebrate community in coastal lagoon resistance to eutrophication. *Marine Pollution Bulletin* 58: 1827–1834.
- Lloret, J., & A. Marín, 2011. The contribution of benthic macrofauna to the nutrient filter in coastal lagoons. *Marine Pollution Bulletin* 62: 2732–2740.
- Lotze, H. K., M. Coll, A. M. Magera, C. Ward-Paige, & L. Airoidi, 2011. Recovery of marine animal populations and ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 595–605.

Lyons, D. A., C. Arvanitidis, A. J. Blight, E. Chatzinikolaou, T. Guy-Haim, J. Kotta, H. Orav-Kotta, A. M. Queirós, G. Rilov, P. J. Somerfield, & T. P. Crowe, 2014. Macroalgal blooms alter community structure and primary productivity in marine ecosystems. *Global Change Biology* 20: 2712–2724.

-M-

MacArthur, R., 1955. Fluctuations of Animal Populations and a Measure of Community Stability. *Ecology* 36: 533–536.

Mann, K. H., 1973. Seaweeds: Their Productivity and Strategy for Growth. *Science* 182: 975.

Martin, G., J. Hay, N. Frascaria-Lacoste, H. Levrel, & S. Pioch, 2015. Restaurer la nature pour atténuer les impacts du développement: Analyse des mesures compensatoires pour la biodiversité. Quae.

Martin, S., J. Clavier, L. Chauvaud, & G. Thouzeau, 2007. Community metabolism in temperate maerl beds. II. Nutrient fluxes. *Marine Ecology Progress Series* 335: 31–41.

Maxwell, P. S., J. S. Eklöf, M. M. van Katwijk, K. R. O'Brien, M. de la Torre-Castro, C. Boström, T. J. Bouma, D. Krause-Jensen, R. K. F. Unsworth, B. I. van Tussenbroek, & T. van der Heide, 2017. The fundamental role of ecological feedback mechanisms for the adaptive management of seagrass ecosystems – a review. *Biological Reviews* 92: 1521–1538.

McCrackin, M. L., H. P. Jones, P. C. Jones, & D. Moreno-Mateos, 2017. Recovery of lakes and coastal marine ecosystems from eutrophication: A global meta-analysis. *Limnology and Oceanography* 62: 507–518.

McCune, B., 1997. Influence of Noisy Environmental Data on Canonical Correspondence Analysis. *Ecology* 78: 2617–2623.

McDonald, T., J. Jonson, & K. W. Dixon, 2016. National standards for the practice of ecological restoration in Australia. *Restoration Ecology* 24: S4–S32.

McGlathery, K. J., D. Krause-Jensen, S. Rysgaard, & P. B. Christensen, 1997. Patterns of ammonium uptake within dense mats of the filamentous macroalga *Chaetomorpha linum*. *Aquatic Botany* 59: 99–115.

McGlathery, K. J., N. Risgaard-Petersen, & P. B. Christensen, 1998. Temporal and spatial variation in nitrogen fixation activity in the eelgrass *Zostera marina* rhizosphere. *Marine Ecology Progress Series* 168: 245–258.

McGlathery, K. J., K. Sundbäck, & I. C. Anderson, 2004. The Importance Of Primary Producers For Benthic Nitrogen And Phosphorus Cycling In Nielsen, S. L., G. T. Banta, & M. F. Pedersen (eds), *Estuarine Nutrient Cycling: The Influence of Primary Producers*. Springer Netherlands: 231–261.

- McGlathery, K. J., K. Sundbck, & I. C. Anderson, 2007. Eutrophication in shallow coastal bays and lagoons: the role of plants in the coastal filter. *Marine Ecology Progress Series* 348: 1–18.
- MEDDE, 2005. Circulaire DCE n° 2005-11 du 29/04/05 relative à la typologie nationale des eaux de surface (cours d'eau, plans d'eau, eau de transition et eaux côtières) en application de la directive 2000/60/DCE du 23 octobre 2000 du Parlement et du Conseil établissant un cadre pour une politique communautaire dans le domaine de l'eau. .
- Meinesz, C., V. Derolez, & M. Bouchoucha, 2013. Base de données pressions sur les lagunes méditerranéennes - Analyse des liens état - pression. , <http://archimer.ifremer.fr/doc/00154/26496/>.
- Menéndez, M., & F. A. Comín, 1989. Seasonal patterns of biomass variation of *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande and *Potamogeton pectinatus* L. in a coastal lagoon. *Scientia Marina* 53: 633–638.
- Menéndez, M., & F. A. Comín, 2000. Spring and Summer Proliferation of Floating Macroalgae in a Mediterranean Coastal Lagoon (Tancada Lagoon, Ebro Delta, NE Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51: 215–226.
- Menéndez, M., O. Hernandez, & F. A. Comin, 2002. Spatial Distribution and Ecophysiological Characteristics of Macrophytes in a Mediterranean Coastal Lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55: 403–413.
- Middelburg, J. J., C. M. Duarte, & J. P. Gattuso, 2005. Respiration in coastal benthic communities_Chapitre 11 Respiration in Aquatic Ecosystems. Oxford University Press, USA.
- Millero, F. J., J.-Z. Zhang, K. Lee, & D. M. Campbell, 1993. Titration alkalinity of seawater. *Marine Chemistry* 44: 153–165.
- Millet, B., C. Robert, P. Grillas, C. Coughlan, & D. Banas, 2010. Numerical modelling of vertical suspended solids concentrations and irradiance in a turbid shallow system (Vaccares, Se France). *Hydrobiologia* 638: 161–179.
- Moss, B., 2008. The Water Framework Directive: total environment or political compromise. *The Science of the Total Environment* 400: 32–41.
- Mouillot, D., S. Spatharis, S. Reizopoulou, T. Laugier, L. Sabetta, A. Basset, & T. Do Chi, 2006. Alternatives to taxonomic-based approaches to assess changes in transitional water communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16: 469–482.
- Mouronval, J.-B., & S. Baudouin, 2010. *Plantes aquatiques de Camargue et de Crau*. Paris.
- Munaron, D., N. Tapie, H. Budzinski, B. Andral, & J.-L. Gonzalez, 2012. Pharmaceuticals, alkylphenols and pesticides in Mediterranean coastal waters: Results

from a pilot survey using passive samplers. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 114: 82–92.

-N-

Neveux, J., & F. Lantoiné, 1993. Spectrofluorometric assay of chlorophylls and phaeopigments using the least squares approximation technique. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 40: 1747–1765.

Nielsen, L. B., K. Finster, D. T. Welsh, A. Donnelly, R. A. Herbert, R. De Wit, & B. A. Lomstein, 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, L. W., & I. Dahllöf, 2007. Direct and indirect effects of the herbicides Glyphosate, Bentazone and MCPA on eelgrass (*Zostera marina*). *Aquatic Toxicology* 82: 47–54.

Nielsen, S. L., G. T. Banta, & M. F. Pedersen (eds), 2004. *Estuarine Nutrient Cycling: The Influence of Primary* | Søren Laurentius Nielsen | Springer. Kluwer Academic Publishers, //www.springer.com/us/book/9781402026386.

Nixon, S. W., 1995. Coastal marine eutrophication: A definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41: 199–219.

Nixon, S. W., 2009. Eutrophication and the macroscope. *Hydrobiologia* 629: 5–19.

Norkko, A., & E. Bonsdorff, 1996. Population responses of coastal zoobenthos to stress induced by drifting algal mats. *Marine Ecology Progress Series* 140: 141–151.

-O-

Obrador, B., & J. L. Pretus, 2008. Light regime and components of turbidity in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 77: 123–133.

Obrador, B., & J. L. Pretus, 2010. Spatiotemporal dynamics of submerged macrophytes in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 87: 145–155.

O’Brien, K. R., M. Waycott, P. Maxwell, G. A. Kendrick, J. W. Udy, A. J. P. Ferguson, K. Kilminster, P. Scanes, L. J. McKenzie, K. McMahon, M. P. Adams, J. Samper-Villarreal, C. Collier, M. Lyons, P. J. Mumby, L. Radke, M. J. A. Christianen, & W. C. Dennison, 2017. Seagrass ecosystem trajectory depends on the relative timescales of resistance, recovery and disturbance. *Marine Pollution Bulletin*.

Oksanen, J., 2016. Design decisions and implementation details in vegan. Vignette of the package vegan. R package version 2.4-1. .

Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O’Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, & H. Wagner, 2016. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-1. .

- Olivé, I., J. Silva, M. M. Costa, & R. Santos, 2015. Estimating Seagrass Community Metabolism Using Benthic Chambers: The Effect of Incubation Time. *Estuaries and Coasts* 1–7.
- Orfanidis, S., K. Dencheva, K. Nakou, S. Tsioli, V. Papathanasiou, & I. Rosati, 2014. Benthic macrophyte metrics as bioindicators of water quality: towards overcoming typological boundaries and methodological tradition in Mediterranean and Black Seas. *Hydrobiologia* 740: 61–78.
- Orfanidis, S., P. Panayotidis, & N. Stamatis, 2001. Ecological evaluation of transitional and coastal waters: A marine benthic macrophytes-based model. *Mediterranean Marine Science* 2: 45–66.
- Orfanidis, S., P. Panayotidis, & K. Ugland, 2011. Ecological Evaluation Index continuous formula (EEI-c) application: a step forward for functional groups, the formula and reference condition values. *Mediterranean Marine Science* 12:, <http://www.medit-mar-sc.net/index.php/marine/article/view/60>.
- Orfanidis, S., M. Pinna, L. Sabetta, N. Stamatis, & K. Nakou, 2008. Variation of structural and functional metrics in macrophyte communities within two habitats of eastern Mediterranean coastal lagoons: natural versus human effects. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18: S45–S61.
- Orth, R. J., T. J. B. Carruthers, W. C. Dennison, C. M. Duarte, J. W. Fourqurean, K. L. Heck, A. R. Hughes, G. A. Kendrick, W. J. Kenworthy, S. Olyarnik, F. T. Short, M. Waycott, & S. L. Williams, 2006. A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. *BioScience* 56: 987–996.
- Ouisse, V., A. Fiandrino, R. De Wit, A. Giraud, & N. Malet, 2014a. Devenir du phosphore et de l'azote dans un contexte de restauration des milieux lagunaires méditerranéens - DEPART.
- Ouisse, V., A. Fiandrino, R. De Wit, & N. Malet, 2013. Restauration des écosystèmes lagunaires: évaluation du rôle du sédiment et des herbiers à phanérogames. , <http://archimer.ifremer.fr/doc/00166/27774/>.
- Ouisse, V., A. Migné, & D. Davoult, 2011a. Community-level carbon flux variability over a tidal cycle in *Zostera marina* and *Zostera noltii* beds. *Marine Ecology Progress Series* 437: 79–87.
- Ouisse, V., A. Migné, & D. Davoult, 2014b. Comparative study of methodologies to measure in situ the intertidal benthic community metabolism during immersion. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 136: 19–25.
- Ouisse, V., C. Perron, A. Fiandrino, & S. Rochette, 2014c. Rôle des macrophytes dans la restauration des milieux lagunaires: distribution spatiale de *Zostera noltei* (MARES1). *Ifremer*: 56.
- Ouisse, V., P. Riera, A. Migné, C. Leroux, & D. Davoult, 2011b. Freshwater seepages and ephemeral macroalgae proliferation in an intertidal bay: I Effect on benthic community structure and food web. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91: 272–281.

-P-

- Palmer, M. W., 1993. Putting Things in Even Better Order: The Advantages of Canonical Correspondence Analysis. *Ecology* 74: 2215–2230.
- Pasqualini, V., V. Derolez, M. Garrido, V. Orsoni, Y. Baldi, S. Etourneau, V. Leoni, P. Rébillout, T. Laugier, P. Souchu, & N. Malet, 2017. Spatiotemporal dynamics of submerged macrophyte status and watershed exploitation in a Mediterranean coastal lagoon: Understanding critical factors in ecosystem degradation and restoration. *Ecological Engineering* 102: 1–14.
- Pauly, D., 1995. Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology & Evolution* 10: 430.
- Pedersen, M. F., & J. Borum, 1993. An annual nitrogen budget for a seagrass *Zostera marina* population. *Marine Ecology Progress Series* 101: 169–177.
- Pedersen, M. F., & J. Borum, 1997. Nutrient control of estuarine macroalgae: growth strategy and the balance between nitrogen requirements and uptake. *Marine Ecology Progress Series* 161: 155–163.
- Pedersen, M. F., E. I. Paling, & D. I. Walker, 1997. Nitrogen uptake and allocation in the seagrass *Amphibolis antarctica*. *Aquatic Botany* 56: 105–117.
- Pérez-Ruzafa, A., C. Marcos, & I. M. Pérez-Ruzafa, 2011. Mediterranean coastal lagoons in an ecosystem and aquatic resources management context. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C* 36: 160–166.
- Pergent-Martini, C., C. Fernandez, V. Pasqualini, G. Pergent, C. Segui, & J. E. Tomaszewski, 2000. Les étangs littoraux de Corse: Cartographie des peuplements et types de fonds. *Contrat Equipe Ecosystèmes Littoraux - Université de Corse & Ifremer*. : 33p.
- Pihl, L., A. Cattrijsse, I. Codling, S. Mathieson, D. S. McLusky, & C. Roberts, 2002. Habitat use by Fishes in Estuaries and Other Brackish Areas In Elliott, M., & K. Hemingway (eds), *Fishes in Estuaries*. Blackwell Science Ltd: 10–53, <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9780470995228.ch2/summary>.
- Plus, M., A. Chapelle, P. Lazure, I. Auby, G. Levavasseur, M. Verlaque, T. Belsher, J.-M. Deslous-Paoli, J.-M. Zaldívar, & C. N. Murray, 2003. Modelling of oxygen and nitrogen cycling as a function of macrophyte community in the Thau lagoon. *Continental Shelf Research* 23: 1877–1898.
- Plus, M., J.-M. Deslous-Paoli, I. Auby, & F. Dagault, 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.
- Prado, P., N. Caiola, & C. Ibáñez, 2013. Spatio-Temporal Patterns of Submerged Macrophytes in Three Hydrologically Altered Mediterranean Coastal Lagoons. *Estuaries and coasts* 36: 414–429.

Pratt, J. R., 1994. Artificial Habitats and Ecosystem Restoration: Managing for the Future. *Bulletin of Marine Science* 55: 268–275.

-R-

R development team, 2016. R: A language and environment for statistica computing. R foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, <http://www.R-project.org>.

Rabalais, N. N., R. E. Turner, R. J. Díaz, & D. Justić, 2009. Global change and eutrophication of coastal waters. *ICES Journal of Marine Science* 66: 1528–1537.

Rasmussen, J. R., K. M. Dromph, C. Göke, & D. Krause-Jensen, 2015. Reduced Cover of Drifting Macroalgae Following Nutrient Reduction in Danish Coastal Waters. *Estuaries and Coasts* 38: 1664–1677.

Rayssac, N., A. Perignon, E. Gervasoni, F. Pernet, P. Le Gall, & F. Lagarde, 2012. Evaluation du potentiel d’approvisionnement naturel en naissains d’huîtres creuses en Méditerranée _projet PRONAMED 2010-2011. : 63.

Redfield, A. C., B. H. Ketchum, & F. A. Richards, 1963. The influence of organisms on the composition of sea-water. *The sea: ideas and observations on progress in the study of the seas*.

Remane, A., 1934. Die Brackwasserfauna. *Verhandlungen Der Deutschen Zoologischen Gesellschaft* 36: 34–74.

Richardson, K., & B. B. Jørgensen, 1996. Eutrophication: Definition, History and Effects In Jørgensen, B. B., & K. Richardson (eds), *Eutrophication in Coastal Marine Ecosystems*. American Geophysical Union: 1–19.

Ricker, W. E., 1973. Linear Regressions in Fishery Research. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 30: 409–434.

Riemann, B., J. Carstensen, K. Dahl, H. Fossing, J. W. Hansen, H. H. Jakobsen, A. B. Josefson, D. Krause-Jensen, S. Markager, P. A. Stæhr, K. Timmermann, J. Windolf, & J. H. Andersen, 2016. Recovery of Danish Coastal Ecosystems After Reductions in Nutrient Loading: A Holistic Ecosystem Approach. *Estuaries and Coasts* 39: 82–97.

Roberts, E., J. Kroker, S. Körner, & A. Nicklisch, 2003. The role of periphyton during the re-colonization of a shallow lake with submerged macrophytes. *Hydrobiologia* 506–509: 525–530.

Rosenberg, C., & J. Ramus, 1982. Ecological growth strategies in the seaweeds *Gracilaria foliifera* (Rhodophyceae) and *Ulva sp.* (Chlorophyceae): Soluble nitrogen and reserve carbohydrates. *Marine Biology* 66: 251–259.

Ruiz, J. M., & J. Romero, 2003. Effects of disturbances caused by coastal constructions on spatial structure, growth dynamics and photosynthesis of the seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Pollution Bulletin* 46: 1523–1533.

Rysgaard, S., N. Risgaard-Petersen, & N. P. Sloth, 1996. Nitrification, denitrification, and nitrate ammonification in sediments of two coastal lagoons in Southern France. *Hydrobiologia* 329: 133–141.

Ryther, J. H., N. Corwin, T. A. DeBusk, & L. D. (Woods H. O. I. Williams, 1981. Nitrogen uptake and storage by the red alga *Gracilaria tikvahiae* (McLachlan, 1979). *Aquaculture* (Netherlands).

-S-

Sanchez, A., & P. Grillas, 2012. Indicateur macrophytes dans les lagunes oligo-halines et mésahalines. Université Aix-Marseille, Tour du valat: 71.

Sanchez, A., & P. Grillas, 2014. Mise au point d'un indicateur DCE compatible pour les lagunes oligo et mésahalines. Tour du Valat: 66.

Sand-Jensen, K., 1980. Balancen mellem autotrofe komponenter i tempererede søer med forskellig næringsbelastning. *Vatten* 36: 104–115.

Sand-Jensen, K., & J. Borum, 1991. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany* 41: 137–175.

Sand-Jensen, K., N. L. Pedersen, I. Thorsgaard, B. Moeslund, J. Borum, & K. P. Brodersen, 2008. 100 years of vegetation decline and recovery in Lake Fure, Denmark. *Journal of Ecology* 96: 260–271.

Sargian, P., B. Andral, & V. Derolez, 2013. Réseaux de surveillance DCE-Campagne 2012-District “Rhône et côtiers méditerranéens”. Ifremer.

Scheffer, M., S. Carpenter, J. A. Foley, C. Folke, & B. Walker, 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591–596.

Scheffer, M., M. R. de Redelijkheid, & F. Noppert, 1992. Distribution and dynamics of submerged vegetation in a chain of shallow eutrophic lakes. *Aquatic Botany* 42: 199–216.

Scheffer, M., S. H. Hosper, M.-L. Meijer, B. Moss, & E. Jeppesen, 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 275–279.

Schramm, W., 1999. Factors influencing seaweed responses to eutrophication: some results from EU-project EUMAC. *Journal of applied Phycology* 11: 69–78.

Schramm, W., & P. Nienhuis, 1996. *Marine Benthic Vegetation: Recent Changes and the Effects of Eutrophication*. Springer Science & Business Media.

Schubert, H., P. Feuerpfel, R. Marquardt, I. Telesh, & S. Skarlato, 2011. Macroalgal diversity along the Baltic Sea salinity gradient challenges Remane's species-minimum concept. *Marine Pollution Bulletin* 62: 1948–1956.

- SER, 2004. L'ABCDAire sur l'écologie de la restauration de la SER internationale. The SER International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Sfriso, A., & C. Facca, 2007. Distribution and production of macrophytes and phytoplankton in the lagoon of Venice: comparison of actual and past situation. *Hydrobiologia* 577: 71–85.
- Sfriso, A., C. Facca, & P. F. Ghetti, 2009. Validation of the Macrophyte Quality Index (MaQI) set up to assess the ecological status of Italian marine transitional environments. *Hydrobiologia* 617: 117–141.
- Sfriso, A., & A. Marcomini, 1999. Macrophyte production in a shallow coastal lagoon. Part II: Coupling with sediment, SPM and tissue carbon, nitrogen and phosphorus concentrations. *Marine Environmental Research* 47: 285–309.
- Sfriso, A., B. Pavoni, A. Marcomini, & A. A. Orio, 1992. Macroalgae, nutrient cycles, and pollutants in the Lagoon of Venice. *Estuaries* 15: 517.
- Short, F. T., & C. P. McRoy, 2009. Nitrogen Uptake by Leaves and Roots of the Seagrass *Zostera marina* L. *Botanica Marina* 27: 547–556.
- Siegel, D. A., B. P. Kinlan, B. Gaylord, & S. D. Gaines, 2003. Lagrangian descriptions of marine larval dispersion. *Marine Ecology Progress Series* 260: 83–96.
- Simier, M., L. Blanc, F. Pellegrin, & D. Nadris, 1999. Approche simultanée de K couples de tableaux: application à l'étude des relations pathologie végétale-environnement. *Revue de Statistique Appliquée* 47: P. 31-46.
- Søndergaard, M., E. Jeppesen, C. Skov, E. H. Van Nes, R. Roijackers, E. Lammens, & R. Portielje, 2007. Lake restoration: successes, failures and long-term effects. *Journal of Applied Ecology* 44: 1095–1105.
- Souchu, P., B. Bec, V. H. Smith, T. Laugier, A. Fiandrino, L. Benau, V. Orsoni, Y. Collos, & A. Vaquer, 2010. Patterns in nutrient limitation and chlorophyll a along an anthropogenic eutrophication gradient in French Mediterranean coastal lagoons. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67: 743–753.
- Spokes, L. J., & T. D. Jickells, 2005. Is the atmosphere really an important source of reactive nitrogen to coastal waters?. *Continental Shelf Research* 25: 2022–2035.
- Stapel, J., T. L. Aarts, B. H. M. van Duynhoven, J. D. de Groot, P. H. W. van den Hoogen, & M. A. Hemminga, 1996. Nutrient uptake by leaves and roots of the seagrass *Thalassia hemprichii* in the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Marine Ecology Progress Series* 134: 195–206.
- Steinhardt, T., & U. Selig, 2011. Influence of salinity and sediment resuspension on macrophyte germination in coastal lakes. *Journal of Limnology* 70: 11–20.
- Stumm, W., & J. J. Morgan, 1996. Aquatic chemistry. Chemical Equilibria and Rates in Natural Waters (3rd edn.). John Wiley, New York.

Suding, K. N., K. L. Gross, & G. R. Houseman, 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 46–53.

-T-

Tagliapietra, D., & A. V. Ghirardini, 2006. Notes on coastal lagoon typology in the light of the EU Water Framework Directive: Italy as a case study. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16: 457–467.

Teeter, J. W., 1965. Effects of Sodium Chloride on the Sago Pondweed. *The Journal of Wildlife Management* 29: 838–845.

Teichberg, M., S. E. Fox, Y. S. Olsen, I. Valiela, P. Martinetto, O. Iribarne, E. Y. Muto, M. A. V. Petti, T. N. Corbisier, M. Soto-Jiménez, F. Páez-Osuna, P. Castro, H. Freitas, A. Zitelli, M. Cardinaletti, & D. Tagliapietra, 2010. Eutrophication and macroalgal blooms in temperate and tropical coastal waters: nutrient enrichment experiments with *Ulva* spp. *Global Change Biology* 16: 2624–2637.

Telesh, I., H. Schubert, & S. Skarlato, 2013. Life in the salinity gradient: Discovering mechanisms behind a new biodiversity pattern. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 135: 317–327.

Ter Braak, C. J. F., 1986. Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology* 67: 1167–1179.

Ter Braak, C. J. F., 1987. The Analysis of Vegetation-Environment Relationships by Canonical Correspondence Analysis. *Vegetatio* 69: 69–77.

Ter Braak, C. J. F. ter, 1994. Canonical community ordination. Part I: Basic theory and linear methods. *Écoscience* 1: 127–140.

Terrados, J., & S. L. Williams, 1997. Leaf versus root nitrogen uptake by the surfgrass *Phyllospadix torreyi*. *Marine Ecology Progress Series* 149: 267–277.

Tett, P., R. J. Gowen, S. J. Painting, M. Elliott, R. Forster, D. K. Mills, E. Bresnan, E. Capuzzo, T. F. Fernandes, J. Foden, R. J. Geider, L. C. Gilpin, M. Huxham, A. L. McQuatters-Gollop, S. J. Malcolm, S. Saux-Picart, T. Platt, M.-F. Racault, S. Sathyendranath, J. van der Molen, & M. Wilkinson, 2013. Framework for understanding marine ecosystem health. *Marine Ecology Progress Series* 494: 1–27.

Tett, P., R. Gowen, D. Mills, T. Fernandes, L. Gilpin, M. Huxham, K. Kennington, P. Read, M. Service, M. Wilkinson, & S. Malcolm, 2007. Defining and detecting undesirable disturbance in the context of marine eutrophication. *Marine Pollution Bulletin* 55: 282–297.

Thioulouse, J., M. Simier, & D. Chessel, 2004. Simultaneous Analysis of a Sequence of Paired Ecological Tables. *Ecology* 85: 272–283.

Thomaz, S. M., & E. R. da Cunha, 2010. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal

assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 218–236.

Tomasko, D. A., C. A. Corbett, H. S. Greening, & G. E. Raulerson, 2005. Spatial and temporal variation in seagrass coverage in Southwest Florida: assessing the relative effects of anthropogenic nutrient load reductions and rainfall in four contiguous estuaries. *Marine Pollution Bulletin* 50: 797–805.

Touchette, B. W., & J. M. Burkholder, 2000. Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 133–167.

Tournois, J., F. Ferraton, L. Velez, D. J. McKenzie, C. Aliaume, L. Mercier, & A. M. Darnaude, 2013. Temporal stability of otolith elemental fingerprints discriminates among lagoon nursery habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 131: 182–193.

Tournoud, M.-G., S. Payraudeau, F. Cernesson, & C. Salles, 2006. Origins and quantification of nitrogen inputs into a coastal lagoon: Application to the Thau lagoon (France). *Ecological Modelling* 193: 19–33.

Tsiamis, K., P. Panayotidis, M. Salomidi, A. Pavlidou, J. Kleinteich, K. Balanika, & F. C. Kpper, 2013. Macroalgal community response to re-oligotrophication in Saronikos Gulf. *Marine Ecology Progress Series* 472: 73–85.

Turpin, D. H., 1991. Effects of Inorganic N Availability on Algal Photosynthesis and Carbon Metabolism. *Journal of Phycology* 27: 14–20.

Tyler, A. C., K. J. McGlathery, & S. A. Macko, 2005. Uptake of urea and amino acids by the macroalgae *Ulva lactuca* (Chlorophyta) and *Gracilaria vermiculophylla* (Rhodophyta). *Marine Ecology Progress Series* 294: 161–172.

-V-

Valentine, J. F., & J. E. Duffy, 2007. The Central Role of Grazing in Seagrass Ecology SEAGRASSES: BIOLOGY, ECOLOGY AND CONSERVATION. Springer, Dordrecht: 463–501.

Valiela, I., K. Foreman, M. LaMontagne, D. Hersh, J. Costa, P. Peckol, B. DeMeo-Andreson, C. D'Avanzo, M. Babione, C.-H. Sham, J. Brawley, & K. Lajtha, 1992. Couplings of watersheds and coastal waters: Sources and consequences of nutrient enrichment in Waquoit Bay, Massachusetts. *Estuaries* 15: 443–457.

Valiela, I., J. McClelland, J. Hauxwell, P. J. Behr, D. Hersh, & K. Foreman, 1997. Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnology and Oceanography* 42: 1105–1118.

Van der Heide, T., E. H. Van Nes, G. W. Geerling, A. J. P. Smolders, T. J. Bouma, & M. M. Van Katwijk, 2007. Positive Feedbacks in Seagrass Ecosystems: Implications for Success in Conservation and Restoration. *Ecosystems* 10: 1311–1322.

- van Es, F. B., 1982. Community metabolism of intertidal flats in the Ems-Dollard estuary. *Marine Biology* 66: 95–108.
- Van Wijk, R. J., 1988. Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions. *Aquatic Botany* 31: 211–258.
- Vaquer, A., & P. Heurteaux, 1989. Modifications récentes de la végétation aquatique de l'étang du Vaccarès (Camargue, France) liées aux perturbations anthropiques. *Annales de Limnologie* 25: 25–38.
- Venice System, 1958. The Venice System for the Classification of Marine Waters According to Salinity. *Limnology and Oceanography* 3: 346–347.
- Verhoeven, J. T. A., 1980. The ecology of *Ruppia*-dominated communities in Western Europe. II. Synecological classification. Structure and dynamics of the macroflora and macrofauna communities. *Aquatic Botany* 8: 1–85.
- Verlaque, M., 2000. Actualisation de la flore des macrophytes des étangs de Thau (Hérault) et de Salses-Leucate (Aude-Pyrénées-Orientales). In: PNEC “Lagunes Méditerranéennes”, Thème 1, le compartiment “Macrophytes”. GIS Posidonie - IFREMER Report, Marseille. : 64p + annexes.
- Verlaque, M., 2001. Checklist of the macroalgae of Thau Lagoon (Hérault, France), a hot spot of marine species introduction in Europe. *Oceanologica Acta* 24: 29–49.
- Viaroli, P., M. Bartoli, C. Bondavalli, R. R. Christian, G. Giordani, & M. Naldi, 1996. Macrophyte communities and their impact on benthic fluxes of oxygen, sulphide and nutrients in shallow eutrophic environments. *Hydrobiologia* 329: 105–119.
- Viaroli, P., M. Bartoli, G. Giordani, M. Naldi, S. Orfanidis, & J. M. Zaldivar, 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.
- Vignes, F., E. Barbone, P. Breber, R. D'Adamo, R. Leonilde, N. Ungaro, S. Focardi, M. Renzi, & A. Basset, 2010. Spatial and temporal description of the dystrophic crisis in Lesina lagoon during summer 2008. *Transitional Waters Bulletin* 3: 47–62.
- Vincent, C., D. Mouillot, M. Lauret, T. D. Chi, M. Troussellier, & C. Aliaume, 2006. Contribution of exotic species, environmental factors and spatial components to the macrophyte assemblages in a Mediterranean lagoon (Thau lagoon, Southern France). *Ecological Modelling* 193: 119–131.
- Vizzini, S., & A. Mazzola, 2006. Sources and transfer of organic matter in food webs of a Mediterranean coastal environment: Evidence for spatial variability. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66: 459–467.
- Vizzini, S., & A. Mazzola, 2008. The fate of organic matter sources in coastal environments: a comparison of three Mediterranean lagoons. *Hydrobiologia* 611: 67–79.

Vonk, J. A., J. J. Middelburg, J. Stapel, & T. J. Bouma, 2008. Dissolved organic nitrogen uptake by seagrasses. *Limnology and Oceanography* 53: 542–548.

Voss, M., H. Bange, J. W Dippner, J. Middelburg, J. Montoya, & B. Ward, 2013. The marine nitrogen cycle: Recent discoveries, uncertainties.

-W-

Walker, B., C. S. Holling, S. Carpenter, & A. Kinzig, 2004. Resilience, Adaptability and Transformability in Social–ecological Systems. *Ecology and Society* 9:, <https://www.ecologyandsociety.org/vol9/iss2/art5/>.

Welsh, D. t., 2000. Nitrogen fixation in seagrass meadows: Regulation, plant–bacteria interactions and significance to primary productivity. *Ecology Letters* 3: 58–71.

Welsh, D. T., S. Bourgués, R. de Wit, & R. A. Herbert, 1996. 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.

Whalen, M. A., J. E. Duffy, & J. B. Grace, 2013. Temporal shifts in top-down vs. bottom-up control of epiphytic algae in a seagrass ecosystem. *Ecology* 94: 510–520.

WoRMS Editorial Board, 2016. World Register of Marine Species. Available from <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2016-11-16. doi:10.14284/170.

-Z-

Zaldívar, J.-M., P. Viaroli, A. Newton, R. De Wit, C. Ibañez, S. Reizopoulou, F. Somma, A. Razinkovas, A. Basset, M. Holmer, & N. Murray, 2008. Eutrophication in transitional waters: an overview. *Transitional Waters Monographs* 2: 1–78.

, J. J., S. E. Jorgensen, M. Beklioglu, & O. Ince, 2003. Hysteresis in vegetation shift - Lake Mogan prognoses. *Ecological Modelling* 164: 227–238.

ANNEXES

ANNEXE 1

Methods of macrophyte samplings

According to the lagoons and the monitoring programs, six different sampling strategies (called in this study method a, a*, b, c, d, e) were performed.

Methods a, a* and b

The methods a, a* and b were developed in the framework of two monitoring programs:

- I) the Lagoon Monitoring Program (comprising two regional subprograms, i.e., i) RSL, Réseau de Suivi Lagunaire and ii) RLC, Réseau des lagunes Corses);
- II) the Water Framework Directive (WFD).

These methods were applied to the following lagoons: Canet, Leucate, Bages, Leucate, Ayrolle Campagnol, Gruissan, Vendres, Bagnas, Thau, Ingril Nord, Ingril Sud, Vic, Pierre-Blanche, Arnel, Prévost, Méjean, Grec, Or, Ponant, Médard, la Murette, Biguglia, Urbino, Diana, and Palo. In both methods, the benthic stations were located following a regular systematic grid with one station for every 100 hectares for lagoons having a surface area greater than 1000 hectares and one station for every 50 hectares for smaller lagoons. All benthic stations were sampled by scuba diving for the deepest lagoons and by snorkeling or from a boat for the shallowest lagoons. The sampling and observations were carried out in late spring or early summer. For some lagoons, the number of benthic stations changed during the study period (Table A1) when an optimization of the sampling strategy occurred.

Method a

This method was applied from 1998 to 2007. The vegetation cover (%) was visually assessed in the benthic stations. According to the vegetation cover, 1 to 10 macroalgae and seagrasses (with their roots) samples were collected using 0.25 m² quadrats (Ifremer, 2000). These samples were stored in the fridge (4°C) and then identified in the laboratory. For all samples, macrophytes were identified using a binocular microscope and a light microscope, sorted and, subsequently, dried in an oven at 110 °C during 24 hours in order to measure their dry weight. In addition to the species

sampled in the quadrats, special efforts were undertaken in the field to record all the visibly-observable species.

In addition, the macrophytes from Thau and Leucate were studied in the context of the PNEC program (Verlaque, 2000, 2001) and in the INTERREG II/PNOC program for the Corsican lagoons (Biguglia, Urbino, Diana) (Pergent-Martini et al., 2000). The sampling was carried out during the spring 1998 in Thau and in 1999 both in Leucate and in the Corsican lagoons. Macroalgae and seagrasses (with their roots) were collected at the benthic stations sampling a surface of 2500 cm² to 1 m², depending on the vegetation cover. All the macrophytes were collected and preserved in buffered 4% formaldehyde-seawater. Fixed material was studied under binocular and light microscopes and subsequently squeezed to remove excess water and then weighted (fresh weight, gfw.m⁻²). These data were transformed in dry weight using a species-specific conversion factor based on the water content of the different species (Ifremer, 2000).

Method a*

Between 2002 and 2007, a simplify macrophytes sampling was done (see Table S1). This method was based on qualitative observations on the whole surface of 100 or 50 hectares corresponding to the benthic stations. The total vegetation cover (%), the relative proportion of the different macrophyte groups (climax, floating and opportunistic) and the species number were assessed. The biomass was not used in this method. The different taxa observed were collected in the entire studied zone and then identified in the laboratory (Ifremer, 2004).

Method b

This method described by Ifremer (2011) was applied from 2008 to 2015. This method was based on qualitative observations. At each benthic station, a surface area of 120 m² was observed underwater. The divers swam around a fixed point and the radius of the circle was determined with a 10-m long rope. The total vegetation cover (%) of the area was estimated visually. Identification of homogeneous macrophytes groups, composition and estimation of the relative percentage of each group in relation to the vegetation cover were given, as well as the estimation of the relative abundance of the main taxa of each group. A small representative sample of the studied zone was then

collected and identified more precisely in the laboratory macroscopically and with a binocular and a light microscope.

Method c

This methodology was used in 2010 and 2013 for the following oligohaline and mesohaline lagoons: Campagnol, Vendres, Bagnas, La Murette, Scamandre, Charnier, Crey, Grande-Palun. The protocol was described in Sanchez & Grillas (2013). The sampling was achieved in spring or early summer. Each lagoon had at least 3 stations. In 2013, macrophytes were sampled in the main stations (WFD/RSL benthic stations, see above) and in 3 substations around the main stations. These substations have been added to take into account the heterogeneity of the macrophytes distribution and to increase the sampling along the edges of the lagoon (in shallow depths). The distance between the main station and the substations were 200 m for lagoons having a surface greater than 300 hectares and 100 m for smaller lagoons. The substations were selected from a line drawn towards the four cardinal points; the substations nearest to the lagoon edges were taken into account. An exception was made for Bolmon (4 substations per main station), Scamandre (3 substations added to the most southern station), Vendres where only one substation was added to the main station located in the south (Sanchez & Grillas, 2014). The macrophytes observation and sampling were carried out from a boat or on foot using a rake. The protocol was the same as that described by (Dutarte & Bertrin, 2009) for freshwater bodies. Accordingly, at each station/substations, the macrophytes cover was estimated visually - when the water column was clear or when macrophytes were close to the water surface – within 30 m of the center of the station. From these stations, a 30 m long transect was realized either in a direction chosen at random or in the direction of the wind. An abundance class (1 = few fragments to 5 = covering the entire rake) was determined for each taxa collected on the rake every 2 m over a width of 4 m (surface 120 m²). The total macrophyte abundance of all taxa together was calculated as the sum of the abundance of each taxa. This total abundance could exceed the value of 5 when several taxa were present. The identification of each taxa was realized *in situ* for some macrophytes, some taxa required an identification in the laboratory with a light microscope.

Method d

This method was used and defined for the Vaccarès lagoon in the 1990's by the Réserve Nationale de Camargue with the collaboration of Patrick Grillas (Tour du Valat). The macrophytes were observed along a grid of 50 sampling points by scuba diving. Samplings were done in summer. At each station, the cover (%) of each taxa were estimated with a 0.25 m² quadrat. The quadrat were randomly placed 10 times along a transect of 50 m long. The taxa were identified *in situ* to the species level whenever it was possible.

Method e

This method was described in (Bonhomme et al. 2013) and was used in the Berre lagoon. In this method, 31 permanent transects were distributed uniformly along the periphery of the lagoon. Along 100 meters long transects, the macrophytes observation/identification were done *in situ* by scuba diving using a list containing the main macrophyte taxa. Some taxa not included in the list were also added. These observations were done by observing the area within 50 cm distance on both sides from the virtual line delineating the transect (i.e., a 100 cm large zone along the transect). The transects were started from the periphery of the lagoon and the number and the mean cover (%) of each taxa were given every 5 m (sampling surface: 5m²) using a classification from 1 to 5 (class 1= 0 %, class 5 = >90 %).

Table A1 Sampling frequency of macrophytes and water column parameters for each of the studied lagoon sectors (see Table 1 in the article). In between brackets, the number corresponds to the benthic station numbers (only stations with soft sediment) and the letter indicates the sampling method (see above in the text of the supplementary material). The water column sampling was done every years.

Lagoons	Sectors (code)	Macrophyte sampling years	water sampling years
Arnel	ARN	2001(9,a) 2004(9,a*) 2006(9,a) 2006(9,a) 2009(9,b) 2012(9,b)	2000-2014
Ayrolle	AYR	1999(14,a) 2002(14,a*) 2005(14,a) 2007(14,a*) 2010(14,b) 2013(14,b)	1998-2015
Bages-Sigean	BGN	1999 (11,a) 2002(11,a*) 2005(11,a) 2007(11,a*) 2010(11,b) 2013(11,b) 2015(11,b)	1998-2015
	BGM	1999 (11,a) 2002(12,a*) 2005(13,a) 2007(13,a*) 2010(13,b) 2013(13,b) 2015(13,b)	1998-2013
	BGS	1999 (10,a) 2002(10,a*) 2005(12,b) 2007(12,a*) 2010(12,b) 2013(12,b) 2015(12,b)	1998-2015
Bagnas	BAG	2002(4,a) 2005(4,a*) 2010(4,b) 2013(12,c)	2000-2008, 2011, 2013-2014
Berre	BER	2001(22,e) 2002(22,e) 2003(22,e) 2004(22,e) 2006(22,e) 2007(22,e) 2008(22,e) 2009(22,e - 19,b) 2010(22,e) 2011(22,e) 2012(21,e), 2013(22,e)	2006-2015
		2001(6,e) 2002(6,e) 2003(6,e) 2004(6,e) 2006(6,e) 2007(6,e) 2008(6,e) 2009(6,e - 6,b) 2010(6,e) 2011(6,e) 2012(6,e), 2013(6,e)	2009-2013
	VAI		
Biguglia	BIG	1999(29,a) 2003(15,a) 2009(15,b) 2012(15,b) 2014(15,b)	1998-1999, 2002-2004, 2006-2015
Bolmon	BOL	2010(16,c) 2013(16,c)	2009, 2011, 2013
Campagnol	CAM	1999(4,a) 2002(4,a*) 2005(4,a) 2007(4,a*) 2010(4,b) 2013(15,c)	1998-2014
Canet Saint-Nazaire	CNN	2002(8,a) 2005(8,a*) 2009(8,b) 2012(8,b)	2001-2006
	CNS	2002(7,a) 2005(7,a*) 2009(7,b) 2012(7,b)	2001-2006, 2008-2011, 2013-2015
Diane	DIA	1999(13,a) 2003(16,a) 2006(13,a*) 2009(9,b) 2012(10,b)	1998-1999, 2002-2004, 2006-2015
Grande Palun	GP	2010(9,c) 2013(15,c)	2009, 2011, 2013
Grec	GRC	1999(5,a) 2001 (7,a) 2004(7,a*) 2006(7,a) 2009(8,b) 2012(8,b)	1998-2014
Gruissan	GRU	1999(3,a) 2002(3,a*) 2005(3,a) 2007(3,a*) 2010(3,b) 2013(3,b)	1998-2015
Ingril Nord	INN	1999(3,a) 2004(5,a*) 2006(5,a) 2008(5,b) 2011(5,b) 2014(5,b)	1998-2015
Ingril Sud	INS	1999(4,a) 2004(8,a*) 2006(8,a) 2008(8,b) 2011(8,b) 2014(7,b)	1998-2014
La Marette	MARN	2004(3,a) 2007(3,a*) 2011(3,b) 2013(6,c)	2003-2014
	MARS	2004(3,a) 2007(3,a*) 2011(3,b) 2013(6,c)	
La Palme	LAP	2002(12,a) 2005(12,a*) 2007(12,a*) 2010(12,b) 2013(12,b)	1998-2015
Leucate	LEN	1999(21,a) 2004(25,a) 2009(14,b) 2012(14,b)	1998-2015
	LES	1999(31,a) 2004(47,a) 2009(24,b) 2012(24,b)	
Les Mouettes	MOU	2006(1,a*) 2008(1,b) 2011(1,b) 2014(1,b)	
Medard	MED	2002(4,a) 2005(4,a*)	2000-2006, 2008, 2011, 2014
Mejean	MEE	2001(6,a) 2004(6,a*) 2006(4,a*) 2009(6,b) 2012(6,b)	2000-2014
	MEW	2001(7,a) 2004(7,a*) 2006(7,a*) 2009(7,b) 2012(7,b) 2015(7,b)	2000-2015
Or	ORE	1999(16,a) 2002(16,a) 2003(16,a*) 2004(16,a*) 2005(16,a) 2007(16,a*) 2010(7,b) 2013(7,b)	1998-2015
	ORW	1999(16,a) 2002(16,a) 2003(15,a*) 2004(16,a*) 2005(16,a) 2007(16,a*) 2010(8,b) 2013(8,b)	
Palo	PAL	2006(3,a*) 2009(3,b) 2012(3,b)	2006-2015
Pierre Blanche	PBL	2001(10,a) 2004(10,a*) 2006(10,a) 2008(10,b) 2011(10,b) 2014(10,b)	2000-2014
Ponant	PON	2002 (7,a) 2005(7,a*) 2010(7,b) 2014(7,b)	2000-2008, 2011, 2014
Prevost	PRE	2001(4,a) 2004(4,a*) 2006(5,a) 2009(5,b) 2012(5,b) 2015(5,b)	2000-2014
	PRW	2001(5,a) 2004(5,a*) 2006(5,a) 2009(5,b) 2012(5,b) 2015(5,b)	2000-2006, 2008-2013
Scamandre-Charnier-Crey	SC	2010 (14,c) 2013(13,c)	2013
	CH	2010 (13,c) 2013(12,c)	
	CR	2013(9,c)	
Thau	TE	1998(29,a) 2003(39,a) 2006(39,a*) 2008(21,b) 2011(21,b) 2014(21,b)	1998-2015
	TW	1998(28,a) 2003(31,a) 2006(31,a*) 2008(15,b) 2011(15,b) 2014(15,b)	
Urbino	URB	1999(17,a) 2003(18,a) 2009(16,b) 2012(13,b)	1998-1999, 2002-2004, 2006-2015
Vaccares	VAC	1996(31,d) 1997(13,d) 1998(15,d) 1999(19,d) 2000(29,d) 2001(40,d) 2002(43,d) 2003(46,d) 2007(41,d) 2009(41,d) 2010(51,d) 2011(54,d) 2012(54,d)	2006-2015
Vendres	VDR	2002(10,a) 2005(9,a*) 2010(10,b) 2013(10,c)	2000-2006, 2008-2014
Vic	VIC	2001(28,a) 2004(28,a*) 2006(28,a) 2008(13,b) 2011(13,b) 2014(13,b)	2000-2015

References

Dutarte, A., & V. Bertrin, 2009. Méthodologie d'étude des macrophytes en plans d'eau. Mise en oeuvre de la Directive Cadre Européenne sur l'Eau. Cemagref, Unité de Recherche Réseaux, Epuration et Qualité des Eaux. : 28p.

Ifremer, 2006. Réseau de Suivi Lagunaire du Languedoc-Roussillon. Bilan des résultats 2005. Rapport RSL-06/2006, 450 p.

Ifremer, CREOCEAN, & Université Montpellier II, 2000. Mise à jour d'indicateurs du niveau d'eutrophisation des milieux lagunaires méditerranéens. Tomes 1 et 2. Rapport final. Rapport marché public n° 90 9851. : 412p.

Pergent-Martini, C., C. Fernandez, V. Pasqualini, G. Pergent, C. Segui, & J. E. Tomaszewski, 2000. Les étangs littoraux de Corse: Cartographie des peuplements et types de fonds. Contrat Equipe Ecosystèmes Littoraux - Université de Corse & Ifremer. : 33p.

Sanchez, A., & P. Grillas, 2013. Mise au point d'un indicateur DCE compatible pour les lagunes oligo et mésohalines. Tour du Valat: 66.

Verlaque, M., 2000. Actualisation de la flore des macrophytes des étangs de Thau (Hérault) et de Salses-Leucate (Aude-Pyrénées-Orientales). In: PNEC "Lagunes Méditerranéennes", Thème 1, le compartiment "Macrophytes". GIS Posidonie - IFREMER Report, Marseille. : 64p + annexes.

Verlaque, M., 2001. Checklist of the macroalgae of Thau Lagoon (Hérault, France), a hot spot of marine species introduction in Europe. *Oceanologica Acta* 24: 29–49.

ANNEXE 2

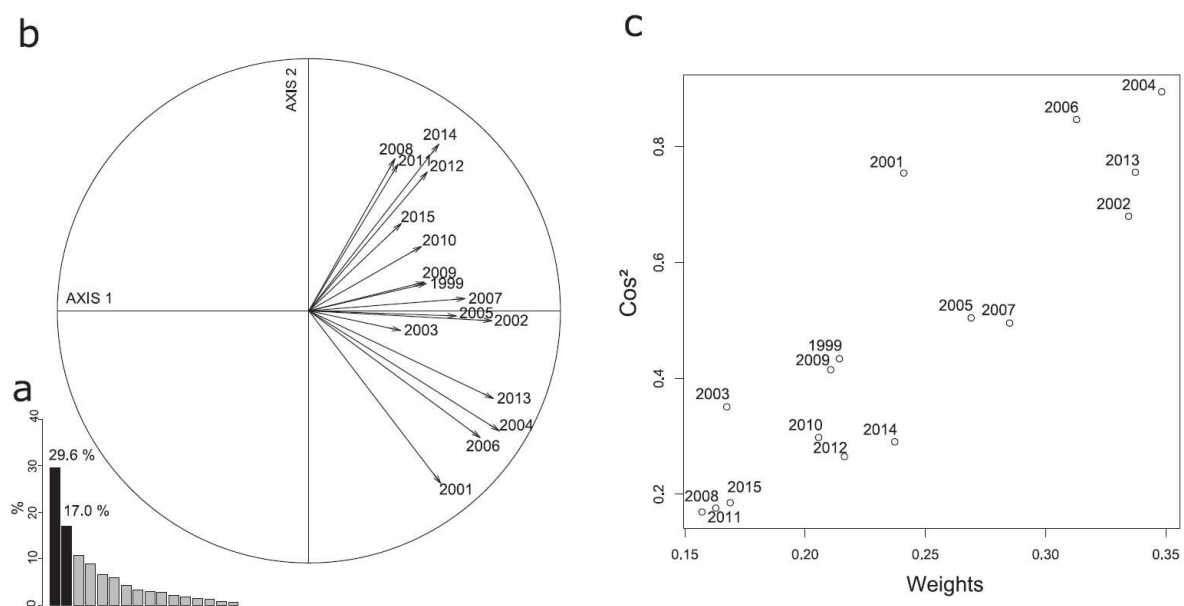


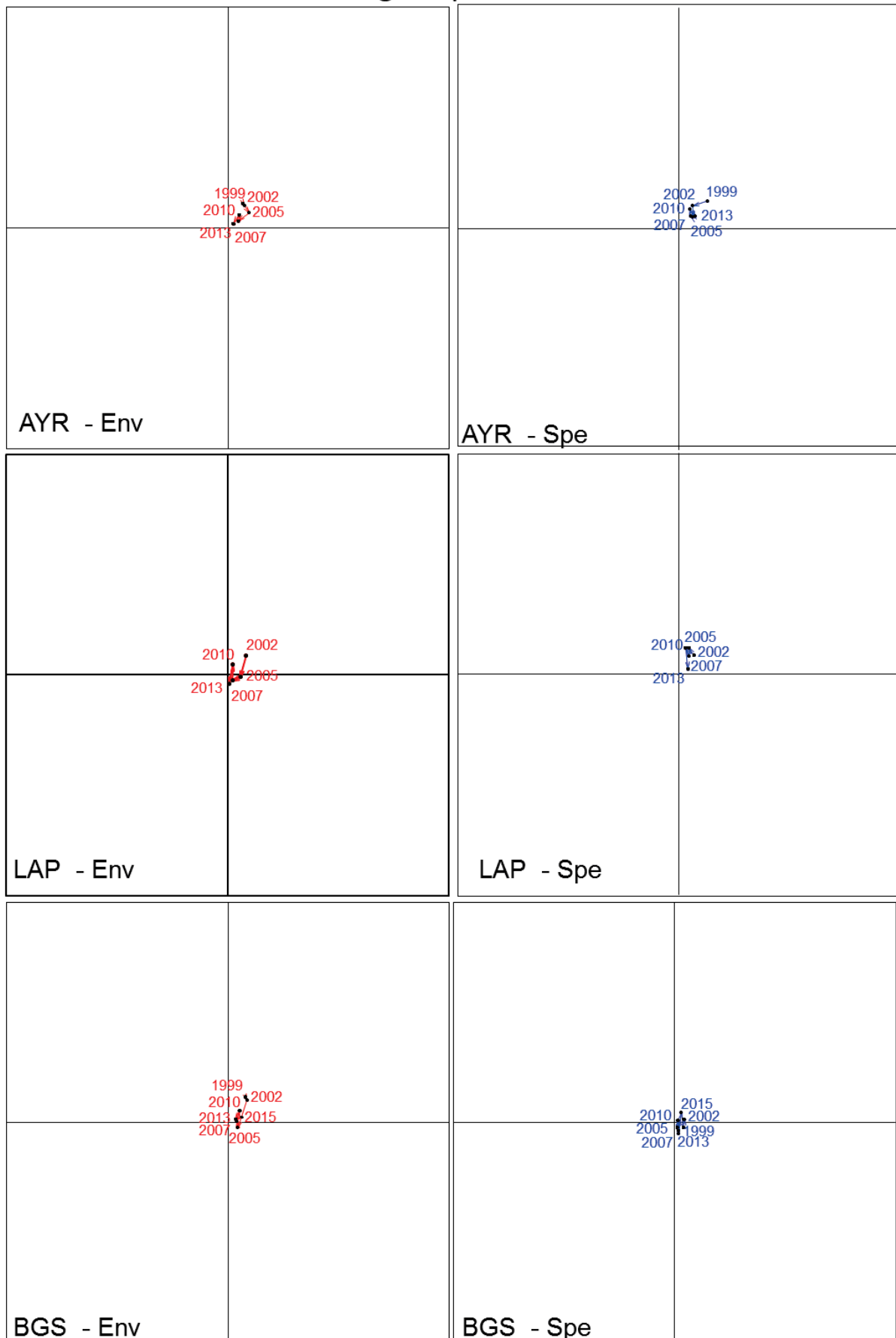
Figure A1 Interstructure of the STATICO analysis. (a) Eigenvalues barplot. (b) Interstructure factor map showing the importance of each sampling years, and the importance of the corresponding tables in the definition of the compromise (coordinate of the points on the first axis). (c) Typological value indices plot. Weights: contribution of each table to the construction of the compromise; cos^2 : fit of each table to the compromise.

Table A1 Classification of lagoon sector trajectories according to the STATICO analysis

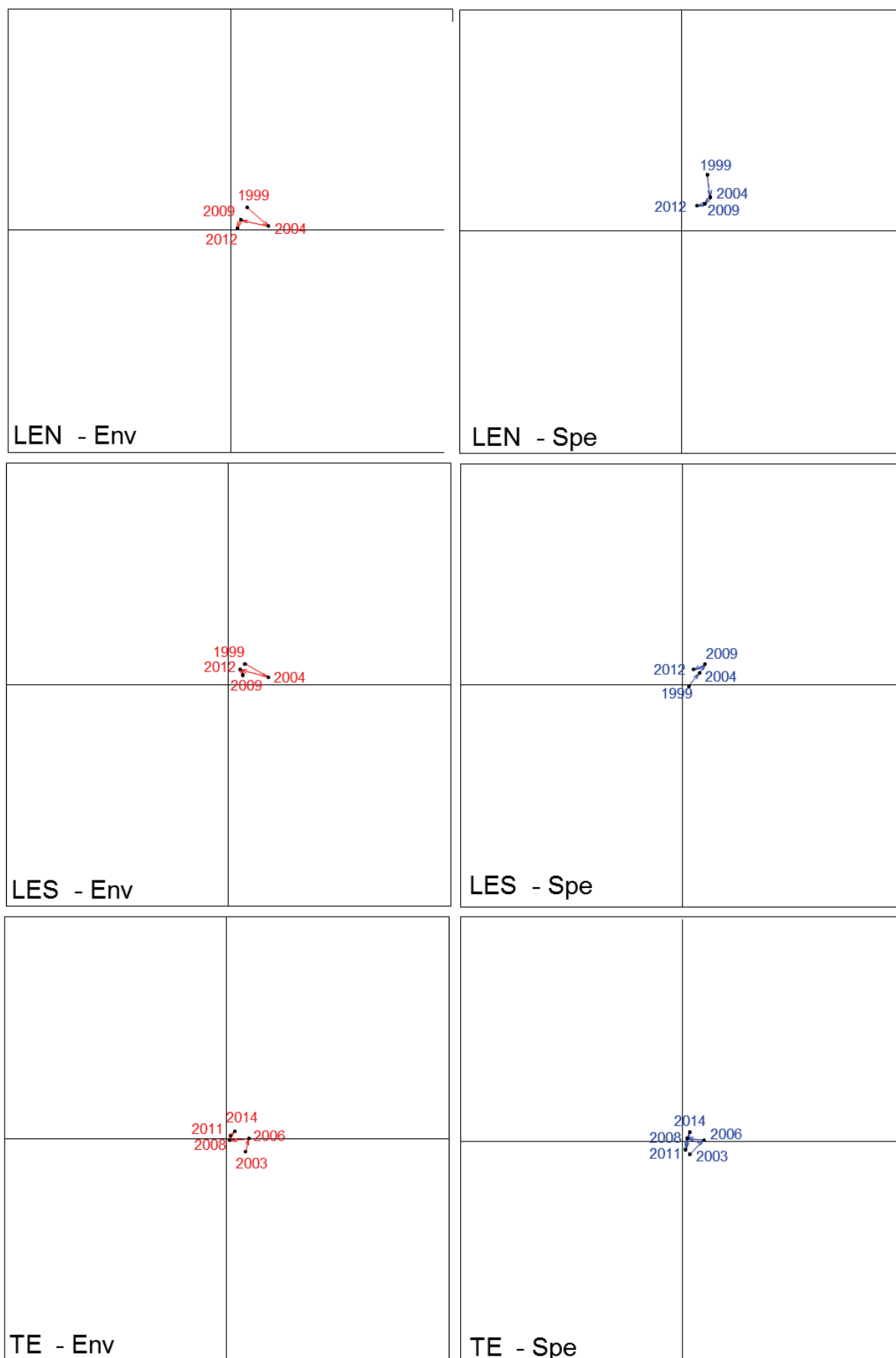
Category	Sectors
Oligotrophic status	AYR, LAP, BGS, LEN, LES, TW, TE, MOU, URB
Re-oligotrophication trajectory	BGN, INN, INS, ARN, MEW, MEE, GRC, PON
Mesotrophic status	BGM, GRU, VIC, PRW, PRE, PAL
Eutrophic status	ORE, ORW
Eutrophication trajectory	PBL
Incoherent trajectory between environment and species	DIA

Figure A2: Macrophyte trajectories in the 28 lagoon sectors for both environment (env) and species (spe). Les trajectoires des 28 secteurs de lagunes sont présentées dans les pages suivantes:

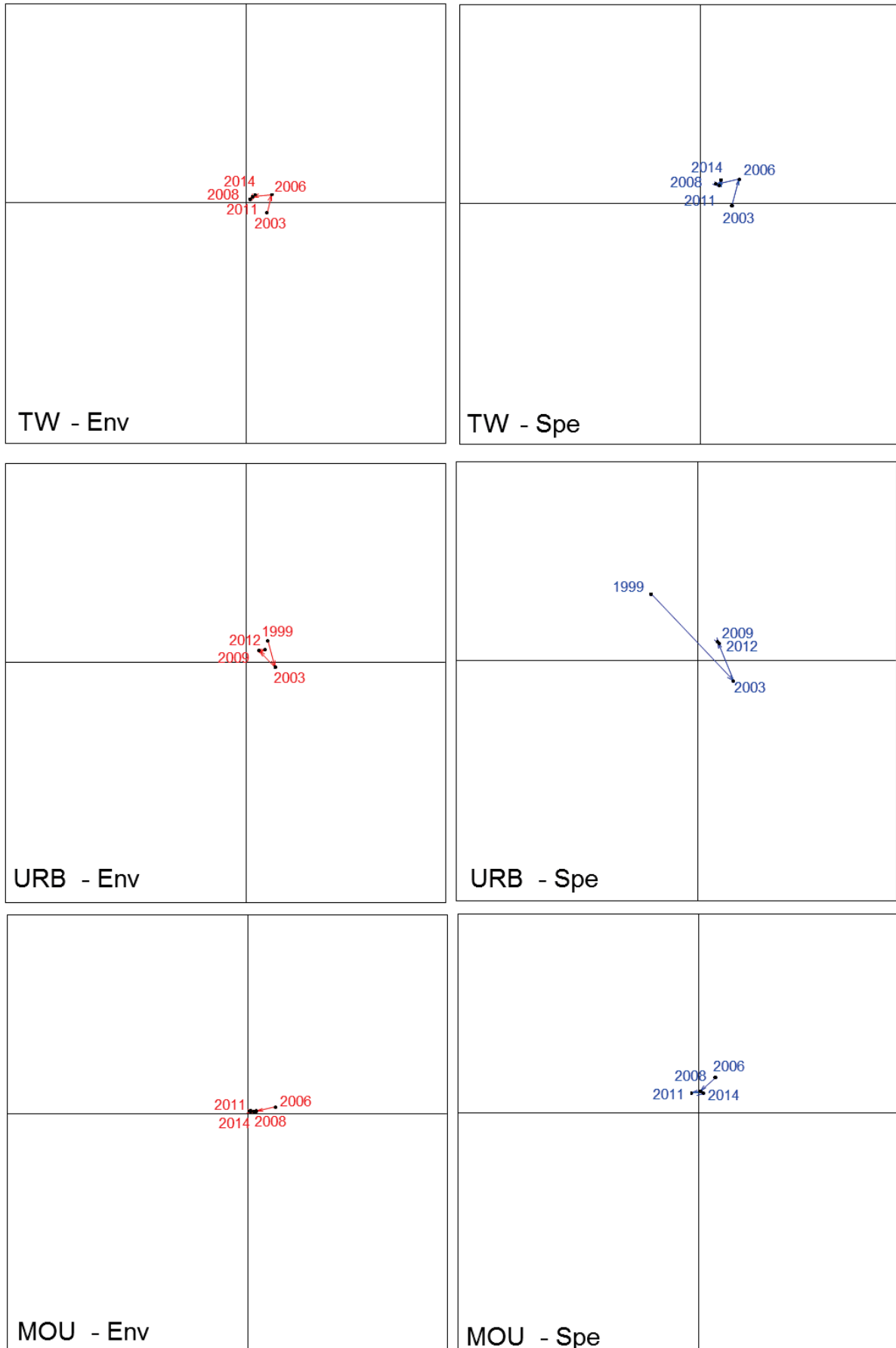
Oligotrophic status



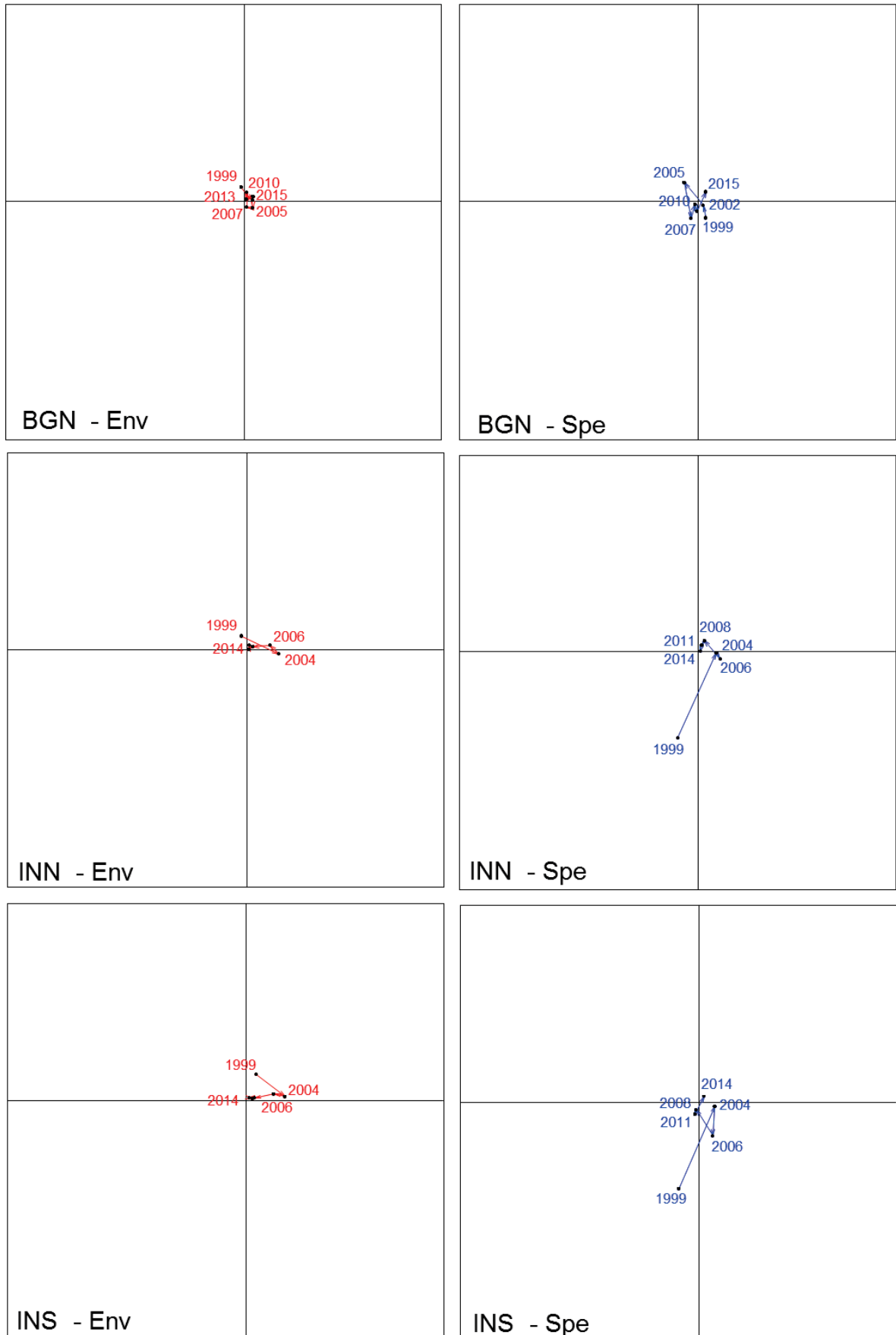
Oligotrophic status



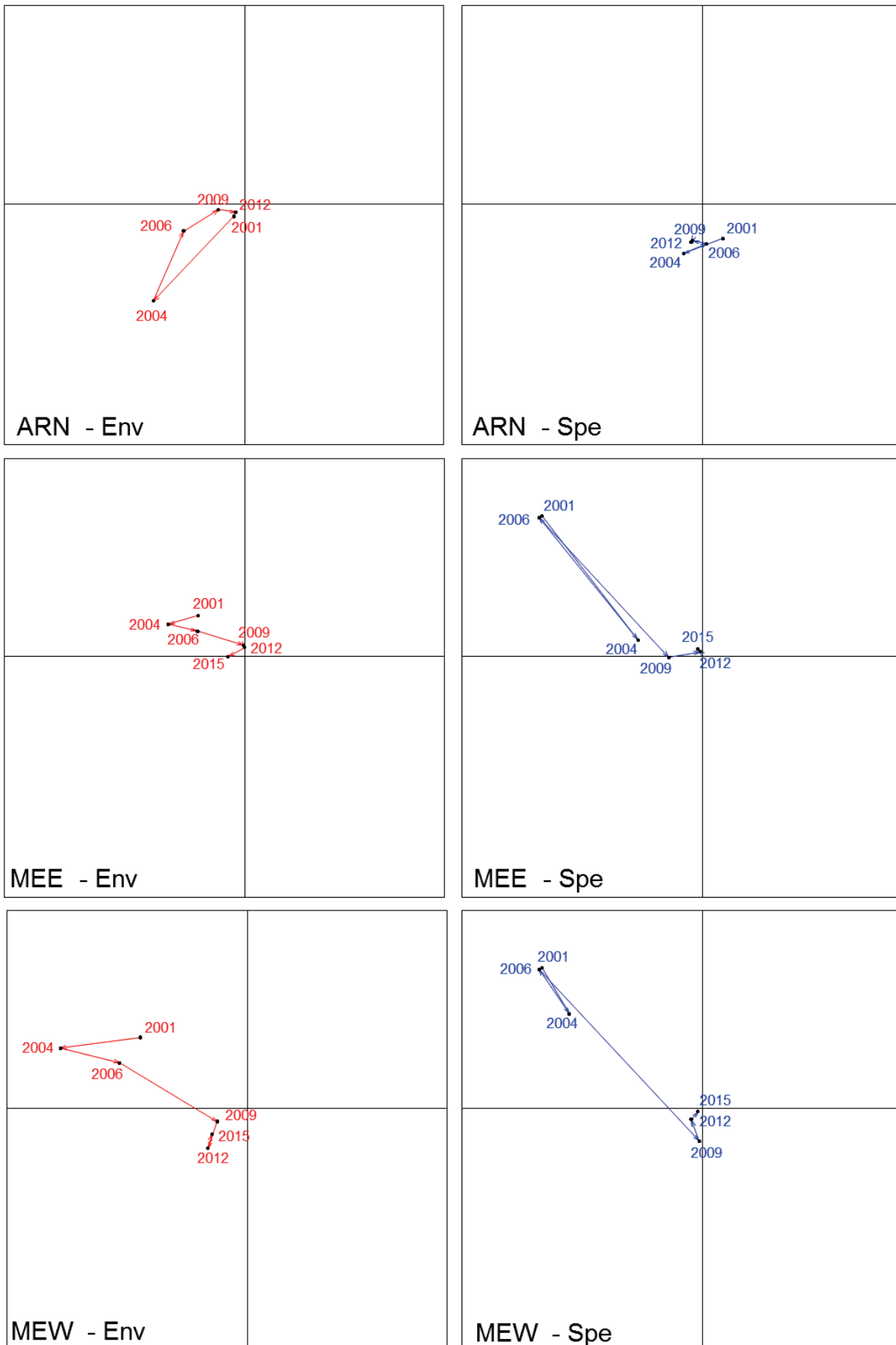
Oligotrophic status



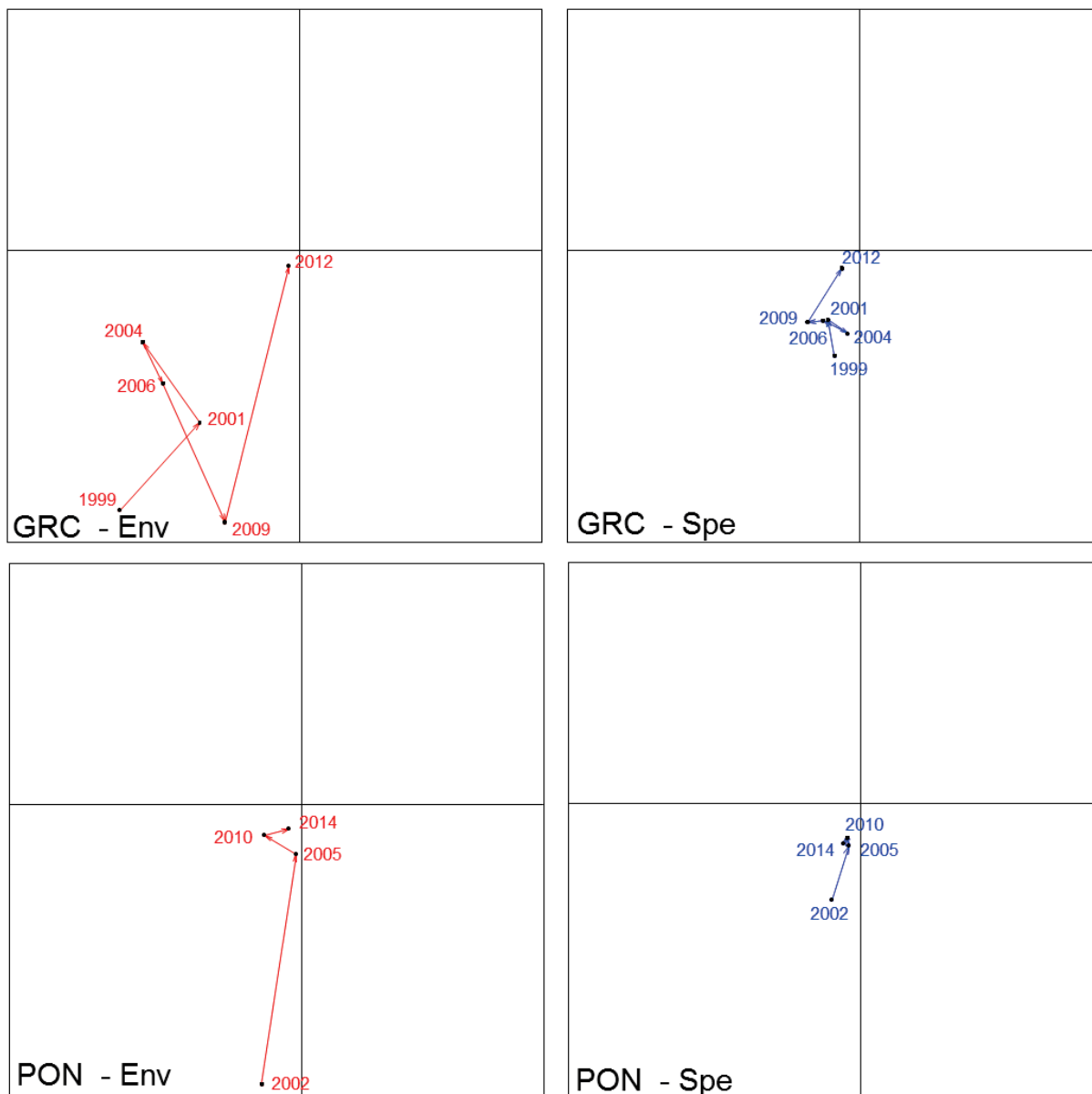
Re-oligotrophication trajectory



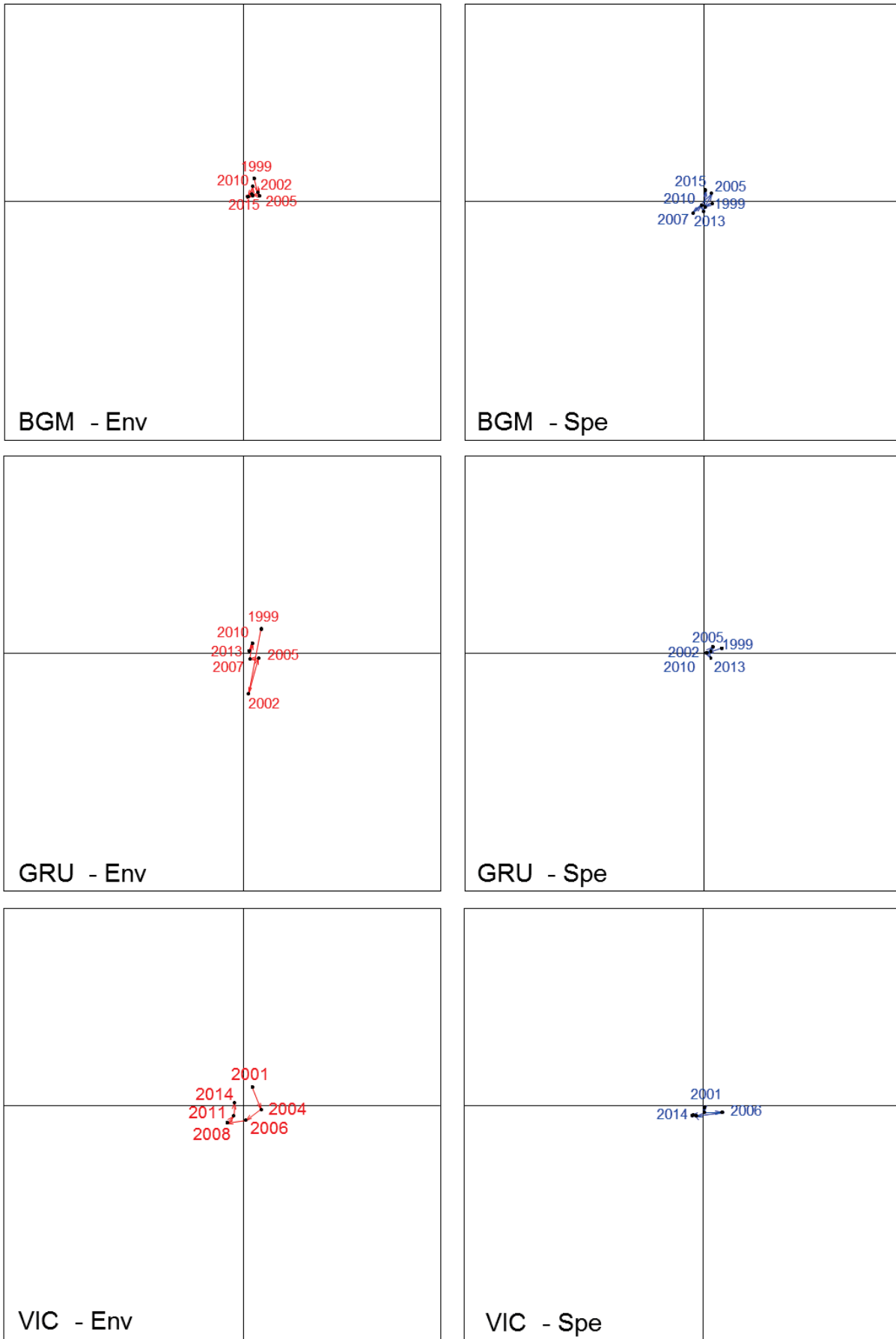
Re-oligotrophication trajectory



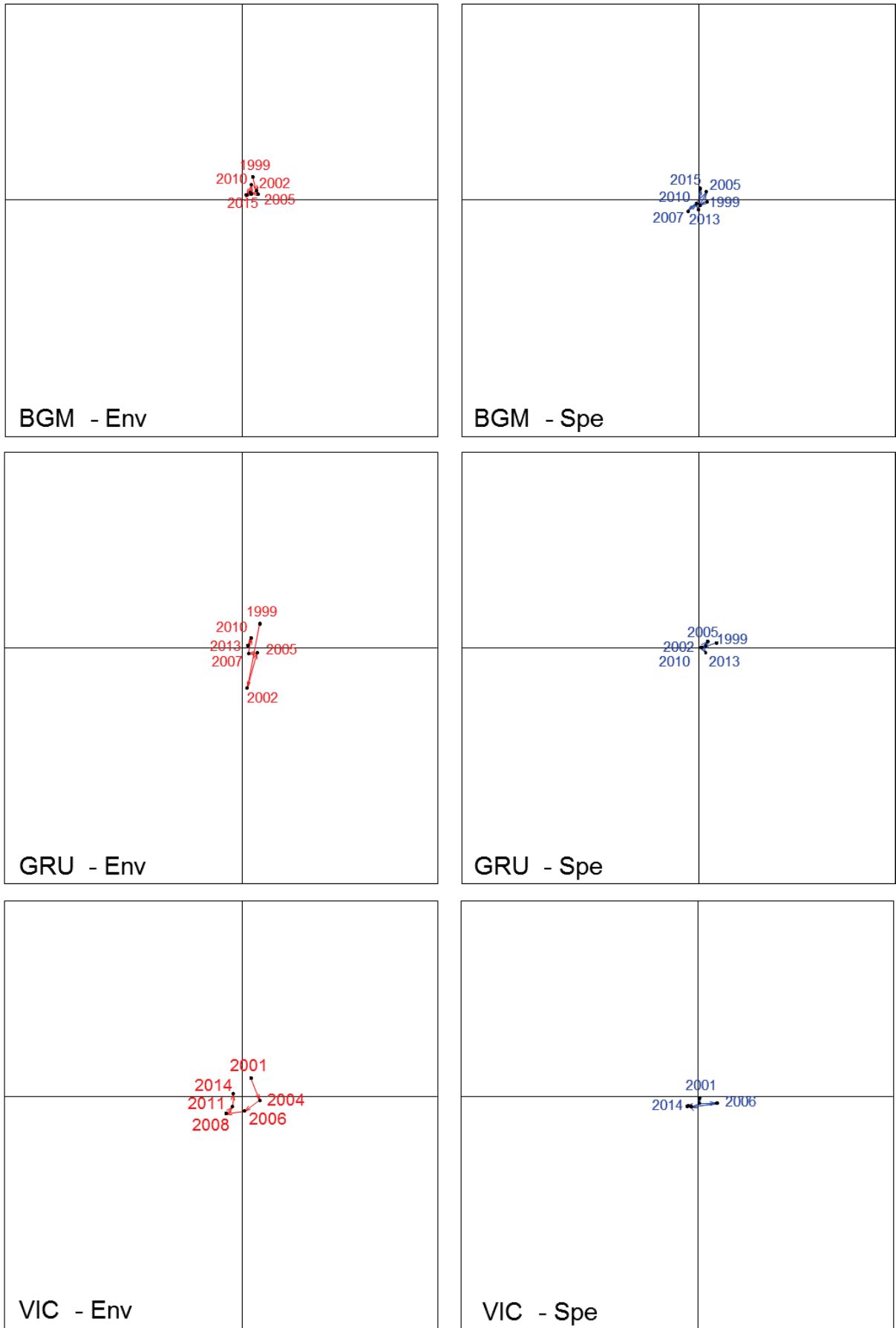
Re-oligotrophication trajectory



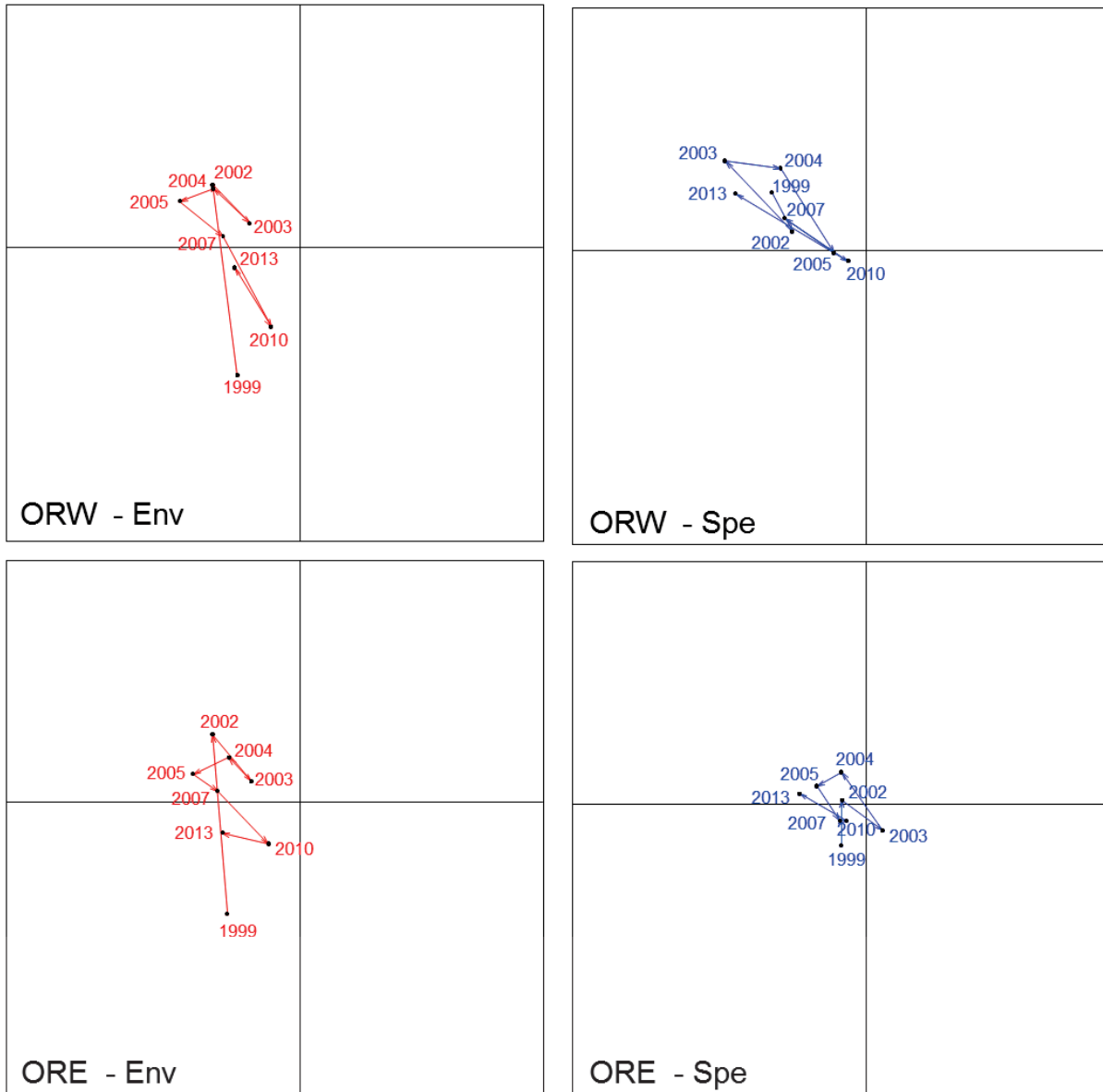
Mesotrophic status



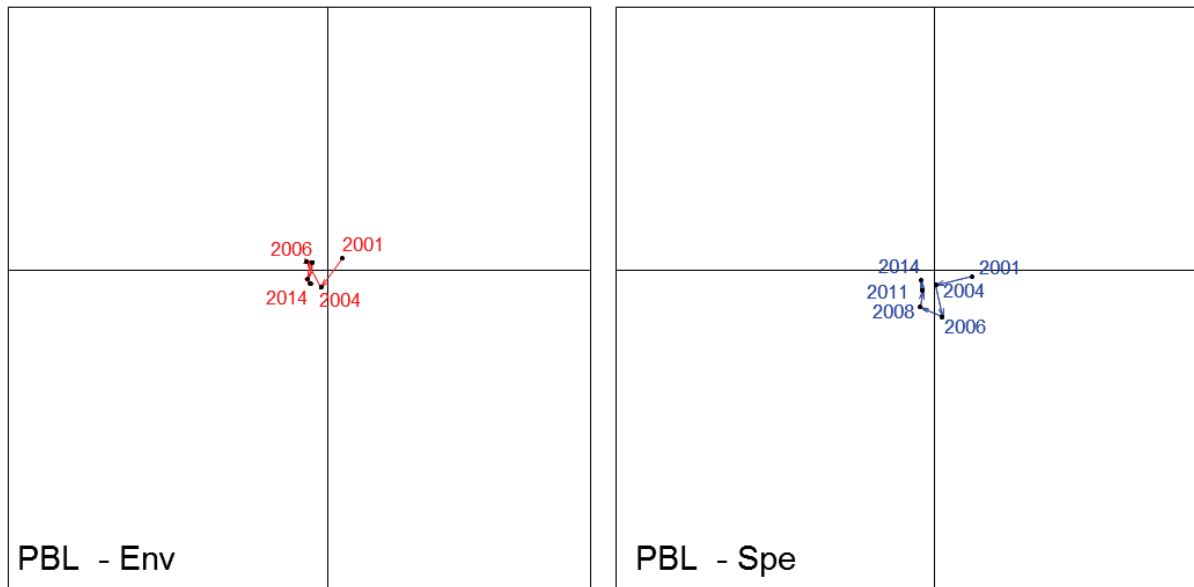
Mesotrophic status



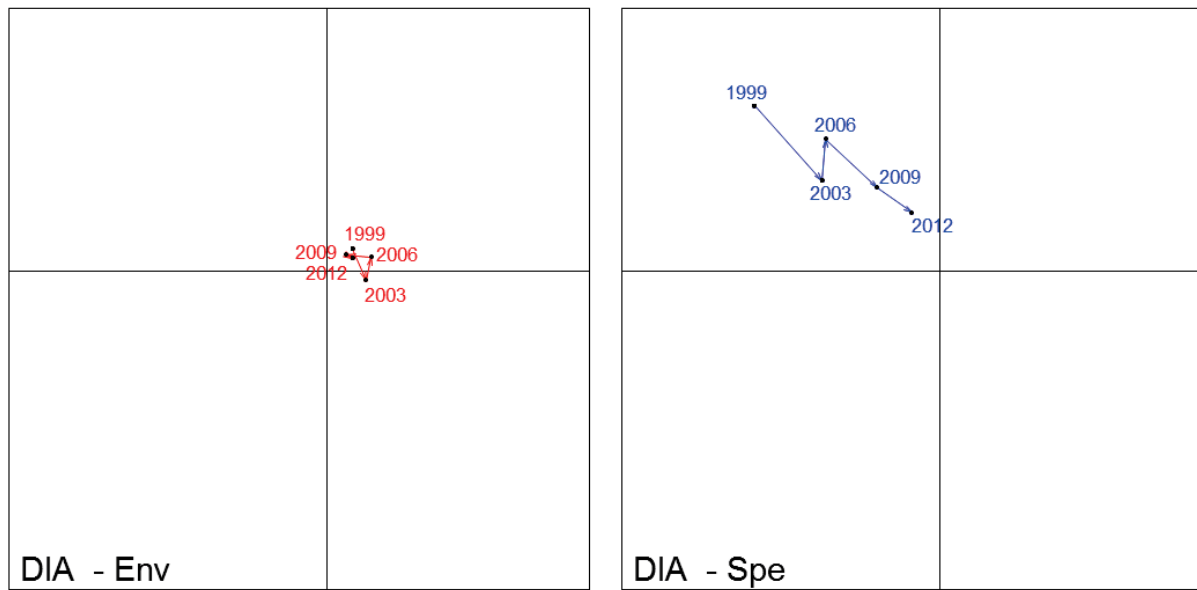
Eutrophic status



Eutrophication trajectory



Incoherent trajectory between environment and species



Remerciements

Je souhaite tout d'abord remercier Chantal et Anaïs de l'Agence de l'Eau RMC sans qui cette aventure n'aurait pu être possible.

Je souhaite particulièrement remercier mon directeur de thèse Rutger et mon co-encadrant de thèse Vincent (et oui tu n'as pas encore le statut de directeur, un jour peut être...). Je sais que je me pose beaucoup trop de questions (et pas toujours les bonnes) et que ce n'était pas toujours simple à gérer. Comme on dit le mieux est l'ennemi du bien. Merci aussi pour votre patience, votre aide et votre bienveillance tout au long de cette thèse. Votre complémentarité et votre disponibilité m'ont beaucoup aidé dans l'aboutissement de ce travail.

Je souhaite remercier tous les membres du jury d'avoir accepté de corriger ce travail de thèse.

Merci à Martin et Monique pour leur aide et conseils tout au long de la thèse ainsi qu'aux membres de mon comité de thèse.

Merci à tous mes collègues du LER/LR, je crois que tous les membres (permanents et non permanents) de ce laboratoire ont participé de près ou de loin à cette thèse que ce soit au laboratoire ou sur le terrain. Ce travail n'aurait jamais pu être possible sans eux. Merci à Jocelyne pour son aide précieuse sur le terrain et au laboratoire pour identifier et trier les macrophytes pendant de longues heures (heureusement que la radio était là !). Merci à Martine, Greg et Samuel pour l'analyse de tous les échantillons de nutriments. Merci aux plongeurs multifonctions (Greg, Romain, Patrick, Serge, Elise, Manue, Joss, Frank, Tom, Vincent) qui ont bravé le froid et qui se battaient tous pour venir plonger dans la grande barrière de cascaïl du Méjean! Merci aux filtreurs/trieurs surtout ceux et celles qui ont filtré les échantillons sans l'aide de la perceuse et juste à la force de leurs petits bras musclés, je pense à Marion, Valérie, Dominique, Annie, Anthonin, Anahita, Antoine, Ivano, j'espère n'avoir oublié personne. Merci à Danièle et Gene pour leur bonne humeur ! Merci à Annie pour sa bienveillance et ses conseils, je n'oublierai jamais ce jour de terrain à La Palme où nous avons mangé des coquillettes avec des lunettes de piscine (et ce n'était pas IDIOT !).

Merci à Tom, un collègue, un voisin, un ami toujours prêt à venir plonger et aider sur le terrain, je note tout de même que tu n'es pas venu pendant la manip d'été alors que je t'avais réservé les meilleures sorties !...le Murex a perdu son meilleur capitaine.

Enfin merci à Vincent de me soutenir et de me supporter. Merci pour tout...

Résumé

La prise de conscience des risques liés à la dégradation de la qualité des milieux lagunaires vis-à-vis de l'eutrophisation a abouti à la mise en œuvre d'actions de gestion visant à réduire les apports en nutriments. Certaines lagunes sont aujourd'hui en phase de restauration, avec une amélioration notable de la qualité de l'eau liée notamment à la réduction des biomasses phytoplanctoniques. En revanche, la réponse des macrophytes benthiques semble plus complexe et non linéaire. A travers une approche complémentaire basée sur l'analyse statistique des données d'observations acquises de 1998 à 2015 et sur des mesures *in situ*, cette thèse vise à identifier la dynamique temporelle et spatiale des macrophytes ainsi que leur rôle fonctionnel au cours du processus d'oligotrophisation. Au sein des lagunes méditerranéennes, la salinité et les teneurs en nutriments dans la colonne d'eau sont les principaux paramètres qui structurent la distribution des macrophytes benthiques. L'analyse statistique menée sur 21 lagunes polyhalines et euhalines a permis d'illustrer les premières étapes de restauration. La réduction des apports externes a conduit à un basculement rapide (3-4 ans) d'un système totalement dominé par le phytoplancton vers un système dominé par les macroalgues opportunistes et notamment les ulves. La réduction de la disponibilité en azote dans la colonne d'eau liée au développement des ulves favoriserait le développement des gracilaires (algue rouge) et des chaetomorphes (algue verte filamenteuse). Bien plus que la seule conséquence de la restauration, la présence d'espèces clés jouerait ainsi un rôle central dans la restauration en régulant les flux d'azote et de phosphore au sein du système et en créant les conditions favorables à l'apparition d'autres espèces plus pérennes. Bien que notre théorie décrive une tendance vers le retour des macrophytes pérennes pour les trajectoires de re-oligotrophisation, nous n'avons pas encore pu documenter ce retour dans les lagunes après une longue période d'absence. Ceci, montre l'importance de prendre en compte, entre autres, l'importance des sources internes d'éléments nutritifs et de la connectivité pour la recolonisation des angiospermes dans les lagunes.

Mots-clés : macrophytes, eutrophisation, lagunes méditerranéennes, oligotrophisation, restauration

Abstract

The growing awareness of the negative impacts of the degradation of the water quality in coastal lagoons because of eutrophication has resulted in public action aiming at the reduction of the nutrient loadings into these lagoons. Hence, some of these coastal lagoons are currently undergoing ecological restoration and have shown a clear improvement of their water quality linked to decreasing phytoplankton biomass in the last 10 years. However, the response of the benthic macrophytes appears more complex, particularly by showing non-linear behaviour. By using complementary approaches including statistical analyses of long-term observations (1998-2015) and *in situ* measurements, this thesis aims to describe the dynamics of the macrophytes in space and time and to study their functional role during the oligotrophication process. Salinity, depth and nutrient concentrations in the water column represent the main factors that statistically explain the distribution of the benthic macrophyte communities in Mediterranean coastal lagoons. The first steps of the ecological restoration in eutrophied polyhaline and euhaline lagoons has been inferred from the statistical analysis of time series in 21 coastal lagoons. The reduction of the external nutrient loading results in a rapid regime shift (3-4 years) from a phytoplankton-dominated system to a macroalgae-dominated system, with particularly *Ulva* species. The decreasing inorganic nitrogen concentrations due to uptake by *Ulva* spp. in the water column appears to facilitate the development of *Gracillaria* spp. (red algae) and *Chaetomorpha* spp. (green filamentous algae). While the appearance of these macroalgal species is the result of the ecological restoration, these species also play a central role in this process by regulating the biogeochemical element fluxes. This way these species create more favourable conditions for perennial species. Although for re-oligotrophication trajectories in coastal lagoons our theory describes a tendency towards the return of perennial species, so far, we have not been able to document their return after a long period of absence. This shows, that among other factors, the internal nutrient loading and ecological connectivity are important factors to take into account for the recolonization of angiosperms in coastal lagoons.

Keywords : macrophytes, eutrophication, mediterranean lagoons, oligotrophication, restoration