



HAL
open science

Influence des facteurs physiques et biologiques sur le fonctionnement biogéochimique de sédiments de retenues présentant des blooms de cyanobactéries

Edwige Gautreau

► **To cite this version:**

Edwige Gautreau. Influence des facteurs physiques et biologiques sur le fonctionnement biogéochimique de sédiments de retenues présentant des blooms de cyanobactéries. *Ecologie, Environnement*. Université de Lyon, 2020. Français. NNT : 2020LYSE1152 . tel-03793801

HAL Id: tel-03793801

<https://theses.hal.science/tel-03793801>

Submitted on 2 Oct 2022

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.



N°d'ordre NNT : 2020LYSE1152

THESE de DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE LYON
opérée au sein de
l'Université Claude Bernard Lyon 1

Ecole Doctorale N° ED341
Evolution Ecosystèmes Microbiologie Modélisation

Spécialité de doctorat : Ecologie des communautés, fonctionnement
des écosystèmes

Discipline : Biologie

Soutenue publiquement le 01/10/2020, par :

Edwige GAUTREAU

**Influence des facteurs physiques et
biologiques sur le fonctionnement
biogéochimique de sédiments de
retenues présentant des blooms de
cyanobactéries**

Thèse dirigée par :

Mermillod-Blondin, Florian
Nogaro, Géraldine
Volatier, Laurence
Gouze, Emma

Chargé de recherche, CNRS
Ingénieur chercheur, EDF
Chargée de recherche, ENTPE
Ingénieur chercheur, EDF

Directeur de thèse
Co-directrice
Co-directrice
Co-directrice

Devant le jury composé de :

Deluchat, Véronique
Dambrine, Etienne
Charles, Sandrine
Danger, Michael
Mermillod-Blondin, Florian
Nogaro, Géraldine

Professeure, Université de Limoges
Professeur, Université de Savoie
Professeure, Université de Lyon
Maître de conférences, Université de Lorraine
Chargé de recherche, CNRS
Ingénieur chercheur, EDF

Rapportrice
Rapporteur
Examinatrice
Examinateur
Directeur de thèse
Co-directrice

Université Claude Bernard – LYON 1

| | |
|---|-------------------------|
| Président de l'Université | M. Frédéric FLEURY |
| Président du Conseil Académique | M. Hamda BEN HADID |
| Vice-Président du Conseil d'Administration | M. Didier REVEL |
| Vice-Président du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire | M. Philippe CHEVALLIER |
| Vice-Président de la Commission de Recherche | M. Jean-François MORNEX |
| Directeur Général des Services | M. Damien VERHAEGHE |

COMPOSANTES SANTE

| | |
|---|--|
| Faculté de Médecine Lyon-Est – Claude Bernard | Doyen : M. Gilles RODE |
| Faculté de Médecine et Maïeutique Lyon Sud Charles. Mérieux | Doyenne : Mme Carole BURILLON |
| UFR d'Odontologie | Doyenne : Mme Dominique SEUX |
| Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques | Directrice : Mme Christine VINCIGUERRA |
| Institut des Sciences et Techniques de la Réadaptation | Directeur : M. Xavier PERROT |
| Département de Formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine | Directrice : Mme Anne-Marie SCHOTT |

COMPOSANTES & DEPARTEMENTS DE SCIENCES & TECHNOLOGIE

| | |
|---|--|
| UFR Biosciences | Directrice : Mme Kathrin GIESELER |
| Département Génie Electrique et des Procédés (GEP) | Directrice : Mme Rosaria FERRIGNO |
| Département Informatique | Directeur : M. Behzad SHARIAT |
| Département Mécanique | Directeur M. Marc BUFFAT |
| UFR - Faculté des Sciences | Administrateur provisoire : M. Bruno ANDRIOLETTI |
| UFR (STAPS) | Directeur : M. Yannick VANPOULLE |
| Observatoire de Lyon | Directrice : Mme Isabelle DANIEL |
| Ecole Polytechnique Universitaire Lyon 1 | Directeur : Emmanuel PERRIN |
| Ecole Supérieure de Chimie, Physique, Electronique (CPE Lyon) | Directeur : Gérard PIGNAULT |
| Institut Universitaire de Technologie de Lyon 1 | Directeur : M. Christophe VITON |
| Institut de Science Financière et d'Assurances | Directeur : M. Nicolas LEBOISNE |
| ESPE | Administrateur Provisoire : M. Pierre CHAREYRON |

Résumé

Les retenues de barrages subissent souvent des problèmes environnementaux liés à l'eutrophisation des masses d'eau tels que des blooms phytoplanctoniques, et plus particulièrement de cyanobactéries. Cette eutrophisation est due à l'augmentation des apports anthropiques des nutriments sous forme d'azote et de phosphore. Si les nutriments peuvent être issus des apports allochtones (via des tributaires), l'influence des nutriments issus des apports autochtones est rarement prise en compte dans les processus d'eutrophisation des masses d'eau. Cette thèse a pour but de prendre en compte le rôle du compartiment sédimentaire dans les relargages de nutriments vers la colonne d'eau de retenues en fonction de deux facteurs principaux : 1) la présence de faune bioturbatrice (larves de *Chironomus plumosus* et vers *Tubifex* sp.) et 2) l'oxygénation de la colonne d'eau (aérobie, anaérobie et fluctuation de la concentration en oxygène dissous dans l'eau). Par des approches de terrain et expérimentales en laboratoire, les résultats ont mis en évidence que l'influence du compartiment sédimentaire sur les flux de nutriments vers la colonne d'eau était prioritairement dépendante de l'oxygénation et plus secondairement de la faune. Cependant, l'importance de ces deux facteurs était largement modulée par les caractéristiques des sédiments (activités microbiennes et charges en nutriments). Aussi, l'évaluation des processus biogéochimiques se déroulant dans les sédiments se révèle essentielle dans la compréhension des mécanismes conduisant à l'eutrophisation des retenues de barrage.

Mots-clefs

Retenue de barrage, interface eau/sédiment, eutrophisation, nutriments, azote, phosphore, bioturbation, oxygénation

Abstract

Dam reservoirs, like other water bodies, face eutrophication problems like phytoplanktonic blooms, and especially cyanobacteria blooms. This eutrophication is due to increase of anthropic inputs of N and P nutrients. Role plays by allochthonous inputs (e.g. from rivers) is often taken into consideration in eutrophication process, while the influences of nutrients originating from autochthonous inputs (e.g. sediment compartment) are rarely considered. The goal of this PhD thesis is to take into consideration the role of sediment compartment in nutrient releases to water column according to several factors: 1) presence of bioturbating fauna (*Chironomus plumosus* larvae and *Tubifex* sp. worms) and 2) oxygen content at the water/sediment interface (aerobic conditions, anaerobic conditions and fluctuations of dissolved oxygenation concentration in water column). By coupling field and laboratory experiments, the results showed that oxygen concentration at the water/sediment interface was the main factor influencing nutrient releases from sediments. The presence of bioturbating fauna had a significant but lower influence than oxygen concentration on nutrient fluxes. Nevertheless, the influences of oxygen concentration and bioturbation factors were largely modulated by sediment characteristics (microbial activities and nutrient contents). Therefore, the evaluation of biogeochemical processes occurring in sediments is crucial to understand mechanisms leading to eutrophication problems in dam reservoirs.

Key words

Reservoir dam, water/sediment interface, eutrophication, nutrients, nitrogen, phosphorus, bioturbation, oxygenation

Sommaire

| | |
|---|----|
| Résumé | 4 |
| Mots-clefs..... | 4 |
| Abstract | 5 |
| Key words | 5 |
| Sommaire | 6 |
| Sommaire des figures | 10 |
| Sommaire des tableaux..... | 17 |
| Introduction générale | 18 |
| Organisation du document..... | 20 |
| Les retenues de barrages | 20 |
| Définition de la retenue de barrage..... | 20 |
| Production hydroélectrique dans le monde et en France | 21 |
| Programme de recherche soutenant ce travail..... | 22 |
| 1. Partie 1 : Synthèse bibliographique et objectifs de la thèse | 23 |
| 1 Le compartiment sédiment : un réacteur biogéochimique | 24 |
| 1.1 Minéralisation de la matière organique | 24 |
| 1.2 Importance de l'azote dans le compartiment sédimentaire | 27 |
| 1.3 Importance du phosphore dans le compartiment sédimentaire | 31 |
| 1.4 Le silicium en milieu lacustre..... | 35 |
| 2 Mécanismes de relargage des nutriments vers la colonne d'eau | 37 |
| 2.1 Influence des facteurs abiotiques sur le relargage des nutriments..... | 37 |
| 2.2 Influence des facteurs biotiques sur le relargage des nutriments : la bioturbation..... | 38 |
| 2.3 Effet de l'assèchement et la remise en eau des sédiments | 44 |
| 3 Objectifs de la thèse et hypothèses de travail..... | 47 |
| Partie 3 :..... | 47 |

| | |
|--|-----|
| Partie 4 : | 48 |
| Partie 5 : | 49 |
| Partie 6 : | 49 |
| 2. Partie 2 : Méthodologie | 52 |
| 1 Présentation des sites d'étude | 53 |
| 1.1 Puyvalador..... | 53 |
| 1.2 Villerest..... | 57 |
| 1.3 Grangent | 60 |
| 2 Méthodologie | 63 |
| 2.1 Approche de terrain | 63 |
| 2.2 Approche de laboratoire..... | 69 |
| 3. Partie 3 : Le sédiment de la retenue de Puyvalador (Aude, Pyrénées Orientales) : puits et source de nutriments. Estimation des stocks et des flux diffusifs de nutriments vers la colonne d'eau. Première comparaison avec les flux allochtones des tributaires..... | 85 |
| Résumé | 86 |
| ARTICLE 1 : Le sédiment de la retenue de Puyvalador (Aude, Pyrénées Orientales) : puits et source de nutriments. Estimation des stocks et des flux diffusifs de nutriments vers la colonne d'eau. Première comparaison avec les flux allochtones des tributaires..... | 88 |
| 1. Introduction..... | 89 |
| 2. Matériels et méthodes..... | 91 |
| 3. Résultats | 97 |
| 4. Discussion | 107 |
| 5. Conclusion et perspectives..... | 110 |
| 4. Partie 4 : Effets des facteurs faune et oxygénation sur le relargage de nutriments dans la colonne d'eau depuis le compartiment sédimentaire d'une retenue..... | 112 |
| Résumé | 113 |
| ARTICLE 2: The influence of bioturbation and water column oxygenation on nutrient recycling in reservoir sediments | 116 |

| | |
|---|-----|
| Keywords | 117 |
| Introduction | 118 |
| Materials and methods..... | 121 |
| Results | 125 |
| Discussion | 131 |
| Conclusion..... | 135 |
| Acknowledgements..... | 136 |
| Supplementary material 1 | 137 |
| Supplementary material 2 | 138 |
| Supplementary material 3 | 139 |
| 5. Partie 5 : Interaction entre les sédiments et l'activité de la faune sur le relargage de nutriments dans la colonne d'eau depuis le compartiment sédimentaire..... | 140 |
| Résumé | 141 |
| ARTICLE 3: Interactions between sedimentary context and bioturbation mode determine the influence of benthic invertebrates on nutrient dynamics from reservoir sediments compartment to water column..... | 144 |
| Abstract | 145 |
| Keywords | 146 |
| Introduction | 147 |
| Methods..... | 149 |
| Data analysis | 152 |
| Results | 153 |
| Discussion | 160 |
| Main conclusions | 169 |
| Acknowledgements..... | 170 |
| 6. Partie 6 : Interaction entre les sédiments et l'oxygénation sur le relargage de nutriments dans la colonne d'eau depuis le compartiment sédimentaire | 171 |
| Résumé | 172 |

| | |
|---|-----|
| ARTICLE 4: Dissolved oxygen conditions affect nutrient fluxes at the sediment-water interface of reservoir sediments depending on the sediment characteristics (nutrient content and microbial activity)..... | 174 |
| Abstract | 175 |
| Keywords | 175 |
| Introduction | 176 |
| Material and method | 178 |
| Sediment collection and preparation | 178 |
| Mesocosms and experimental set up..... | 178 |
| Mesocosm experimental design | 179 |
| Methods of analyses | 180 |
| Data analysis..... | 182 |
| Results..... | 184 |
| Discussion | 193 |
| Main conclusions | 198 |
| Acknowledgments | 198 |
| Supplementary Material 1 | 199 |
| 7. Partie 7 : Synthèse et perspectives..... | 201 |
| 7.1 Influences de la faune et de l'oxygénation sur les flux de nutriments des sédiments vers la colonne d'eau..... | 204 |
| 7.2 Perspective de recherche | 210 |
| 7.2.1 Perspectives en lien avec la gestion des retenues..... | 211 |
| 7.2.2 Perspectives en lien avec la prise en compte d'une élévation de température dans un contexte de changement climatique. | 217 |
| 8. Références bibliographiques | 223 |

Sommaire des figures

| | |
|---|----|
| Figure 0.1 : La zonation longitudinale et les caractéristiques d'un réservoir de barrage. Les ombrages indiquent les changements de turbidité : du plus turbide en zone fluviale au moins turbide en zone lacustre (d'après Kimmel et Groeger, 1984)..... | 21 |
| Figure 1.1 : Schéma de la stratification des processus de minéralisation dans le sédiment d'après Froelich et al. (1979). Les équations des réactions et leurs valeurs d'énergie libre sont reprises de Baveye et al. (1998) pour une MO sous la forme CH ₂ O (schéma d'après Navel, 2011). | 26 |
| Figure 1.2 : Schéma simplifié du cycle du N dans les sédiments (d'après Nogaro, 2007) et profils de la concentration en nitrites NO ₂ ⁻ + nitrates NO ₃ ⁻ et ammonium NH ₄ ⁺ en fonction de la profondeur (d'après Mermillod-Blondin et al., 2005). | 30 |
| Figure 1.3 : Formes de P organiques (A) acide phytique constitué de 6 monoesters (monoester en rouge), (B) diester. | 32 |
| Figure 1.4 : Schéma simplifié du cycle du P dans les sédiments (d'après Nogaro, 2007 et Reddy et DeLaune, 2008b) et profil vertical de la concentration en phosphate PO ₄ ³⁻ (d'après Mermillod-Blondin et al., 2004). | 34 |
| Figure 1.5 : Schéma du cycle de la SiO ₂ en milieu lacustre (d'après Struyf et al., 2009)..... | 36 |
| Figure 1.6 : Schéma-résumé de la bioturbation (d'après Kristensen et al., 2012) | 39 |
| Figure 1.7 : Les quatre types de remaniement de sédiment par la faune benthique en environnement aquatique. (A) les biodiffuseurs, (B) les convoyeurs vers le haut, (C) les convoyeurs vers le bas, (D) les régénérateurs (d'après Kristensen et al., 2012)..... | 41 |
| Figure 1.8 : Les trois types de ventilations en fonction de la forme du tube avec les schémas de ventilations et la bioirrigation de l'eau interstitielle (A) tube en U, (B) tube en I dans du sédiment imperméable, (C) tube en I dans du sédiment perméable (d'après Kristensen et al., 2012) | 42 |
| Figure 1.9 : Schéma synthétisant l'articulation des différentes parties de la thèse | 51 |
| Figure 2.1 : Carte de la France métropolitaine présentant la localisation des trois retenues..... | 53 |
| Figure 2.2 : Carte IGN de Puyvalador et points de prélèvement (source : site Géoportail) | 54 |

| | |
|--|----|
| Figure 2.3 : (A) Photo du point de prélèvement correspondant à la station C (14 septembre 2017 lors d'une vidange partielle de la retenue par Géraldine Nogaro à Puyvalador) ; (B) Photo du barrage prise depuis la rive (14 septembre 2017 par Edwige Gautreau à Puyvalador)..... | 55 |
| Figure 2.4 : Profil de la concentration en O ₂ dissous, de la température et du pH en fonction de la profondeur à la station C de Puyvalador (6 juillet 2016, source : données Athos Environnement, 2016)..... | 56 |
| Figure 2.5 : Carte IGN de la retenue de Villerest et point de prélèvement (source : site Géoportail)..... | 57 |
| Figure 2.6 : (A) Photo prise depuis le point de prélèvement ; (B) photo prise depuis le barrage et début de bloom de cyanobactérie au premier plan (26 juin 2018 par Edwige Gautreau à Villerest)..... | 58 |
| Figure 2.7 : Profil de la concentration en O ₂ dissous, de la température et du pH en fonction de la profondeur à la station de prélèvement de Villerest (26 juin 2018, source : données Athos Environnement, 2018)..... | 59 |
| Figure 2.8 : Carte IGN de la retenue de Grangent et point de prélèvement (source : site Géoportail)..... | 60 |
| Figure 2.9 : (A) Photo prise depuis le point de prélèvement ; (B) photo prise depuis le barrage (4 juillet 2018 par Edwige Gautreau à Grangent)..... | 61 |
| Figure 2.10 : Profil de la concentration en O ₂ dissous, de la température et du pH en fonction de la profondeur à la station de prélèvement de Grangent (4 juillet 2018, source : données Athos Environnement, 2018)..... | 62 |
| Figure 2.11 : (A) Prélèvement de la carotte de sédiment ; (B) carotte de sédiment (12 octobre 2016 par Emma Gouze à Puyvalador) | 63 |
| Figure 2.12 : Falcons contenant un horizon de carotte après centrifugation, l'eau interstitielle est à la surface (14 octobre 2016 par Edwige Gautreau) | 64 |
| Figure 2.13 : Sédiments prélevés et stockés dans les seaux de 15 L (26 juin 2018 par Edwige Gautreau à Grangent)..... | 65 |
| Figure 2.14 : Elutriation de la faune à Puyvalador (12 octobre 2016 par Edwige Gautreau à Puyvalador)..... | 66 |
| Figure 2.15 : Filtration des échantillons d'eau à 0,45 µm (filtre GF/F, Whatman) (14 septembre 2017 par Edwige Gautreau à Puyvalador)..... | 68 |
| Figure 2.16 : Schéma d'une colonne expérimentale avec un module de sédiments et un module d'eau synthétique et les paramètres mesurés | 70 |

| | |
|--|----|
| Figure 2.17 : Appareil FireStingGO2 (Pyrosciences) de mesure de l'O ₂ dissous dans l'eau (12 mars 2018 par Edwige Gautreau) | 71 |
| Figure 2.18 : Sédiments décongelés en chambre climatique (23 février 2018 par Edwige Gautreau) | 72 |
| Figure 2.19 : Colonne utilisée pour tester les effets faune et oxygénation (ici sédiments de Villerest, traitement Oligochètes, 3 octobre 2018 par Edwige Gautreau) | 73 |
| Figure 2.20 : Ensemble des 15 colonnes utilisées pour un type de sédiment (ici Villerest) en conditions contrôlées (3 septembre 2018 par Edwige Gautreau) | 73 |
| Figure 2.21 : Prélèvement de 30 mL d'eau de colonne par le passe-paroi à 8 cm au-dessus de l'interface eau/sédiment (ici, sédiments de Villerest, 2 novembre 2018 par Edwige Gautreau) | 74 |
| Figure 2.22 : Schéma simplifié du développement d'un insecte de type holométabole comme <i>C. plumosus</i> (d'après Hershey et Lamberti, 2001). Les insectes holométaboles ont une métamorphose complète. Ils possèdent plusieurs stades larvaires et les caractéristiques du stade adulte ne peuvent se développer qu'après le stade nymphal où de nombreuses restructurations anatomiques et physiologiques ont lieu. | 75 |
| Figure 2.23 : Photo d'une larve de <i>Chironomus plumosus</i> en stade 4 (14 mars 2018 par Edwige Gautreau) | 76 |
| Figure 2.24 : Photo des tubes en U creusés par les <i>Chironomus plumosus</i> dans des sédiments en aquarium (14 mars 2018 par Edwige Gautreau)..... | 76 |
| Figure 2.25 : Photo des <i>Chironomus plumosus</i> dans le sédiment de Puyvalador, flèches rouges : intérieur des tubes oxydés, flèche bleue : <i>C. plumosus</i> (14 septembre 2017 par Edwige Gautreau à Puyvalador)..... | 76 |
| Figure 2.26 : Oligochètes en aquarium (17 avril 2018 par Edwige Gautreau) ... | 79 |
| Figure 2.27 : Oligochètes lors de leur introduction en colonne (14 novembre 2017 par Edwige Gautreau) | 79 |
| Figure 2.28 : 150 oligochètes compactés en boule dans un bécher d'1L (29 novembre 2017 par Edwige Gautreau) | 80 |
| Figure 2.29 : <i>Pseudokirchneriella subcapitata</i> au microscope (24 janvier 2019 par Antoine Gosset)..... | 81 |
| Figure 2.30 : Culture de <i>Pseudokirchneriella subcapitata</i> en milieu Chu (15 mars 2018 par Edwige Gautreau) | 83 |

| | |
|---|-----|
| Figure 2.31 : Bioessais témoin positif (milieu Chu), témoin négatif (eau synthétique), milieu aérobie (A) et des milieux fluctuation et anoxie (B) (21 janvier 2019 par Edwige Gautreau)..... | 84 |
| Figure 3.1 : Rappel du schéma synthétisant l'articulation des différentes parties de la thèse | 87 |
| Figure 3.2 : Carte IGN du site d'étude sur la retenue de Puyvalador (66) (source : site Géoportail)..... | 91 |
| Figure 3.3 : Système hydrographique en amont du barrage de Puyvalador (source : EDF-DTG) | 92 |
| Figure 3.4 : Carte bathymétrique de Puyvalador (mesure réalisée en mai 2011 à la côte de 1 411 m), courbes bathymétriques tracées tous les mètres. La station A est en dehors de la zone de mesure de la bathymétrie (source : EDF-DTG)..... | 93 |
| Figure 3.5 : Evolution de la température (°C), de l'oxygène dissous (%) et de la chlorophylle-a ($\mu\text{g.L}^{-1}$) du 23 juin au 26 octobre 2016 par la sonde YZI EXO 1 (moyenne journalière \pm erreur standard)..... | 98 |
| Figure 3.6 : Profils verticaux dans la colonne d'eau en station C de la concentration en oxygène dissous (mg.L^{-1}), du pH et de la température (°C) lors du prélèvement de juillet (A) et lors du prélèvement d'octobre (B). | 98 |
| Figure 3.7 : Moyenne et erreur standard de la granulométrie en fonction de la profondeur en juillet (A) et octobre (B)..... | 99 |
| Figure 3.8 : Moyenne et erreur standard des formes minérales dissoutes dans l'eau interstitielle (N-NH_4^+ , N-NO_3^- et P-PO_4^{3-}) en fonction de la profondeur en juillet et en octobre. | 101 |
| Figure 3.9 : Moyenne et erreur standard des stocks totaux : Corg (A) ; N total (B) et P total (C) en fonction de la profondeur. | 103 |
| Figure 3.10: Moyenne et erreur standard de la concentration en Fe (g par kg de sédiments secs) en Stations A, B et C en juillet (A) et octobre (B). Les différents symboles (#, § et ✕) montrent les différences significatives entre stations au mois de juillet et octobre (test post hoc de Tukey, $p < 0,05$)..... | 104 |
| Figure 3.11: Moyenne et erreur standard du ratio Fe : P total (masse : masse) en Stations A, B et C en juillet (A) et octobre (B). La ligne représente le seuil du ratio 15. Les différents symboles (#) montrent les différences significatives entre stations au mois de juillet et octobre (test post hoc de Tukey, $p < 0,05$). | 105 |

| | |
|--|-----|
| Figure 3.12 : Moyenne et écart-type de la diffusion du N-inorganique (N-NH ₄ ⁺ + N-NO ₃ ⁻) et du P-PO ₄ ³⁻ estimés par la loi de Fick en Stations A, B et C pour les mois de juillet (A et C) et octobre (B et D). Les différents symboles (# et §) montrent les différences significatives entre stations au mois de juillet et octobre (test post hoc de Tukey, p < 0,05). | 106 |
| Figure 4.1 : Rappel du schéma synthétisant l'articulation des différentes parties de la thèse | 115 |
| Figure 4.2 : Schema of the mesocosm installation with peristaltic pump, oxygen sensor, and air source. Sediment and water column compartments were 10 cm in height, corresponding to a volume of 0.785 L for each compartment | 122 |
| Figure 4.3 : Pictures of the mesocosms: A control treatment without fauna, B U-shaped tubes produced by chironomid larvae on the inner wall of a mesocosm, and C galleries produced by tubificid worms on the inner wall of a mesocosm | 125 |
| Figure 4.4 : Concentrations of N-NH ₄ ⁺ one-way RM-ANOVA, 'treatment * time'' effect, N-NH ₄ ⁺ (A), N-NO ₃ ⁻ (B), P-PO ₄ ³⁻ (C), and SiO ₂ (D) measured in the water column of the mesocosms during the experiment for the three fauna treatments (mean ± standard error, n = 3) | 127 |
| Figure 4.5 : Oxygen uptake rates (fluxes from the water column to the sediment) measured for the three fauna treatments (mean ± standard error, n = 3 mesocosms). For each panel, the letters (a, b, and c) mark significant differences among the treatments (see axis label, Tukey's post hoc test, P < 0.05)..... | 128 |
| Figure 4.6 : Dynamics of N-NH ₄ ⁺ (A), N-NO ₃ ⁻ (B), P-PO ₄ ³⁻ (C), and SiO ₂ (D) measured in the water column over the course of the experiment for the three DO treatments (mean ± standard error, n = 3). *Concentrations of P-PO ₄ ³⁻ in the anoxia treatment at day 15 are lacking due to an analytical problem. . | 130 |
| Figure 5.1 : Rappel du schéma synthétisant l'articulation des différentes parties de la thèse | 143 |
| Figure 5.2 : Grain size distribution measured in Puyvalador (A), Villerest (B) and Grangent (C) sediments in percentage volume. | 153 |
| Figure 5.3 : Concentrations of N-NH ₄ ⁺ (A), N-NO ₃ ⁻ (B), P-PO ₄ ³⁻ (C) measured in the water column of mesocosms at the end of the experiment (Day 15) for the three treatments and the three sediments (mean ± standard error, N=3). Different exponent symbols (#, § and ×) show significant differences among sediments and fauna treatments (Tukey post hoc test, p<0.05). Caution, scales are not the same for the three panels. | 157 |

- Figure 5.4 Oxygen uptake rates (fluxes from water column to sediment in $\mu\text{mol}\cdot\text{hour}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$) measured on Day 14 of the experiment for the fauna treatments and the three sediments (mean \pm standard error, N=3). Different exponent symbols (#, § and \times) show significant differences among sediments and treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.05$).158
- Figure 5.5: FDA hydrolysed per gram of dry sediment and hour measured at the end of the experiment for the three fauna treatments for Puyvalador sediment, Villerest sediment and Grangent sediment (mean \pm standard error, N=3). Different exponent symbols (#, § and \times) show significant differences among sediments and treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.05$).159
- Figure 5.6: Summary of influence of fauna on dissolved inorganic N (A) and dissolved inorganic P (B) in Puyvalador, Villerest and Grangent sediments.168
- Figure 6.1 : Rappel du schéma synthétisant l'articulation des différentes parties de la thèse173
- Figure 6.2 : Concentration of N-NH_4^+ (A, B, C), N-NO_3^- as sum of N-NO_3^- and N-NO_2^- concentrations (D, E, F) and DIN ($\text{N-NH}_4^+ + \text{N-NO}_2^- + \text{N-NO}_3^-$) (G, H, I) in the water column during the experimentations for aerobic, DO fluctuation and anaerobic treatments of Puyvalador, Villerest and Grangent sediments (mean \pm standard error, N=3).187
- Figure 6.3 : Concentration in P-PO_4^{3-} in water column during the experimentation for aerobic (A), DO fluctuation (B) and anaerobic (C) treatments for the three sediments Puyvalador, Villerest and Grangent (mean \pm standard error, N=3). * Concentrations of P-PO_4^{3-} in the anaerobic treatment at day 15 for Puyvalador are lacking due to an analytical problem.188
- Figure 6.4 : Multiple regression analysis showing the adjustment of measured DIN (in $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) on day 15 in anaerobic conditions and predicted DIN from DO uptake rates (in μmol per h and m^2) and TN (in % of dry mass of sediment)189
- Figure 6.5 : Multiple regression analysis illustrating the adjustment of measured P-PO_4^{3-} (in $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) on day 13 in anaerobic condition and predicted P-PO_4^{3-} from oxygen uptake rates (in μmol per h and m^2) and TP (in mg per kg of dry sediment) **Erreur ! Signet non défini.**
- Figure 6.6: Release rates (day 0 to day 15, day 0 to day 13 for Puyvalador) of N-NH_4^+ (A), N-NO_x^- (B), DIN (C), and P-PO_4^{3-} (D) from the sediment to the water column for the three treatments (mean \pm standard error, N=3). For each panel, different symbols (#, § and \times) show significant differences among treatments (see axis label, Tukey post hoc test, $p < 0.05$). Release rate of P-

| | |
|---|-----|
| PO ₄ ³⁻ in the anaerobic treatment was calculated at day 13 for Puyvalador are lacking due to an analytical problem. | 190 |
| Figure 6.7: Algae concentration proportion compared to positive control (Chu medium) for growth rate tests performed in the water column of the three sediment treatments (<i>i.e.</i> , Puyvalador, Villerest and Grangent sediments) for the three oxygen treatments (<i>i.e.</i> , aerobic, DO fluctuation and anaerobic conditions) (mean ± standard error, N=3). | 191 |
| Figure 7.1 : Influence de l'activité microbienne des sédiments sur les relargages de N inorganique dissous dans la colonne d'eau en présence d'oxygène (A) ou absence d'oxygène (B). | 208 |
| Figure 7.2 : Schéma des colonnes expérimentales utilisées pour l'effet assèchement et remise en eau et des paramètres mesurés sur celles-ci ... | 214 |
| Figure 7.3 : Graphes des concentrations en N-NH ₄ ⁺ (A) ; N-NO ₂₊₃ ⁻ (B) ; N inorganique dissous (N-NH ₄ ⁺ + N-NO ₂₊₃ ⁻) (C) et P-PO ₄ ³⁻ (D) dans la colonne d'eau suite à la remise en eau pour les conditions « témoins » et « assecs » (moyenne ± erreur standard, N=3 colonnes par traitement) | 215 |
| Figure 7.4 : Proposition de modélisation d'une retenue en fonction des nutriments entrants et sortant en fonction du recyclage du N et du P dans le compartiment sédimentaire. | 221 |

Sommaire des tableaux

| | |
|--|-----|
| Tableau 2.1 : Composition du milieu de culture Chu | 82 |
| Tableau 3.1 : Matrice des coefficients de corrélations entre les concentrations en N-NH ₄ ⁺ , N-NO ₃ ⁻ et en P-PO ₄ ³⁻ et la fraction fine toutes saisons et mois confondus..... | 105 |
| Table 5.1 Characteristics of Puyvalador, Villerest and Grangent sediments before fauna addition (mean ± standard error, N = 3). Different exponent symbols (#, § and x) show significant differences among sediments (Tukey post hoc test, p < 0.05). | 155 |
| Table 6.1: Characteristics of Puyvalador, Villerest and Grangent sediments before application of aerobic, anaerobic and DO fluctuations treatments (mean ± standard error, N = 3). Different exponent letters (#, § and x) show significant differences among sediments (Tukey post hoc test, p < 0.05). | 185 |

Introduction générale

Dans le cadre de la directive cadre sur l'eau (DCE) (directive 2000/06), le bon état écologique et chimique des masses d'eau devait être atteint d'ici l'année 2027.

En lien avec ces objectifs, Electricité de France (EDF) s'intéresse plus particulièrement à la qualité des eaux des retenues de barrage. Il existe environ 2300 installations hydroélectriques en France métropolitaine, dont 640 barrages exploitées par Electricité de France. L'énergie hydraulique est la deuxième source de production électrique en France (EDF, 2015a, 2015b). Les retenues de barrage sont donc d'une grande importance en France, non seulement par leur nombre, mais également par leur rôle majeur dans la production d'électricité, la réserve d'eau potable, l'irrigation qui est indispensable à l'agriculture, la gestion des crues en limitant les risques d'inondation, le maintien d'une disponibilité en eau et d'un étiage suffisant afin d'assurer la sûreté de l'approvisionnement en eau pour les systèmes de refroidissement des centrales nucléaires pouvant se trouver en aval ou encore l'aménagement de zones de pêche et de loisirs.

En raison du rôle essentiel de ces barrages, la qualité de l'eau est une priorité afin de maintenir une exploitation viable, durable et respectueuse de l'environnement. Il semble aujourd'hui indispensable de mieux comprendre les facteurs impliqués dans les processus d'eutrophisation (Galloway et al., 2004; Smith, 2003; Vitousek et al., 1997), mais également d'identifier le rôle du compartiment sédimentaire dans ceux-ci afin de prendre en compte la contribution du compartiment sédimentaire dans les relargages de nutriments vers la colonne d'eau.

Les processus d'eutrophisation comme définis par Pinay et al. (2018) dans le Rapport d'expertise scientifique collective (ESCO) sur l'eutrophisation, se divisent en deux parties, une sur l'eutrophisation naturelle, aussi appelée eutrophisation géologique (« Augmentation de la production de matières organiques qui accompagne l'évolution d'un écosystème aquatique sur des temps géologiques jusqu'à son éventuel comblement. ») et une sur l'eutrophisation anthropique (« Syndrome d'un écosystème aquatique associé à la surproduction de matières organiques induit par des apports anthropiques en phosphore et en azote. »). Cette dernière rejoint celle proposée par Andersen et al. (2006), pour qui, l'eutrophisation est l'apport de nutriments d'origine anthropique, en particulier d'azote et de phosphore, dans les masses d'eau. D'après l'OECD and Development (1982), le phosphore en excès est l'élément principalement responsable de l'eutrophisation. Aussi, des expérimentations réalisées dans les années soixante-dix au Canada dans l'Experimental Lakes Area montrent que les apports de phosphore en plus d'azote et de carbone conduisent à l'eutrophisation d'un lac et à des blooms algaux, en particulier de cyanobactéries, par rapport à un ajout

d'azote et de carbone (Findlay et Kasian, 1987; Schindler, 1974). Ces apports de nutriments d'origine anthropique engendrant un risque d'eutrophisation peuvent provenir de sources allochtones (e.g. apportés par les tributaires de la retenue) comme de sources autochtones (e.g. recyclage interne) (Meybeck, 1995). Dans ce dernier cas, le compartiment sédimentaire est essentiel car c'est un lieu d'accumulation et de stockage de la matière organique (Fitzgerald and Gardner, 1993) et, par conséquent, de recyclage des nutriments au cours des processus de minéralisation. Malgré cela, comme le soulignent Søndergaard et al. (2003), il existe peu d'études sur le rôle du compartiment sédimentaire dans les processus d'eutrophisation des milieux aquatiques lacustres. En effet, la majorité des études se concentrent sur les apports via les tributaires alors que le compartiment sédimentaire constitue une réserve de nutriments potentiellement capable de relarguer des nutriments vers la colonne d'eau (Burger et al., 2008).

Le relargage de nutriments des sédiments vers la colonne d'eau peut se faire via des processus biotiques et abiotiques. Comme le montre la synthèse bibliographique (voir Partie 1), les facteurs les plus déterminants sont, par ordre d'importance selon Kristensen (2000) : l'oxygène (O_2), la température, l'approvisionnement en matière organique, la lumière, les courants d'eau et la présence d'organismes bioturbateurs. En plus de ces processus qui ont également lieu dans des masses d'eau naturelle, dans le cas d'une retenue de barrage, ils peuvent être influencés par des opérations liées à l'exploitation de la retenue ou à la maintenance du barrage. Par exemple, lors de la vidange d'une retenue, l'exondation des sédiments, leur assèchement puis leur remise en eau vont influencer sur le degré d'oxygénation des sédiments et par conséquent, la minéralisation de la matière organique et le recyclage des nutriments.

Dans le cadre de cette thèse, il a été choisi de s'intéresser au rôle du compartiment sédimentaire des retenues de barrage dans les processus d'eutrophisation via l'étude des flux de nutriments allant des sédiments vers la colonne d'eau. Tout d'abord, une comparaison entre les relargages de nutriments issus du compartiment sédimentaire et les nutriments issus des tributaires a été effectuée au sein d'une retenue via des expérimentations *in situ*. Par la suite, le choix s'est porté sur l'effet de l'activité de la faune bioturbatrice car il existe peu d'études combinant à la fois les différents types d'organismes bioturbateurs et les différents types de sédiments (e.g. Nogaro et al., 2016). Il a également été choisi de s'intéresser à l'influence de l' O_2 du fait de son rôle majeur dans les processus de mobilisation et piégeage des nutriments, notamment des phosphates (PO_4^{3-}), au sein des sédiments (Kristensen, 2000). Ce rôle essentiel de l' O_2 , lié au fonctionnement d'une retenue, a par la suite amené au choix de tester l'influence d'un assèchement suivi d'une remise en eau de sédiments de barrage. Cela afin de reproduire les conditions d'une vidange de barrage sur les flux de nutriments des sédiments vers la colonne d'eau.

Organisation du document

La Partie 1 de ce manuscrit de thèse est constituée de la synthèse bibliographique présentant le compartiment sédimentaire en tant que réacteur biogéochimique et les différents facteurs abiotiques et biotiques pouvant influencer le relargage de nutriments du compartiment sédimentaire vers la colonne d'eau.

La Partie 2 présente la méthodologie utilisée sur le terrain et en laboratoire. De plus, les trois retenues sélectionnées sont également présentées.

La Partie 3 est constituée d'un article en français à destination des gestionnaires pour le journal la Houille Blanche. Celui-ci porte sur la contribution du compartiment sédimentaire aux stocks de nutriments dans une retenue par rapport à la contribution des tributaires.

La Partie 4 est constituée du premier article en anglais présenté dans cette thèse et publié dans *Hydrobiologia* (Gautreau et al., 2020). Celui-ci décrit les effets la présence de facteurs biotiques et abiotiques, la présence de faune et l'oxygénation sur le relargage de nutriments à partir du sédiment de la retenue sélectionnée pour la Partie 3.

La Partie 5 traite des effets de l'interaction entre deux types de faune et trois sédiments venant de trois retenues sur le relargage de nutriments dans la colonne d'eau. Cette partie est constituée du deuxième article en anglais (en cours de relecture par les co-auteurs).

La Partie 6 de ce manuscrit traite de l'interaction entre l'effet de l'oxygénation et de trois sédiments venant de trois retenues sur les relargages de nutriments. Cette partie est également présentée sous forme d'article en anglais (en cours de relecture par les co-auteurs).

La Partie 7 propose une synthèse de cette thèse ainsi que des perspectives.

Les retenues de barrages

Définition de la retenue de barrage

D'après Guertault (2015), les retenues de barrage se définissent par une augmentation artificielle de la profondeur d'eau de l'amont à l'aval. Le barrage, c'est-à-dire l'ouvrage construit sur un cours d'eau, va permettre de réguler le débit sortant et ainsi la cote de la retenue de barrage. Les retenues de barrages apportent une source importante en énergie, en eau pour l'irrigation, une protection contre les inondations et sont une aide dans l'alimentation en eau (e.g. consommation d'eau potable, irrigation).

Les retenues de barrage sont divisées de manière longitudinale en trois zones (Cooke et al., 2016; Kimmel et Groeger, 1984; Thornton et al., 1981) (Figure 1) :

- **La zone fluviale** : cette zone est dominée par un débit important où les sédiments fins ne se déposent pas jusqu'à la zone de transition où la vitesse de courant ralentit.
- **La zone de transition** : quand l'eau venue du tributaire est plus froide que celle de la retenue, elle plonge en profondeur. Au niveau de ce «point de plongée», l'eau perd sa vitesse et descend à la profondeur correspondant à sa densité. Elle peut créer ainsi un inter- ou sous-flux au sein de la retenue. La granulométrie des sédiments forme également une transition entre la zone fluviale et la zone lacustre.
- **La zone lacustre** : c'est la zone la plus proche du barrage et la plus semblable à un lac naturel, là où se déposent les sédiments les plus fins. Les retenues les plus importantes peuvent présenter des stratifications thermiques.

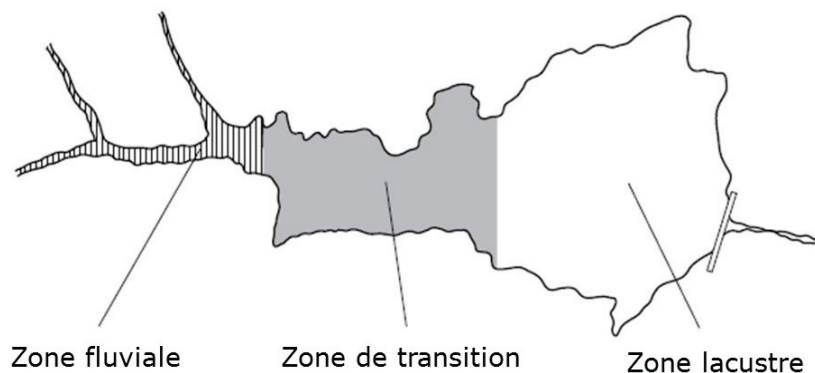


Figure 1 : La zonation longitudinale et les caractéristiques d'un réservoir de barrage. Les ombrages indiquent les changements de turbidité : du plus turbide en zone fluviale au moins turbide en zone lacustre (d'après Kimmel et Groeger, 1984).

Production hydroélectrique dans le monde et en France

En 2015, le plus important producteur d'électricité d'origine hydroélectrique était la Chine (28,4% de la production mondiale) suivi par le Canada et le Brésil (International Energy Agency, United Nations, 2017). En France métropolitaine, il existe environ 2 300 installations hydroélectriques dont l'exploitation de 640 retenues de barrage est réalisée par EDF. La production d'électricité d'origine hydraulique représente 12,5 % de la production électrique et constitue la deuxième source de production et la première parmi les énergies renouvelables. Elle est principalement assurée dans quatre régions : Rhône-Alpes (40%), Provence Alpes Côtes d'Azur (16,3%), Midi-Pyrénées (15,3%) et Alsace (11%) (EDF, 2015b).

Programme de recherche soutenant ce travail

Ce travail de thèse a été financé par la convention bourse CIFRE-EDF: No. 0733/2016 et le partenariat entre EDF et le CNRS (CNRS No. 149389). Ce travail de thèse a été également financé par une subvention de l'établissement public (EP) Loire (convention EDF/EP Loire n°2018 015 DDGTCO).

1. Partie 1 : Synthèse bibliographique et objectifs de la thèse

1 Le compartiment sédiment : un réacteur biogéochimique

Le compartiment sédimentaire est le réceptacle de la matière organique (MO) provenant des apports du bassin versant et des activités biologiques au sein de la colonne d'eau (Fitzgerald et Gardner, 1993). La MO est ainsi d'origine allochtone ou autochtone. Elle est principalement constituée d'un mélange complexe de lipides, de carbohydrates, de protéines (Meyers et Ishiwatari, 1993; Meyers et Lallier-vergés, 1999).

La MO présente dans les milieux sédimentaires est minéralisée sous l'action d'organismes détritivores (macrofaunes) qui contribuent à sa fragmentation et, surtout, de micro-organismes (bactéries, champignons). L'ensemble de ces processus conduit à une minéralisation de la MO, c'est-à-dire à un processus de transformation de la MO en composés inorganiques simples et au recyclage des nutriments dont les formes de l'azote (N), du phosphore (P) et de silice (SiO₂).

1.1 Minéralisation de la matière organique

La minéralisation de la MO est en partie assurée par les activités enzymatiques microbiennes qui permettent une hydrolyse des macromolécules complexes en molécules plus simples assimilables par les micro-organismes hétérotrophes. Bien que cette étape soit clairement déterminante dans les processus de minéralisation de la MO, le potentiel de minéralisation de la MO est néanmoins fonction de la disponibilité des accepteurs d'électrons présents dans le milieu, c'est-à-dire de la concentration en oxygène (O₂), nitrates (NO₃⁻), oxydes de manganèse (MnO₂) et fer (Fe(OH)₂), et sulfates (SO₄²⁻) (Figure 1.1). Ainsi, selon son potentiel d'oxydation, le compartiment sédimentaire peut être divisé en 3 zones en fonction de la profondeur : 1) zone oxicque où l'O₂ est présent, 2) zone suboxicque principalement caractérisée par la présence de MnO₂ et de Fe(OH)₂ et 3) zone anoxicque avec présence de SO₄²⁻ (Rigaud, 2011). La profondeur de la couche oxicque est déterminée par la pénétration de l'O₂. La zone suboxicque se caractérise par une forte concentration de composés inorganiques oxydés comme le NO₃⁻, les MnO₂ et les Fe(OH)₂ (Jørgensen, 1983 *in* Kristensen, 2000) et sa limite en profondeur se définit par la pénétration en ions oxydés. Les SO₄²⁻ servent d'accepteurs d'électrons dans les zones les plus profondes et peuvent être dominants dans la zone réduite, en milieu marin par exemple.

Comme le montrent Fenchel et al. (2012), le potentiel d'oxydo-réduction explique les successions de réductions qui ont lieu lors du processus de minéralisation de la MO dans le compartiment benthique par les micro-organismes. La minéralisation de la MO suit le processus énergétique le plus favorable conduisant en une série de réactions d'oxydoréductions primaires. Ainsi, celles-ci se succèdent le long d'un gradient vertical d'oxydo-réduction en fonction de la profondeur (Figure 1.1). En milieu aérobie, le processus énergétique le plus

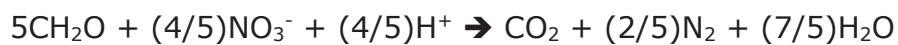
favorable est la respiration aérobie, qui se déroule classiquement dans les premiers horizons du sédiment où l'O₂ dissous est disponible. A titre d'exemple, la respiration aérobie libère 502 KJ.mol⁻¹ alors que la réaction de méthanogénèse ayant lieu en milieu anaérobie libère 93 KJ.mol⁻¹ (Figure 1.1). Ainsi, en présence de NO₃⁻, les couches superficielles des sédiments conservent un potentiel d'oxydoréduction plus élevées que les couches plus en profondeur où les MnO₂ et les Fe(OH)₂ deviennent les accepteurs d'électrons les plus utilisés.

Des couches oxiques vers les couches anoxiques des sédiments, les réactions d'oxydations primaires de la MO (représentée par CH₂O) sont les suivantes :

- Respiration aérobie :



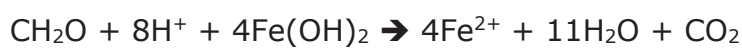
- Dénitrification :



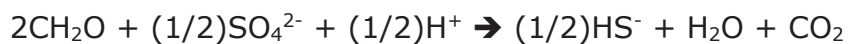
- Réduction des oxydes de manganèse :



- Réduction des oxydes de fer :



- Sulfato-réduction :



- Méthanogénèse :



Les processus de minéralisation de la MO s'accompagnent du recyclage de nutriments inorganiques comme l'ammonium NH₄⁺, les nitrates NO₃⁻ et les phosphates PO₄³⁻. Ces nutriments vont ainsi venir constituer un stock dans les sédiments et leurs dynamiques vont varier en fonction des conditions environnementales dans les sédiments (Stief, 2013). Parmi ces conditions, l'influence du potentiel redox est essentielle.

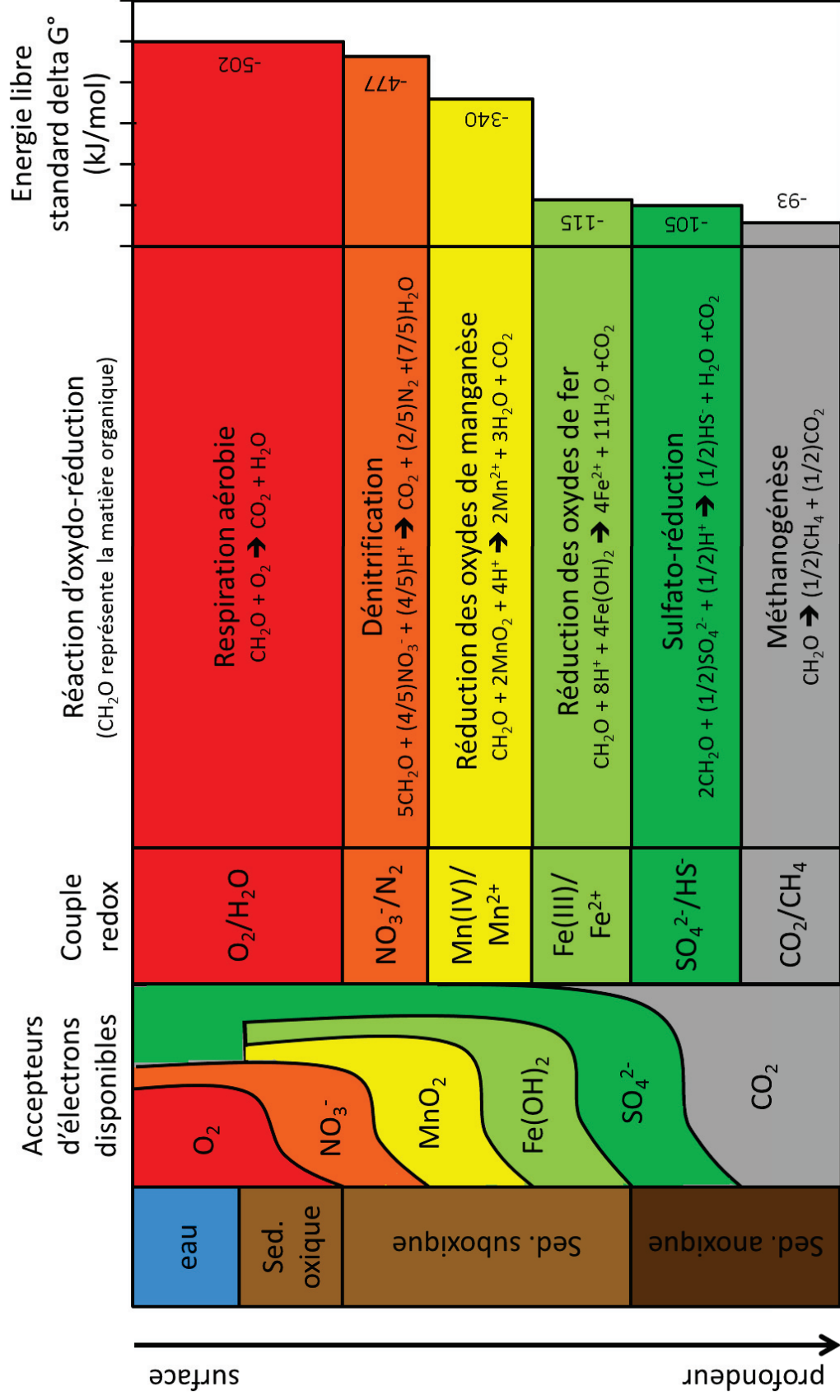


Figure 1.1 : Schéma de la stratification des processus de minéralisation dans le sédiment d'après Froelich et al. (1979). Les équations des réactions et leurs valeurs d'énergie libre sont reprises de Baveye et al. (1998) pour une MO sous la forme CH₂O (schéma d'après Navel, 2011).

1.2 Importance de l'azote dans le compartiment sédimentaire

L'azote N est introduit dans les milieux lacustres sous différentes formes via les apports du bassin versant ou la fixation du N₂ atmosphérique par les micro-organismes (i.e. fixation du N₂ atmosphérique par certaines cyanobactéries). Au sein de l'écosystème, les réactions biochimiques qui gèrent sa transformation sont liées à des réactions d'assimilation, incluant la fixation du N (N₂ → NH₃ → N_{organique}), ou de minéralisation de la MO. Dans ce dernier cas, la régénération du N minéral est assurée par des processus d'ammonification-nitrification (N_{organique} → NH₄⁺ → NO₂⁻ → NO₃⁻) en présence d'oxygène. Les nitrates produits peuvent ensuite être dénitrifiés (NO₃⁻ → N₂) en conditions anaérobies. De même, en conditions anaérobies, d'autres types de réactions ont lieu comme l'anammox (NH₄⁺ et NO₂⁻ → N₂) (Reddy et DeLaune, 2008a) (Figure 1.2).

En milieu lacustre, la fixation du N correspond à la transformation du N gazeux N₂ en N ammoniacal NH₃. Elle est assurée par des micro-organismes phototrophes, les cyanobactéries. Seuls certains genres de cyanobactéries (e.g. genre *Anabaena*) peuvent fixer le N₂ atmosphérique via des cellules spécialisées : les hétérocystes. Ce processus utilise une enzyme, la nitrogénase, qui utilise 16 ATP pour fixer une molécule de N₂ en ammoniac NH₃ : N₂ + 8H⁺ + 8e⁻ + 16ATP = 2NH₃ + H₂ + 16ADP + 16Pi.

Par la suite, lors de la minéralisation de la MO, de l'ammonium NH₄⁺ est produit. Lorsque l'O₂ est limitant, c'est-à-dire en conditions anoxiques, le NH₄⁺ issu de la minéralisation de la MO ne subit pas le processus de nitrification, il s'accumule alors en profondeur. A l'inverse lorsque l'O₂ n'est pas limitant, le processus de nitrification qui transforme le NH₄⁺ en NO₃⁻ peut se mettre en place. Lors de la nitrification, les bactéries vont utiliser le NH₄⁺ comme source d'énergie ou comme donneur d'électron pour leur activité métabolique. Le NO₃⁻ s'accumule alors dans les sédiments où l'O₂ est présent. La nitrification se divise en deux étapes (Reddy et DeLaune, 2008a) :

- Les bactéries chimioautotrophes obligatoires des genres *Nitroso-* (e.g. *Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*, *Nitrosovibrio*) vont oxyder l'ammonium NH₄⁺ en nitrites NO₂⁻ :



- Les bactéries chimioautotrophes obligatoires des genres *Nitro-* (e.g. *Nitrobacter*, *Nitrococcus*, *Nitrospina*) vont oxyder les nitrites NO₂⁻ en nitrates NO₃⁻ :



Malgré la complexité des processus impliqués, le cycle du N est fortement régulé par la présence ou absence d'O₂ (Labroue et al., 1995; Ussiri et Lal, 2013). Quand l'O₂ vient à manquer lors d'anoxie, l'accepteur d'électron privilégié par les bactéries pour l'oxydation de la MO est le NO₃⁻. Cette réaction se nomme la dénitrification. Il s'agit de la réduction du NO₃⁻ en oxyde nitreux N₂O ou en diazote gazeux N₂. Plusieurs composés intermédiaires peuvent se former durant la réduction du NO₃⁻ en N₂ comme le HNO ou le H₂N₂O₂ qui sont rapidement réduits en N₂O. Les étapes de la dénitrification sont les suivantes : NO₃⁻ → NO₂⁻ → NO → N₂O → N₂. Chaque étape de la dénitrification est catalysée par une enzyme différente. Certaines bactéries sont capables de faire l'ensemble de la chaîne de réduction alors que d'autres seulement une partie (Labroue et al., 1995; Reddy et DeLaune, 2008a). Cependant, le processus de dénitrification peut être inhibée lorsque les concentrations en sulfites H₂S, produits de la sulfato-réduction, sont élevées (entre 0,9 et 40 μM d'après Srna et Baggaley, 1975; Yoshida, 1967 *in* Seitzinger, 1988; Hensen et al., 2006). En effet, les sulfites sont toxiques pour les bactéries jouant un rôle dans les processus de dénitrification (An et Gardner, 2002; Joye et Hollibaugh, 1995).

En présence de NO₂⁻, des bactéries anaérobies de l'ordre des Planctomycetales peuvent oxyder le NH₄⁺ en diazote gazeux N₂ (Sinninghe Damsté et al., 2002). Ce processus est appelé oxydation anaérobie de l'ammonium ou anammox (pour *anaerobic ammonium oxidation*) : NH₄⁺ + NO₂⁻ = N₂ + 2H₂O (Mulder et al., 1995; Thamdrup et Dalsgaard, 2002). En milieu marin, ce processus peut provoquer entre 24 et 67% de la production de N₂ sur un plateau continental océanique et être quasiment insignifiant par rapport à la nitrification dans une baie côtière eutrophe (Thamdrup et Dalsgaard, 2002). Ce processus est dépendant de la présence de NO₂⁻ (Zhou et al., 2014).

D'autres réactions peuvent également avoir lieu, comme la réduction dissimilatrice du nitrate en ammonium (DNRA pour *Dissimilatory Nitrate Reduction to Ammonia*) qui est un processus qui réduit les nitrates NO₃⁻ en NH₄⁺. Cette réaction a lieu uniquement en milieu anaérobie par des bactéries qui utilisent le NO₃⁻ comme accepteur d'électrons : C₆H₁₂O₆ + 3NO₃⁻ + 3H⁺ = 6CO₂ + 3NH₃ + 3H₂O (Reddy et DeLaune, 2008a). Hardison et al. (2015) ont montré qu'une charge importante de carbone organique total et un ratio C:N faible est favorable à la DNRA par rapport à la dénitrification. Cependant Aalto et al. (2018) montrent que la dénitrification reste le phénomène le plus important dans des eaux riches en N et en MO. De plus, la présence de Fe²⁺ semble encourager les réactions de DNRA (Robertson et Thamdrup, 2017).

L'oxydation anaérobie du méthane dépendante des nitrites/nitrates (N-damo) intègre également le cycle du N. Les bactéries NO₂⁻ dépendantes pour l'oxydation du méthane CH₄ (notamment *Candidatus Methyloirabilis oxyfera*) possèdent une voie intra-aérobie qui produit de l'O₂ à partir de deux molécules de NO₂⁻. L'O₂ formé est ensuite utilisé pour l'oxydation du CH₄ : 8NO₂⁻ + 3CH₄ + 8H⁺

= $3\text{CO}_2 + 4\text{N}_2 + 10\text{H}_2\text{O}$ (Ettwig et al., 2016; van Kessel et al., 2018; Shen et al., 2012). Les archées nitrates dépendantes pour l'oxydation du CH_4 oxydent le CH_4 en utilisant le NO_3^- : $\text{CH}_4 + 4\text{NO}_3^- = \text{CO}_2 + 4\text{NO}_2$. De plus, des archées appartenant au genre *Methanoperedens* possèdent des gènes capables de convertir environ 10% des NO_2^- produits en NH_4^+ (Haroon et al., 2013; van Kessel et al., 2018).

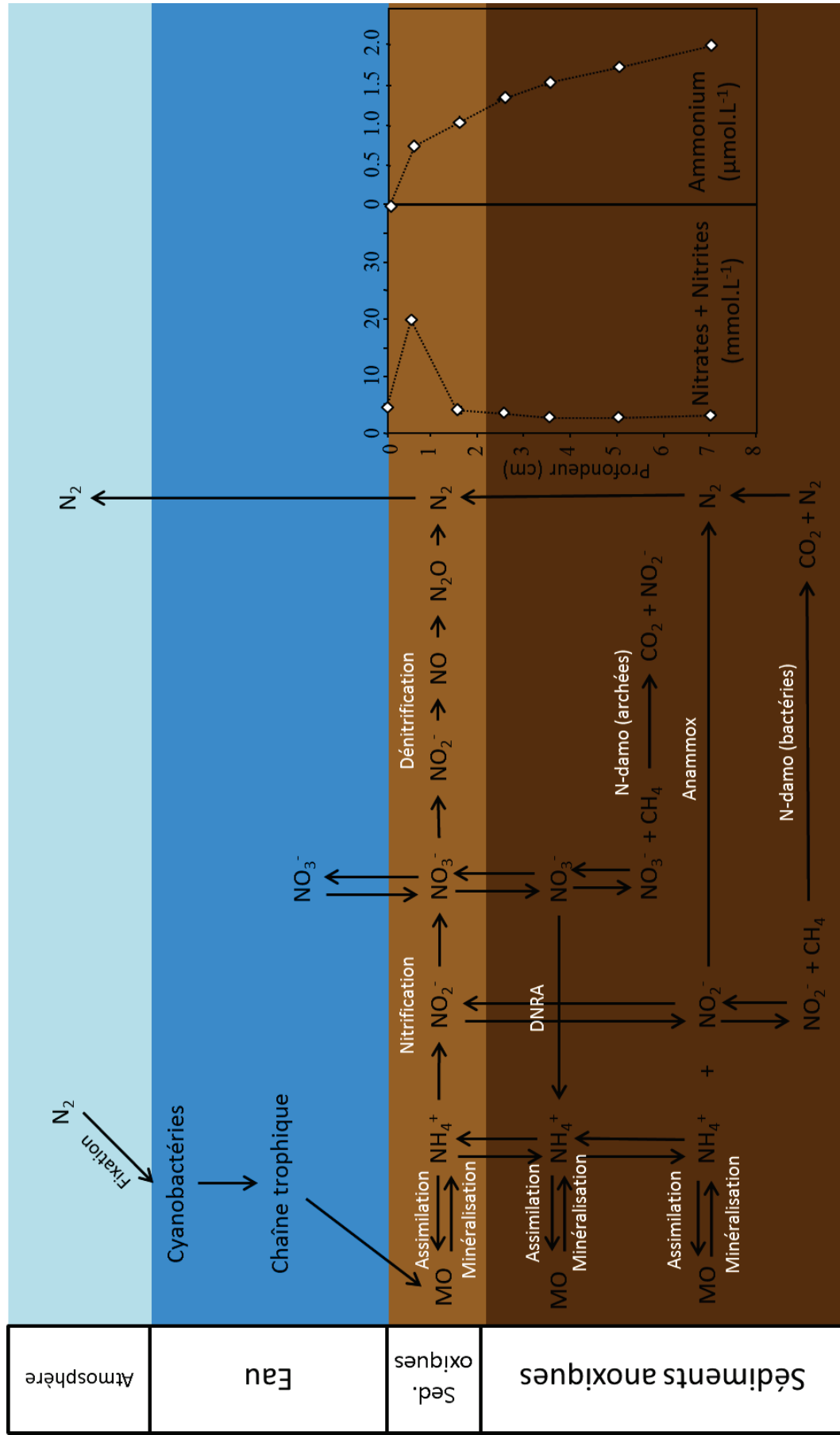


Figure 1.2 : Schéma simplifié du cycle du N dans les sédiments (d'après Nogaro, 2007) et profils de la concentration en nitrites NO_2^- + nitrates NO_3^- et ammonium NH_4^+ en fonction de la profondeur (d'après Mermillod-Blondin et al., 2005).

1.3 Importance du phosphore dans le compartiment sédimentaire

1.3.1 Importance du phosphore pour le vivant et son assimilation

L'élément phosphore P est essentiel pour la vie comme le rappellent Elser (2012) ou encore Sterner et Elser (2002). Le P organique correspond au P lié à la MO qu'elle soit vivante ou morte. Dans la MO vivante, le P se retrouve dans la composition de la membrane cellulaire (i.e. dans les molécules phospholipidiques). On retrouve jusqu'à 4% de P dans ces molécules phospholipidiques de la membrane cellulaire, qui elle-même peut représenter jusqu'à 5 à 10% de la biomasse cellulaire totale. Aussi, bien qu'elle ne représente qu'autour de 0,1% de la biomasse cellulaire, les molécules comme l'ATP et l'ADP sont parmi les plus riches en P du vivant (l'ATP étant constituée de 18% de P). Celles-ci sont indispensables au bon fonctionnement de la cellule. Tout comme l'ADN et l'ARN qui sont constitués de nucléotides contenant également du P (Elser, 2012; Sterner et Elser, 2002).

Qu'il soit sous forme organique ou inorganique, le P se divise classiquement en deux catégories : forme particulaire et dissoute, où la limite de taille est classiquement fixée à $0,45\ \mu\text{m}$ (APHA, 1999 *in* Rapin, 2017 ; Reddy et DeLaune, 2008b). Le phosphore inorganique dissous (ou SRP pour *soluble reactive phosphorus*) correspond aux orthophosphates dont la spéciation chimique est fonction du pH : H_3PO_4 de pH 0 à 2, H_2PO_4^- de pH 2 à 7, HPO_4^{2-} de pH 7 à 12 et PO_4^{3-} de pH 12 à 14 (Reddy et DeLaune, 2008b). Le phosphore inorganique particulaire correspond aux ions phosphates adsorbés sur oxydes insolubles comme les MnO_2 ou les $\text{Fe}(\text{OH})_2$ (avec remise à disposition dépendante du potentiel redox). Le phosphate peut également précipiter pour former un minéral authigène (avec le calcium sous conditions alcalines, e.g. les apatites constituées d'une base de $\text{Ca}_5(\text{PO}_4)_3$, la remise à disposition est donc dépendante du pH) (Gu et al., 2019).

Dans le sédiment, l'assimilation du P inorganique PO_4^{3-} se fait par la communauté microbienne comme le montrent Zhou et al. (2001), le P peut être disponible immédiatement (i.e. les orthophosphates PO_4^{3-}), potentiellement disponible (e.g. lié au fer) et non disponible (i.e. les formes cristallines).

1.3.2 Le phosphore organique et sa minéralisation en phosphore inorganique

Les formes de P organique peuvent se diviser en plusieurs groupes en fonction des liaisons auxquelles le P est lié à la MO. Le P organique est principalement constitué de formes d'esters et notamment de monoesters (e.g. acide phytique, produit par les plantes notamment dans les graines, qui comporte six monoesters). Les monoesters de P sont facilement adsorbés par les acides humiques et fulviques de la MO (Reddy et DeLaune, 2008b). Les diesters de P sont également présents dans les molécules constituées d'acides nucléiques (e.g. ADN, ARN) (Figure 1.3). Le P organique est aussi présent dans les phospholipides que l'on retrouve dans les membranes cellulaires ainsi que dans des molécules comme l'ATP, l'ADP ou le NADP.

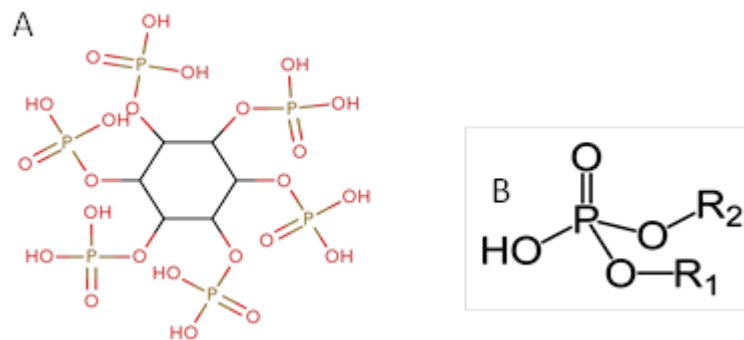


Figure 1.3 : Formes de P organiques (A) acide phytique constitué de 6 monoesters (monoester en rouge), (B) diester.

La libération de P inorganique à partir de la minéralisation de la MO, se fait notamment via l'enzyme phosphatase alcaline. Cette enzyme catalyse une activité hydrolytique, c'est-à-dire que les bactéries l'utilisant dégradent les molécules contenant des groupes phosphates (e.g. nucléotides) pour libérer des orthophosphates inorganiques. Les orthophosphates obtenus peuvent être consommés par celles-ci ou par le phytoplancton une fois relargés depuis le compartiment sédimentaire vers la colonne d'eau (Gao et al., 2006).

1.3.3 Influence des facteurs redox et pH sur le phosphore inorganique

En présence d'oxy-hydroxydes de fer, de manganèse et/ou d'aluminium, le PO_4^{3-} peut s'adsorber à ceux-ci, rendant le P-PO_4^{3-} non-biodisponible. Lorsque les conditions deviennent anoxiques, les oxy-hydroxydes sont réduits et leur

dissolution entraîne une libération de l'oxygène qui va être consommé par la communauté microbienne. Cela entraîne la dissolution de l'oxy-hydroxyde et les PO_4^{3-} adsorbés sont ainsi libérés dans l'eau interstitielle (Reddy et DeLaune, 2008b). Si l'on prend l'exemple des oxy-hydroxydes de fer FeOOH , les PO_4^{3-} peuvent s'adsorber à leur surface. En condition d'anoxie, ces oxy-hydroxydes de fer sont réduits sous forme d'ion ferreux Fe^{2+} , ce qui libère le HPO_4^{2-} dans l'eau interstitielle (Einsele, 1936; Mortimer, 1941 *in* Gächter et Meyer, 1993; Gunnars et Blomqvist, 1997; Stumm et Sulzberger, 1992). Plusieurs études ont montré que les flux de PO_4^{3-} libérés depuis les couches anoxiques des sédiments les plus profonds étaient stoppés par la couche oxygène de surface en précipitant avec les oxy-hydroxydes de fer présents (Kamp-Nielsen, 1974; Tessenow, 1972 *in* Jensen et al., 1992; Carlton et Wetzel, 1988). De plus, il a été démontré que l'adsorption des PO_4^{3-} à la surface des oxy-hydroxydes dans la couche oxydée était fortement liée à la concentration en fer (Lijklema, 1977 *in* Jensen et al., 1992). Le ratio entre le fer et le P a été relié aux flux de PO_4^{3-} provenant du sédiment (Jensen et al., 1992). Le ratio de Fe:P (masse : masse) est un indicateur de la capacité d'adsorption des sédiments oxydés. D'après Jensen et al., (1992) avec un ratio massique Fe:P supérieur à 15, les flux de PO_4^{3-} des sédiments vers la colonne d'eau sont principalement contrôlés par les conditions d'oxydo-réduction au sein des sédiments. Quant aux ions Fe^{2+} libérés, ils peuvent précipiter en profondeur avec le S^{2-} et former des sulfures de fer FeS , menant ainsi à une plus grande disponibilité des PO_4^{3-} (Reddy et DeLaune, 2008b).

Dans les milieux alcalins, les PO_4^{3-} se précipitent avec les carbonates de calcium CaCO_3 et ceux-ci sont libérés lors de la dissolution en milieu acide. Pour le cas des oxy-hydroxydes d'aluminium, l'adsorption dépend également du pH, elle se fait en milieu acide et peut former de la variscite $\text{AlPO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (Reddy et DeLaune, 2008b; Xie et al., 2015).

Tout comme pour le cycle du N, la concentration en P dans l'eau interstitielle est donc également dépendante de la présence d' O_2 . Une diminution en O_2 va permettre de libérer du P lié au fer ou au manganèse dans l'eau interstitielle (Dahm et al., 1987 *in* Boulton et al., 1998). L' O_2 a donc un rôle crucial sur la distribution des concentrations de P inorganique soluble dans l'eau interstitielle (Figure 1.4).

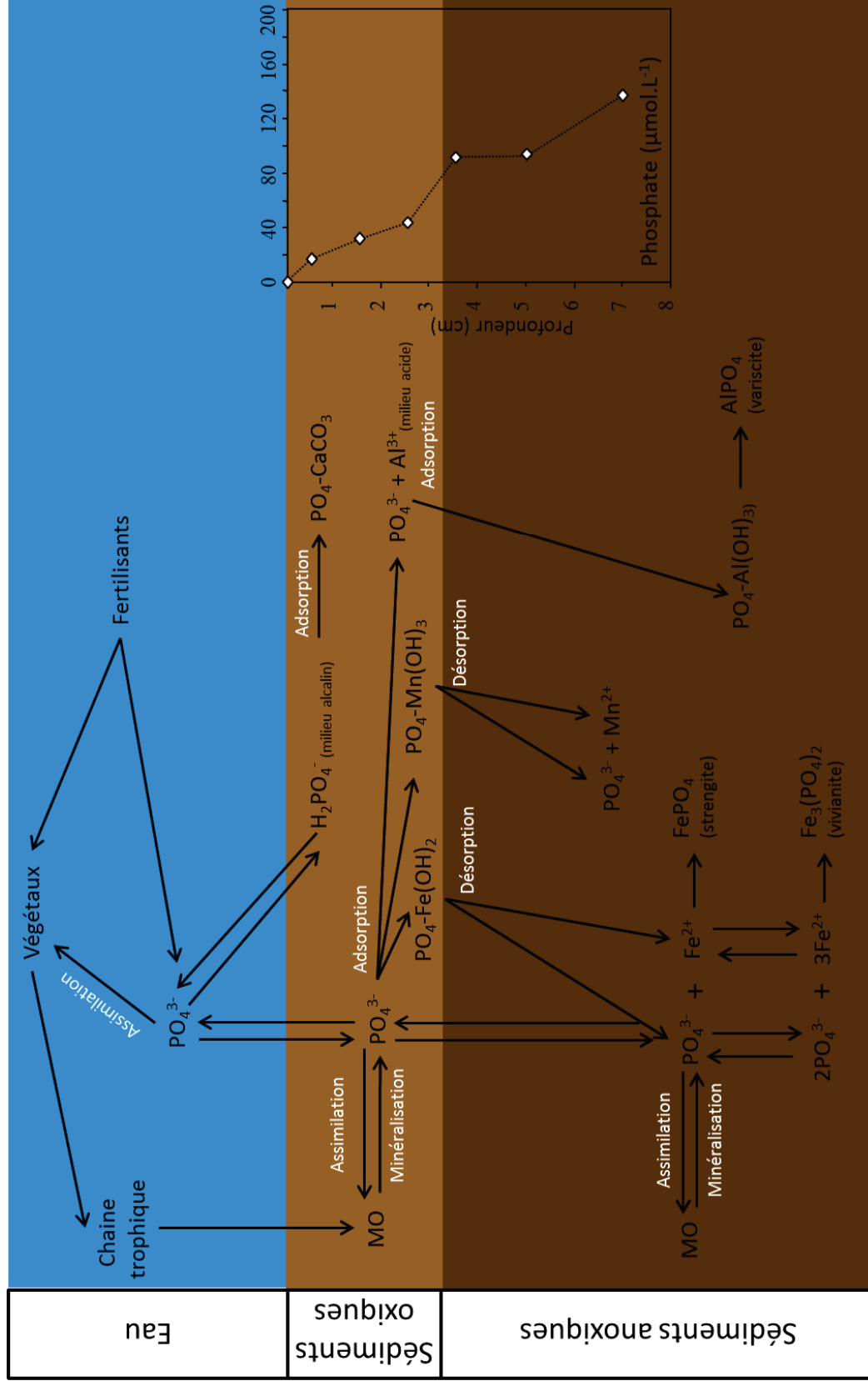


Figure 1.4 : Schéma simplifié du cycle du P dans les sédiments (d'après Nogaro, 2007 et Reddy et DeLaune, 2008b) et profil vertical de la concentration en phosphate PO_4^{3-} (d'après Mermillod-Blondin et al., 2004).

1.4 Le silicium en milieu lacustre

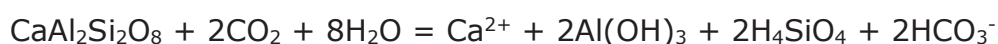
Le silicium Si est l'élément le plus abondant de la croûte terrestre après l'oxygène (28,8 %) (Wollast et Mackenzie, 1983). Tréguer et De La Rocha (2013) estiment que les rivières des écosystèmes continentaux apportent environ 6 Tmol de silicates (i.e. H_4SiO_4) dissous par an aux océans.

Le silicium se retrouve principalement dans le quartz ou les silicates (ou oxydes de silice $(\text{SiO}_2)_n$) de la roche mère (Iler, 1979; Cornelis et al., 2011; Dürr et al., 2011 *in* Maavara et al., 2014). Un autre réservoir du silicium est le compartiment biogène au sein des algues diatomées. La silice (SiO_2) est en effet un élément essentiel pour le développement des diatomées qui fabriquent leurs deux frustules (squelettes externes) à partir de celle-ci. Seule la SiO_2 dissoute est assimilable par les diatomées. Ainsi un manque de SiO_2 et plus particulièrement, des ratios faibles de Si:N et de Si:P peut influencer sur la composition d'une communauté algale en limitant la croissance des diatomées.

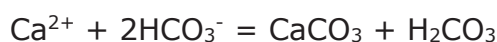
Les silicates contenus dans la roche mère (et plus particulièrement les aluminosilicates) sont altérés par le CO_2 contenue dans l'eau. Cela conduit à la production d'acide orthosilicique (H_4SiO_4 , aussi appelé DSi pour Dissolved Silicate) qui va se dissoudre dans l'eau et qui peut être utilisé par des diatomées (Struyf et al., 2009; Wetzel, 2001).

Par exemple, les réactions suivantes présentent l'altération d'anorthite (silicates) en gibbsite (hydroxyde d'aluminium) avec la libération d'acide orthosilicique dans l'eau utilisable par les diatomées.

- Etape 1 :



- Etape 2 :



Une fois intégrée à la biomasse des diatomées, la SiO_2 est sous une forme amorphe. Lors de la sénescence des diatomées, leur décantation vers les sédiments entraîne également l'enfouissement progressif de la SiO_2 qui les compose dans le compartiment benthique (Frings et al., 2014; Struyf et al., 2009).

La SiO_2 dissoute peut également se complexer avec les hydroxydes de fer et d'aluminium et de composés humiques, ce qui peut entraîner une limitation de la disponibilité de celle-ci pour les organismes (Ohle, 1963; Wetzel, 2001) (Figure 1.5).

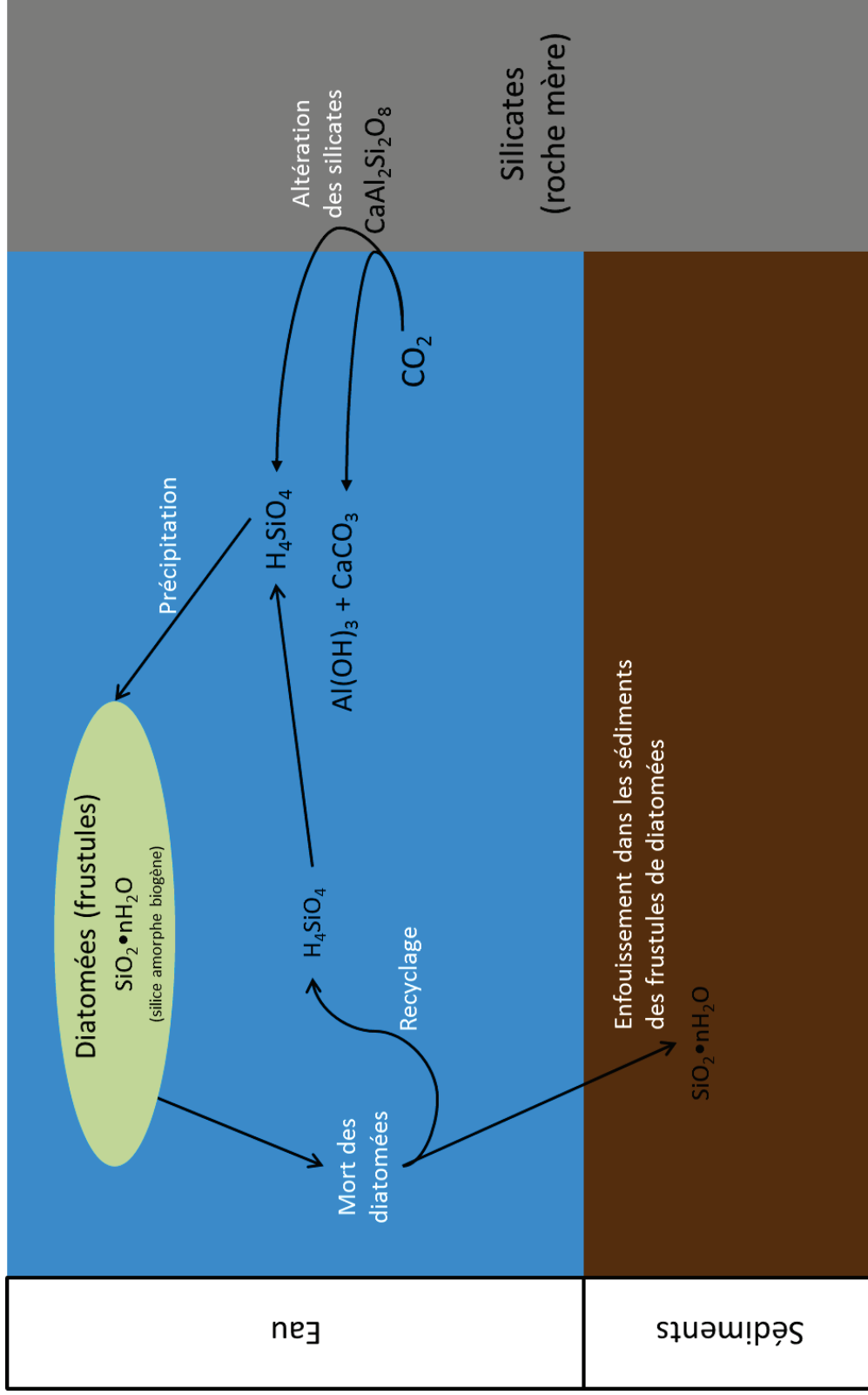


Figure 1.5 : Schéma du cycle de la SiO_2 en milieu lacustre (d'après Struyf et al., 2009).

2 Mécanismes de relargage des nutriments vers la colonne d'eau

2.1 Influence des facteurs abiotiques sur le relargage des nutriments

Parmi les processus de relargage de nutriments, les différences de concentrations entre la colonne d'eau et le compartiment sédimentaire influencent les processus de diffusion des nutriments des sédiments vers la colonne d'eau (Rigaud et al., 2013). Les processus ayant lieu à cette frontière entre les sédiments oxygènes et anoxiques sont contrôlés par de nombreux facteurs dont les plus importants sont : l' O_2 , la température, l'approvisionnement en MO, la lumière, les courants d'eau (hydrologie) et la présence d'organismes bioturbateurs (Kristensen, 2000). Une augmentation de la température va stimuler les processus de minéralisation (Boström et al., 1982 *in* Søndergaard et al., 2003) et réduire l'épaisseur de la couche oxygène des sédiments (Jensen et Andersen, 1992). Cette réduction de la couche oxygène peut entraîner un relargage du P vers la colonne d'eau (Gonsiorczyk et al., 2001 *in* Søndergaard et al., 2003). De plus, les gradients en N et P sont liés aux caractéristiques chimiques des sédiments. Par exemple, comme il a été vu précédemment, dans un sédiment riche en oxydes de fer, le P peut être adsorbé à des oxy-hydroxydes fer (III) en présence d' O_2 le rendant ainsi moins disponible (Søndergaard et al., 1990, 2003a).

La granulométrie et la perméabilité des sédiments rentrent aussi en compte car elles vont venir réguler les transferts d'eau et d' O_2 dissous dans la colonne sédimentaire, affectant du même coup les processus biogéochimiques associés aux conditions redox. Ainsi, la présence de couches de sédiments très perméables favorisent les flux d'eau et le transport de l' O_2 en profondeur dans la colonne sédimentaire, favorisant ainsi les processus microbiens aérobies (Glud, 2008 *in* Fenchel et al., 2012; Navel, 2011). Les processus biogéochimiques se déroulant dans la colonne sédimentaire vont donc avoir un rôle majeur sur la distribution des nutriments dans l'eau interstitielle. Ainsi les concentrations en nutriments vont varier en profondeur (Mermillod-Blondin et al., 2004). La concentration en NH_4^+ , tout comme celle en PO_4^{3-} , va augmenter avec la profondeur. Un pic de la concentration en NO_3^- / NO_2^- est généralement présent au niveau des premiers cm des sédiments. Inversement, ces concentrations tendent à diminuer avec la profondeur sous l'effet du gradient décroissant en O_2 . Le flux de nutriments vers la colonne d'eau va donc être entre autres déterminé par ces profils.

Une des voies les plus simples du relargage de nutriments vers la colonne d'eau est celle de la diffusion moléculaire pour les éléments dont la concentration

est supérieure au sein des sédiments par rapport à celle de la colonne d'eau. Nous avons vu que des gradients croissants en NH_4^+ et PO_4^{3-} pouvaient être très marqués dans l'eau interstitielle de la colonne sédimentaire à cause de la minéralisation de la MO en condition anaérobie. La diffusion dans la colonne d'eau qui contient beaucoup moins d'éléments nutritifs va donc être d'autant plus importante que le gradient de concentration à l'interface eau/sédiment est marqué (Boström et al., 1988; Löfgren et Ryding, 1985 in Søndergaard et al., 2003). La diffusion moléculaire est la principale voie de transfert des solutés dans des sédiments vaseux (Berner, 1980 in Anschutz et al., 2012). L'épaisseur de la zone de diffusion des solutés est cependant déterminée par la force du courant d'eau et la rugosité du sédiment (Jørgensen et Revsbech, 1985 in Kristensen, 2000).

La diffusion moléculaire s'accompagne d'autres mécanismes abiotiques pouvant également conduire à un relargage de nutriments. Le mouvement plus ou moins intense des masses d'eau, à proximité de l'embouchure d'une rivière, ou lors d'une vidange de barrage par exemple, peut venir perturber l'équilibre de l'interface eau/sédiment par la mise en re-suspension des sédiments et ainsi rendre disponibles pour les organismes de la colonne d'eau des nutriments stockés dans les sédiments (Fetters et al., 2016). Cette re-suspension peut aussi être entraînée par des facteurs naturels tels que le vent dans le cas de lacs de faible profondeur (Campy et Meybeck, 1995; Jones et Welch, 1990).

2.2 Influence des facteurs biotiques sur le relargage des nutriments : la bioturbation

Des facteurs biotiques tels que l'activité des organismes benthiques vont aussi influencer les flux géochimiques entre la colonne d'eau et les sédiments lorsque les conditions sont oxiées et donc favorables à l'installation de communautés d'espèces benthiques (Mermillod-Blondin et al., 2005; Nogaro et Steinman, 2014). En effet, les sédiments de lacs et barrage sont colonisés par une faune peu diversifiée mais souvent abondante en oligochètes (Svensson et al., 2001) ou en mollusques (Lévêque et al., 1983 in Juget et al., 1995). Ils servent également d'habitat pour des larves d'insectes en abondance, en particulier, les Chironomes tels que *Chironomus plumosus* ou *Chironomus riparius* (Hansen et al., 1998; Stief et De Beer, 2006). Ces organismes peuvent modifier les échanges d'eau et de particules à l'interface eau/sédiment par le processus de bioturbation. La bioturbation se définit par le remaniement et le mélange des sédiments à l'interface eau/sédiment sous l'effet des activités des organismes benthiques telles que l'enfouissement, l'alimentation, l'irrigation, la re-suspension, la sécrétion, l'excrétion et le transport. Ces activités vont altérer la structure et les propriétés chimiques, physiques et biologiques du sédiment et ainsi influencer la diffusion des

solutés et des particules (Adámek et Maršálek, 2013; Haas et al., 2005; Meysman et al., 2006; Nogaro, 2007). Kristensen et al. (2012) classent les organismes bioturbateurs en fonction de leurs modes de vie et des modifications physiques qu'ils produisent sur les particules (sédiments) et l'eau interstitielle. Les auteurs proposent de diviser la bioturbation en deux catégories : remaniement des particules et ventilation des terriers (mouvement de l'eau). Ces deux catégories sont subdivisées en fonction du mode de vie de l'animal et de la forme de son terrier (Figure 1.6 ci-dessous).

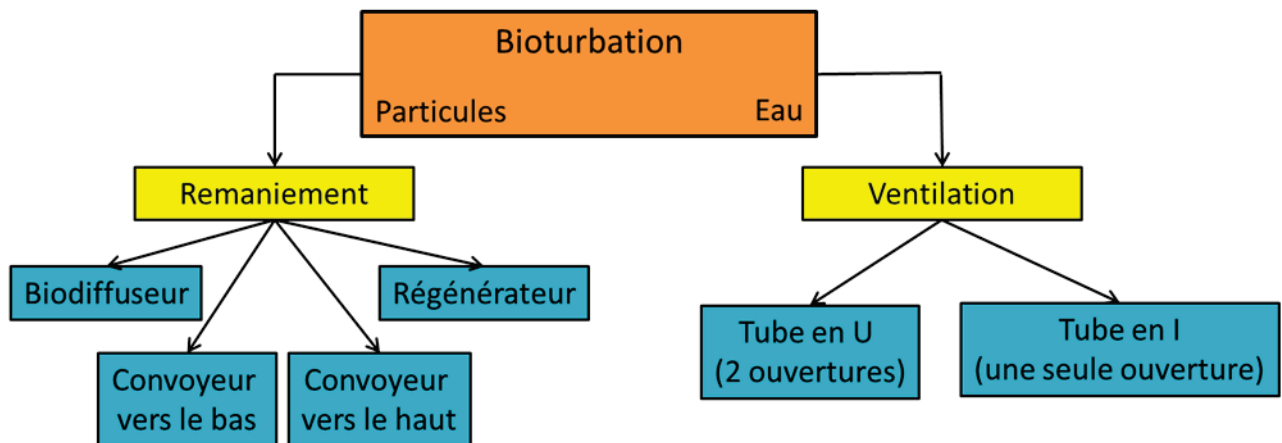


Figure 1.6 : Schéma-résumé de la bioturbation (d'après Kristensen et al., 2012)

Pour le transport de particules, Kristensen et al. (2012) ont créé quatre catégories de groupes fonctionnels (Figure 1.7) :

- **Les biodiffuseurs**, dont le mode de vie provoque un mélange de sédiments au niveau local sur de faibles distances et qui résulte en un transport de molécules semblables aux diffusions moléculaires présentées auparavant (voir paragraphe 3.1) et à la re-suspension. Ces mêmes auteurs les divisent en trois sous-catégories (Figure 1.7-A) :
 - Les biodiffuseurs qui vivent principalement au-dessus de l'interface sédimentaire, leurs activités influençant ainsi les transferts à l'interface eau/sédiment. Parmi les espèces de biodiffuseurs de l'épifaune, on retrouve certains crabes comme le crabe violoniste (*Uca* spp.).

- Les biodiffuseurs qui vivent dans les premiers centimètres du compartiment benthique comme les bivalves avec, par exemple, les palourdes (*Ruditapes decussatus* et *Venerupis aurea*) (François et al., 1999; Nogaro, 2007).
- Les biodiffuseurs à galeries qui fouissent et vivent dans des galeries creusées au sein des 10 à 30 premiers centimètres de sédiments. Ils participent au transport des particules depuis les sédiments de surface jusqu'aux limites de leurs tubes. Le ver annélide *Hediste diversicolor* est un biodiffuseur à galeries (François et al., 2002).
- **Les convoyeurs vers le haut** qui vivent orientés verticalement, se nourrissent la tête en bas et rejettent leurs pelotes fécales à l'interface eau/sédiment. C'est, par exemple, le cas du ver de vase *Arenicola marina* (Cadée, 1976) (Figure 1.7-B).
- **Les convoyeurs vers le bas**, orientés verticalement et qui, à l'inverse des convoyeurs vers le haut, se nourrissent la tête en haut et rejettent leurs fèces dans les sédiments plus en profondeur comme les vers de la famille des *Sipunculidae* (Smith et al., 1986 in Nogaro, 2007) (Figure 1.7-C).
- **Les régénérateurs** qui excavent des sédiments pour se maintenir dans un terrier caractérisé par une grande ouverture au niveau de l'interface eau/sédiments. Ils transfèrent du sédiment des couches situées plus en profondeur vers la surface. Le sédiment excavé est remplacé par du sédiment provenant de surface ou par l'effondrement des parois du terrier. Kristensen et al. (2012) indiquent que les crabes du genre *Oxypode* ont un comportement de régénérateur (Figure 1.7-D).

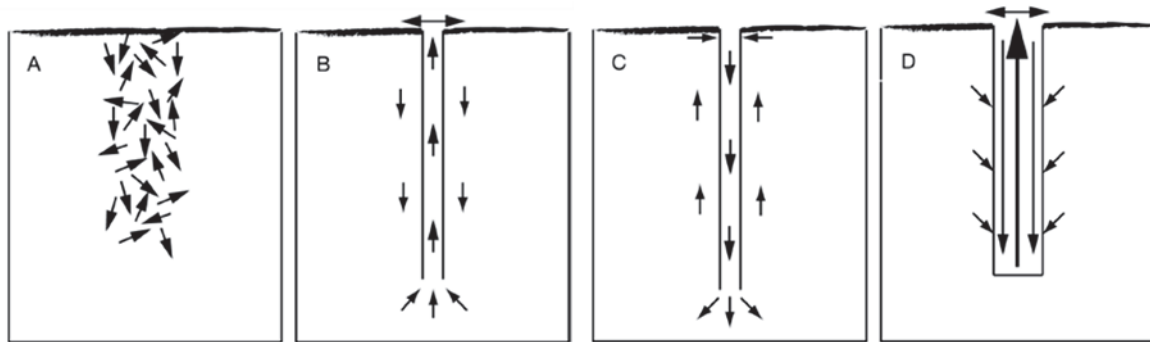


Figure 1.7 : Les quatre types de remaniement de sédiment par la faune benthique en environnement aquatique. (A) les biodiffuseurs, (B) les convoyeurs vers le haut, (C) les convoyeurs vers le bas, (D) les régénérateurs (d'après Kristensen et al., 2012)

Ces différents modes de remaniement sédimentaire sont importants sur la dynamique de la MO car, en fonction du mode de bioturbation, les organismes peuvent enfouir des particules organiques fraîchement déposées à la surface vers des zones anaérobies des sédiments ou au contraire transporter en surface des particules organiques qui étaient dans des zones anoxiques. Ces processus vont, par conséquent, affecter significativement les processus de minéralisation de la MO déplacée en modifiant les conditions oxygènes/anoxiques pour les décomposeurs (micro-organismes responsables de la minéralisation).

Les sédiments fins riches en matière organique de lacs et de retenues se retrouvant rapidement dans des conditions anoxiques à des profondeurs faibles (de l'ordre de quelques millimètres), les organismes vivant dans des terriers ont dû mettre en place des stratégies de ventilation pour pouvoir respirer et, par conséquent, ils produisent un transport d'eau interstitielle et de ses solutés dans les sédiments (Kristensen et al., 2012; Shull et al., 2009). L'eau transporte de l' O_2 qui va venir oxyder les sédiments anaérobies et elle est le plus souvent accompagnée d'accepteurs d'électrons et de nutriments (Morad et al., 2010). Une étude sur *Chironomus plumosus* montre que l' O_2 apportée aux sédiments par les tubes va entraîner la nitrification du NH_4^+ en NO_3^- et provoquer l'adsorption du P (qui est sous forme de PO_4^{3-}) avec du fer ou du manganèse (Fe_3HPO_4) (Lewandowski et al., 2007; Nogaro, 2007). La présence de ces mêmes larves peut entraîner une augmentation -jusqu'à 3,6 fois- de la respiration dans les sédiments par rapport à ceux dénués de faune dans des sédiments du lac américain Erie (Soster et al., 2015 in Baranov et al., 2016). Kristensen et al. (2012) divisent l'action de la ventilation des terriers des bioturbateurs en deux catégories basées sur la morphologie des galeries (Figure 1.8) :

- **Les tubes en U ou en Y** possèdent au moins deux sorties ouvertes sur l'interface eau/sédiment, ils sont typiques des vers Polychètes ou des larves de Chironomes. L'irrigation du tube se fait par diffusion entre les parois du tube et l'eau ou par advection. (Figure 1.8-A).

- **Les tubes en I ou J** avec seulement une sortie à l'interface eau/sédiment sont les plus courants, plus particulièrement chez les organismes convoyeurs par le haut ou le bas. Dans les sédiments imperméables, l'organisme ventile verticalement dans les deux sens (Figure 1.8-B) et l'irrigation se fait de manière radiale au niveau des parois. Dans les sédiments perméables, la ventilation se fait en sens unique du haut vers le bas et l'irrigation du terrier s'effectue par advection de l'eau interstitielle à travers les parois du tube (Figure 1.8-C).

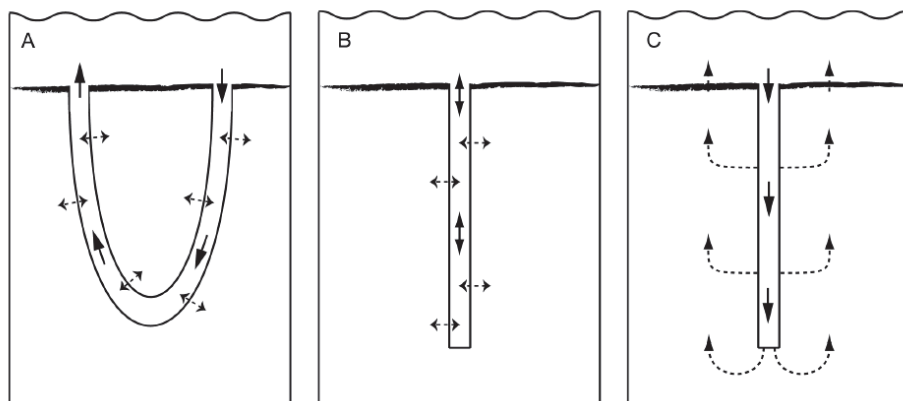


Figure 1.8 : Les trois types de ventilations en fonction de la forme du tube avec les schémas de ventilation et la bioirrigation de l'eau interstitielle (A) tube en U, (B) tube en I dans du sédiment imperméable, (C) tube en I dans du sédiment perméable (d'après Kristensen et al., 2012)

Ces trois types de ventilation et de structures biogènes vont avoir des effets majeurs sur les conditions d'oxygénation dans les sédiments. Il y a un effet direct de ces activités sur les processus biogéochimiques assurés par les micro-organismes dans les sédiments. Par exemple, dans des sédiments marins, Pelegri et Blackburn (1994) ont montré que des invertébrés qui ventilent dans des tubes en U modifiaient très significativement le cycle du N dans les sédiments en favorisant les processus de nitrification et leur couplage avec la dénitrification. En résumé, les organismes bioturbateurs et, en particulier, leur mode vie créent ainsi un environnement sédimentaire chimiquement, physiquement et biologiquement hétérogène qui dépend de la composition et de l'abondance de la communauté benthique (Kristensen et al., 2012). Cette bioturbation peut s'accompagner d'une oxygénation qui va stimuler les processus de minéralisation de la MO et accentuer le relargage des nutriments vers la colonne d'eau (Granéli, 1979; Hansen et al., 1998). Il a, par exemple, été mesuré une augmentation de 55% des flux de N et de 77 % des flux de P des sédiments vers la colonne d'eau en présence de vers Oligochètes tubificidés (Mermillod-Blondin et al., 2005). La présence de larves de Chironomes (*Chironomus plumosus*) formant des tubes en U, contribue également

à l'augmentation des flux de NH_4^+ (jusqu'à 5,8 fois plus qu'en leur absence) dans des sédiments lacustres (Pelegri et Blackburn, 1996). Bien évidemment, l'influence des organismes bioturbateurs est fortement liée aux propriétés des sédiments comme la charge en MO, la granulométrie (Michaud et al., 2010), la température (Ouellette et al., 2004) ou encore l'hydrologie (courants d'eau) (Biles et al., 2003). En effet, dans un milieu de sédiments fins (eg. boue, vase) où la diffusion domine sur l'advection, les échanges hydrologiques sont principalement affectés par les bioturbateurs. Inversement, c'est-à-dire dans des sédiments plus grossiers, on observe des systèmes caractérisés par des flux d'eau advectif dans les sédiments peu ou pas influencés par la bioturbation (Mermillod-Blondin, 2011).

Au final, en fonction de facteurs biotiques et abiotiques, les sédiments vont être une source plus ou moins significative en nutriments pour la colonne d'eau. Il convient donc de bien prendre en compte les interactions entre processus biogéochimiques, bioturbation et facteurs environnementaux abiotiques pour évaluer le rôle du compartiment sédimentaire dans l'eutrophisation des lacs et retenues.

2.3 Effet de l'assèchement et la remise en eau des sédiments

Les variations hydrologiques (immersion/émersion des sédiments) de même que les variations hydriques (assèchement du fait de l'exposition à l'air) influent sur les concentrations et la spéciation chimique des nutriments inorganiques N et P au sein des sédiments (Baldwin et Mitchell, 2000). En effet, ces variations entraînent une modification des caractéristiques abiotiques et biotiques de sédiments telles que la structure des sédiments, les conditions redox, le pH, la température et les activités microbiennes. Par exemple, une baisse de la teneur en eau des sédiments entraîne une modification de leur porosité et par conséquent, une modification des conditions redox qui influencent la mobilité des nutriments.

2.3.1 Effets de l'assèchement sur la structure et les conditions d'oxygénation des sédiments

Les conséquences de la dessiccation sur la structure des sédiments sont liées à une réduction de la porosité qui entraîne une compaction de la matrice sédimentaire (McComb et Qiu, 1998). La compaction tend à augmenter avec le taux de MO dans les sédiments. Par exemple, entre un sédiment pauvre et un sédiment riche en MO, sur 180 jours, l'un se compacte de 4-5% et l'autre entre 40-50% (Fox et al., 1977; Plotkin, 1979 *in* McComb et Qiu, 1998). De plus, une fois le sédiment compacté, il ne va pas reprendre son volume initial lors de la remise en eau (Dieter et al., 2015). L'agrégation des sédiments réduit le pourcentage en argile et en limon (28% et 71% respectivement) mais fait augmenter la proportion de sable jusqu'à 29% par comparaison avec du sédiment resté humide, on a donc une modification de la granulométrie (Twinch, 1987). Cette agrégation des particules est irréversible une fois la remise en eau effectuée. Les sédiments riches en MO et en particules fines ont une plus grande capacité de compactage que les sédiments aux particules plus grossières (granulométrie sableuse) (Fox et al., 1977; Plotkin, 1979 *in* McComb et Qiu, 1998).

Cette modification de la structure facilite l'accès de l'O₂ atmosphérique dans le compartiment sédimentaire une fois celui-ci asséché. En effet, lors de la modification de la structure du compartiment sédimentaire, des zones anaérobies peuvent se retrouver oxygénées. Les sédiments se compactent lors d'un début d'assèchement puis, bien que la dessiccation et l'oxygénation soient deux choses différentes, les craquelures se formant en profondeur dans le sédiment permettent à l'O₂ de l'atmosphère de pénétrer plus facilement dans le compartiment sédimentaire (Baldwin et Mitchell, 2000). Ce changement des conditions redox provoque des modifications sur les oxy-hydroxydes de fer par exemple ou encore la communauté microbienne, entraînant un relargage de nutriments.

L'intensité et la durée de l'assèchement ont un effet sur les oxydes de fer. En effet, Baldwin et Mitchell (2000) ; Dieter et al. (2015) ; Qiu et McComb (1994) ou encore Twinch (1987) montrent qu'en cas d'assèchement important, les oxy-hydroxydes de fer (FeOOH) perdent leur affinité au P. Cela entraîne un relargage de P lors de la remise en eau car les oxy-hydroxydes de fer (FeOOH) vont perdre leur capacité à adsorber le P en devenant du Fe₂O₃ (Golterman, 2004). Contrairement aux hydroxydes de fer qui perdent leur capacité à adsorber le PO₄³⁻, pour les oxy-hydroxydes d'aluminium, il n'y a pas de réaction semblable après un assèchement allant jusqu'à 6 mois (de Vicente et al., 2010).

Quant aux formes de N, Qiu et McComb (1996) suggèrent que l'assèchement augmente la minéralisation de la MO et que le NH₄⁺ s'accumule dans l'eau interstitielle restante.

2.3.2 Effets de la remise en eau des sédiments sur les relargages de P et de N

Lors de la remise en eau suite à un assèchement, des flushs de nutriments dans la colonne d'eau ont été mis en évidence, notamment par Birch (1960). Selon la nature des nutriments, les mécanismes de relargages dépendent de différents facteurs : conditions redox ou lyse cellulaire.

Pour le relargage de P dans la colonne d'eau, deux phénomènes ont été mis en évidence suite à l'assèchement : 1) la réduction de l'affinité des oxy-hydroxydes de fer pour le P et 2) la lyse des cellules de la communauté microbienne (McComb et Qiu, 1998).

Comme expliqué dans le paragraphe précédent, les oxy-hydroxydes de fer réduisent leur affinité avec le P suite à un assèchement long ce qui permet un relargage de P dans la colonne d'eau lors de la remise en eau. Le P disponible dans les sédiments peut être estimé de 3 à 6 fois plus important dans des sédiments ayant subi un assèchement que des sédiments restés humides (Dieter et al., 2015; Twinch, 1987). Gilbert et al. (2014) montrent que lors de la remise en eau, la concentration en P est plus importante dans l'eau suite à l'assèchement que dans l'eau du site d'où proviennent les sédiments.

La communauté bactérienne joue aussi un grand rôle dans la dynamique des nutriments lors de l'assèchement suivi d'une remise en eau. En effet, Baldwin et Mitchell (2000) dans leur review, indiquent que la lyse des cellules bactériennes permet de libérer du P stocké dans les cellules. Cette source en P encourage l'activité microbienne (en particulier la nitrification) lors de la remise en eau. Les auteurs indiquent cependant que ce pic d'activité ne durerait que quelques jours.

D'autres études semblent indiquer qu'un assèchement suivi d'une remise en eau permet une réduction de la concentration en P dans l'eau (Barman et Baarda, 1978 *in* McComb et Qiu, 1998 ; Jacoby et al., 1982). Cependant, comme l'indiquent

McComb et Qiu (1998) dans leur review, la réduction de la concentration en P dans l'eau suite à la remise en eau est également liée à une réduction du pH dans ces contextes. De plus, comme le précisent Reddy et DeLaune (2008b) à propos du devenir du phosphore suite à un assèchement suivi d'une remise en eau, les résultats peuvent être contradictoires.

Le relargage des formes de N suite à une remise en eau sur sédiments secs lacustres a principalement été présenté dans les travaux de Qiu et McComb (1996). Suite à la remise en eau, les sédiments pouvaient relarguer du N-NH_4^+ (jusqu'à des concentrations de plus de 4 mg.L^{-1} mesurées dans l'eau de surface sur les 4 premiers jours), c'est-à-dire 10 fois plus en comparaison à des sédiments témoins n'ayant pas subi d'assèchement. Les auteurs expliquent ce relargage par la minéralisation de la MO sous forme de NH_4^+ par la communauté microbienne durant les premiers temps de l'assèchement. Ils attribuent également une part du NH_4^+ à la lyse des cellules de la communauté microbienne lors de l'assèchement. De plus, un pic de NO_3^- a lieu une dizaine de jours après la remise en eau, laissant supposer un processus de nitrification du NH_4^+ initialement relargué.

3 Objectifs de la thèse et hypothèses de travail

Comme vu dans la synthèse bibliographique, la dynamique des nutriments à l'interface eau/sédiment est dépendante de nombreux facteurs biotiques et abiotiques. La thèse a pour objectif de mieux comprendre l'influence des facteurs identifiés comme ayant un rôle prépondérant sur cette dynamique dans le contexte particulier de sédiments de retenues de barrage. L'originalité de ce travail repose sur la prise en compte des caractéristiques intrinsèques des sédiments, telles que le contenu total en nutriments et l'activité microbienne. En effet, les apports en nutriments responsables des blooms phytoplanctoniques sont, le plus souvent, estimés sur la base des apports via les tributaires. Dans le cas de cette thèse, nous supposons que le relargage de nutriments des sédiments vers la colonne d'eau joue un rôle déterminant sur l'état trophique de la colonne d'eau.

La thèse repose sur un couplage d'analyses de sédiments prélevés *in situ* et d'expérimentations de laboratoire. Elle se structure selon plusieurs axes de recherche dont l'articulation est illustrée à l'aide du schéma présenté en Figure 1.9 et peut se découper en 4 parties (notée Parties 3 à 6 du manuscrit de thèse) :

Partie 3 :

Quelle est la contribution du compartiment sédimentaire dans les quantités de nutriments mesurés dans une retenue de barrage par rapport aux apports issus des tributaires ?

Cette question est abordée à travers des mesures *in situ* réalisées sur une retenue sélectionnée (retenue de Puyvalador, département des Pyrénées Orientales) au regard des problèmes d'eutrophisation (blooms phytoplanctoniques) régulièrement observés. Cette étude sur le terrain permet d'évaluer la contribution du compartiment sédimentaire dans les quantités et les formes chimiques des nutriments retrouvés dans le lac de retenue par rapport aux apports provenant des tributaires qui alimentent la retenue.

L'hypothèse testée dans cette étude est la suivante : au sein du compartiment sédimentaire, les stocks en nutriments seraient différents en fonction de la localisation des sédiments par rapport aux tributaires. C'est-à-dire que les concentrations en nutriments devraient être plus élevées dans la zone où s'accumulent les sédiments fins de la retenue, donc dans la zone non influencée par les tributaires. Ainsi, la contribution du compartiment sédimentaire dans les

apports en nutriments à la colonne d'eau devrait être plus élevée dans cette même zone, suivant la variabilité spatiale des dépôts sédimentaires.

Un premier article en français à destination d'un public de gestionnaire est en cours de finalisation pour publication dans la Houille Blanche.

Partie 4 :

Quels sont les effets de facteurs abiotiques (i.e. oxygénation) et de facteurs biotiques (i.e. bioturbation) sur les flux de nutriments de sédiments d'une retenue de barrage vers la colonne d'eau ?

La partie précédente menée sur le terrain était basée sur des estimations de relargages de nutriments par le compartiment sédimentaire à l'aide de la loi de Fick. Or, ce type d'estimation ne tient pas compte de la présence de faune ni de modifications des conditions redox qui sont reconnues comme très influentes dans le relargage de nutriments des sédiments vers la colonne d'eau.

Afin de compléter cette étude réalisée *in situ* sur la contribution du compartiment sédimentaire sur les relargages de nutriments (Partie 3), les facteurs biotiques et abiotiques ont été pris en compte par une approche de laboratoire. Cette partie vise à évaluer les effets de facteurs abiotiques (i.e. concentration en O₂ dissous) et biotiques (i.e. activité de la faune) sur les flux de nutriments des sédiments vers la colonne d'eau.

Les hypothèses testées dans le cas de cette étude sont les suivantes :

- 1) La faune bioturbatrice augmenterait significativement les relargages de nutriments depuis le compartiment sédimentaire vers la colonne d'eau. De plus, l'influence de la faune serait d'autant plus importante que l'organisme bioturbateur étudié soit capable de bioirriguer les sédiments. Ainsi, due à l'augmentation de la ventilation de leurs structures (i.e. tubes en U), des larves de *Chironomus plumosus* génèreraient plus de relargages de nutriments que des vers oligochètes ;
- 2) L'effet de l'anoxie conduirait à l'augmentation des relargages de nutriments, plus particulièrement d'ammonium N-NH₄⁺ et de phosphates P-PO₄³⁻ en comparaison aux conditions aérobies.

Ainsi, des différences en quantités et formes de nutriments relargués sont attendues en fonction de chacun des facteurs. Les résultats obtenus ont été valorisés sous la forme d'un article scientifique publié dans une revue internationale, *Hydrobiologia*.

Partie 5 :

Quelles sont les interactions entre différents modes de bioturbation et différents types de sédiments de retenues de barrages sur le relargage de nutriments du compartiment sédimentaire vers la colonne d'eau ?

Afin de répondre à cette question, la sélection de sédiments s'est élargie à trois retenues de barrage (retenues de Puyvalador, de Villerest et de Grangent, Figure 2.1) impactées par des problèmes d'eutrophisation, de blooms phytoplanctoniques et présentant une dynamique aérobie/anaérobie contrastée à l'interface eau/sédiment. Cette étude, toujours par une approche de laboratoire, a pour but d'évaluer les interactions entre les différents modes de bioturbation et les sédiments sur le relargage de nutriments.

Les hypothèses testées pour cette étude sont les suivantes :

- 1) L'effet de la faune sur les relargages de nutriments dépendrait des caractéristiques physico-chimiques des sédiments et de l'activité microbienne. Le flux de nutriments du compartiment sédimentaire vers la colonne d'eau serait stimulé par la présence de la faune et serait le plus important dans les sédiments caractérisés par la concentration en nutriments dans l'eau interstitielle la plus élevée ;
- 2) Comme pour la partie précédente, puisque l'influence de la faune sur les flux de nutriments est dépendante de leur activité de ventilation, un effet plus important de larves de *Chironomus plumosus* que de vers oligochètes sur le relargage des nutriments du compartiment sédimentaire vers la colonne d'eau est attendu.

Un second article sur ces effets prenant en compte les trois sédiments est en cours de soumission.

Partie 6 :

Quels sont les effets de trois conditions d'oxygénation (aérobie, anaérobie, fluctuation en oxygène dissous) sur le relargage de nutriments vers la colonne d'eau en fonction de différents types de sédiments. Quelles sont les conséquences sur la croissance d'algues phytoplanctoniques ?

A partir de la sélection de sédiments étudiés précédemment, en Partie 5, la même approche en laboratoire a été réalisée. Cette fois-ci le facteur pris en compte est abiotique : l'oxygénation dans l'eau de surface.

Les hypothèses testées dans cette partie sont les suivantes :

- 1) En conditions anaérobies à l'interface eau/sédiments les relargages de N-NH_4^+ et de P-PO_4^{3-} devraient être plus élevés que dans les autres conditions d'oxygénation (condition aérobie et fluctuation en oxygène dissous) ;
- 2) Par opposition aux conditions anaérobies, des relargages de N-NO_3^- sont attendus dans la colonne d'eau en conditions aérobies. A cause de la potentielle transformation de N-NO_3^- par dénitrification, les concentrations en N inorganiques dissous ($\text{N-NH}_4^+ + \text{N-NO}_2^- + \text{N-NO}_3^-$) seraient moins importantes qu'en conditions anaérobies pour lesquelles il n'y aurait pas de N-NO_3^- dans la colonne d'eau. En effet, les processus de nitrification ($\text{N-NH}_4^+ \rightarrow \text{N-NO}_3^-$) et de dénitrification ($\text{N-NO}_3^- \rightarrow \text{N}_2$ gazeux) ayant lieu à l'interface eau-sédiment quand l'oxygène dissous est disponible dans la colonne d'eau, le N inorganique dissous serait transformé en N_2 atmosphérique dans les conditions aérobies.
- 3) En conditions de fluctuations quotidiennes de la concentration en oxygène dissous dans la colonne d'eau, une stimulation des processus de nitrification et de dénitrification à l'interface eau/sédiment est attendue, réduisant l'accumulation de N inorganique dissous dans la colonne d'eau en comparaison aux conditions aérobies ou anaérobies.

De plus, les caractéristiques des sédiments devraient moduler les relargages de N et de P. Les quantités de MO (N et P) et la minéralisation de la MO par l'activité microbienne devraient faire augmenter les relargages de N et de P inorganiques dissous à partir du compartiment sédimentaire.

Des tests de croissance algale en laboratoire sur les eaux des colonnes ont également été réalisés afin de déterminer quel traitement « oxygène-sédiment » produirait les conditions les plus favorables à la croissance des algues.

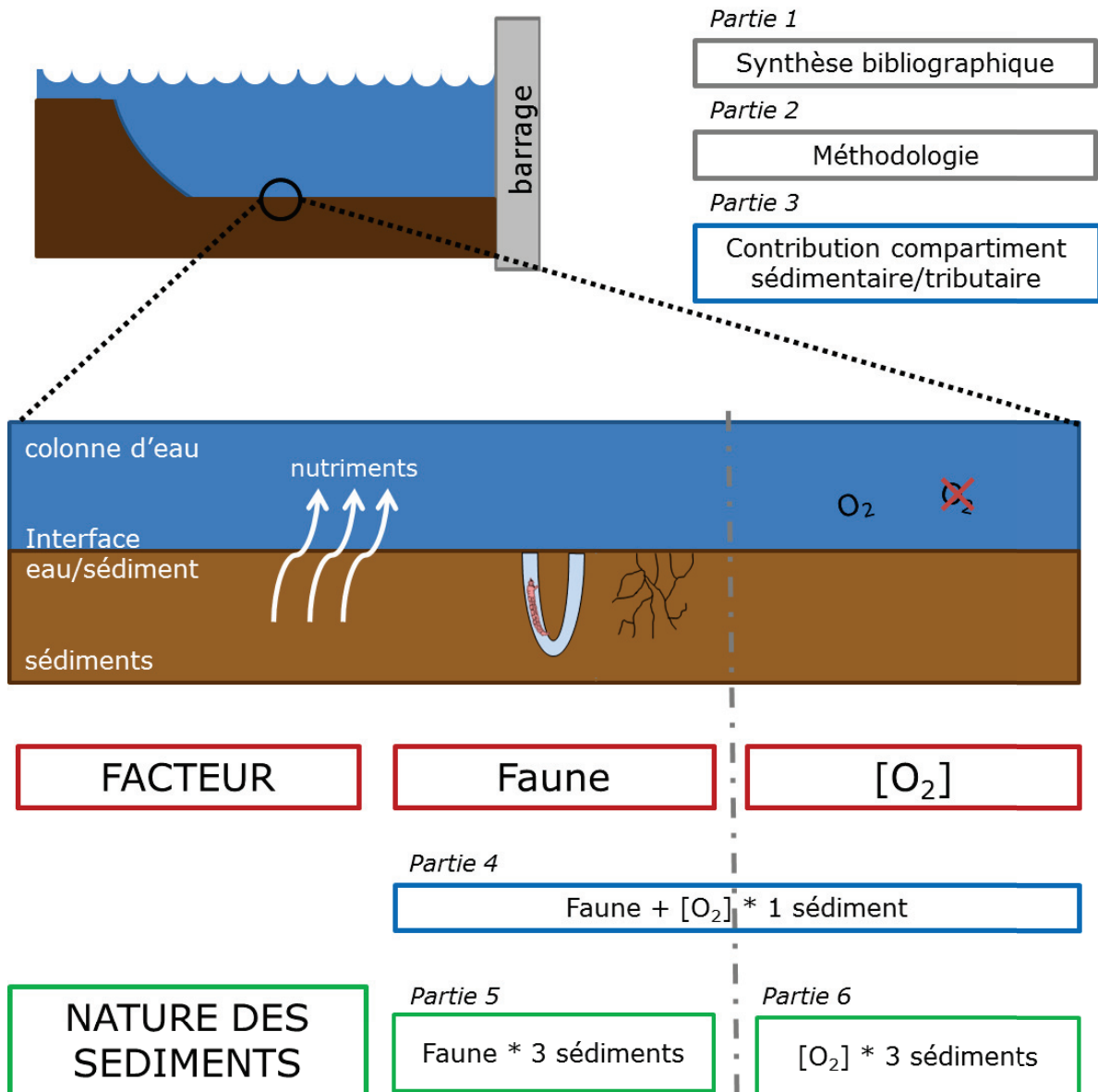


Figure 1.9 : Schéma synthétisant l'articulation des différentes parties de la thèse

2. Partie 2 : Méthodologie

1 Présentation des sites d'étude

Les trois retenues sélectionnées sont celles de Puyvalador sur l'Aude dans le département des Pyrénées Orientales (66) et les retenues de Villerest et Grangent sur la Loire dans le département de la Loire (42) (Figure 2.1).

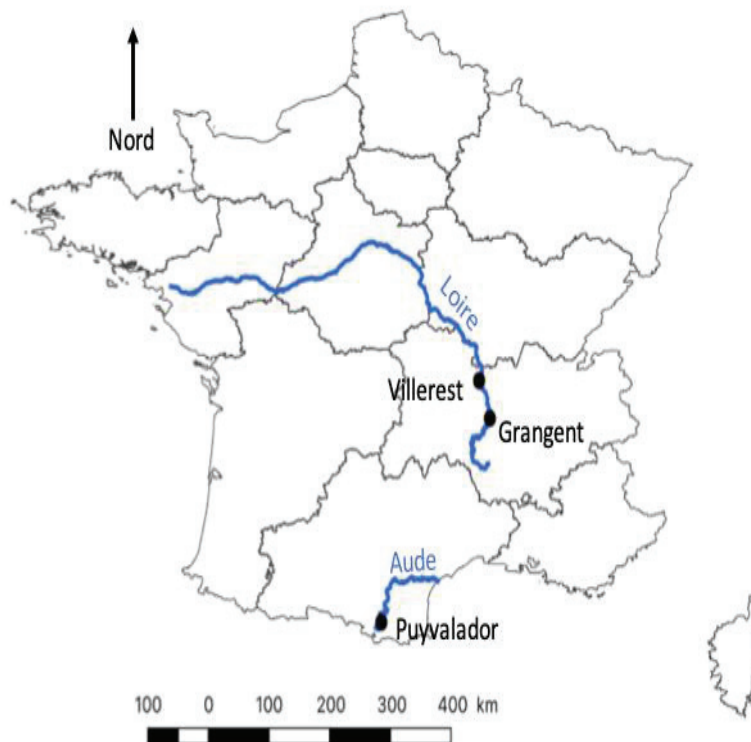


Figure 2.1 : Carte de la France métropolitaine présentant la localisation des trois retenues

1.1 Puyvalador

Le lac de retenue de Puyvalador ($42^{\circ}38'N$, $2^{\circ}07'E$), situé à 1421 mètres d'altitude, possède une surface de 90 hectares et un volume moyen de 10,1 millions m^3 à son niveau d'exploitation. En capacité maximale, la profondeur est de 21 m et le temps de rétention moyen est de 40 jours. Cette retenue est localisée sur le plateau du Capcir, le plus haut plateau des Pyrénées, près des villes de Formiguères, Réal et Puyvalador dans le département des Pyrénées-Orientales (66) (Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse, 2015). Cette retenue fait partie d'un complexe de retenues exploitées par EDF où l'eau est utilisée à la centrale de

Nentilla pour la production électrique, la retenue en amont est celle de Matemale. La retenue est alimentée par deux tributaires : l'Aude au Sud et le Galbe à l'Ouest (Figure 2.2). Le barrage se situe sur la partie Nord du réservoir sur l'Aude et est en exploitation depuis 1932. Cette retenue est considérée comme eutrophe selon les critères de la DCE (Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse, 2015).

Cette retenue subit des blooms phytoplanctoniques durant la saison estivale. En 2016, les mesures effectuées par Athos Environnement (2017) montrent que le bloom est principalement constitué de cyanobactéries de juillet à fin septembre (de 3 000 à plus de 14 000 cellules.mL⁻¹). En juin, le genre de cyanobactéries majoritaire est *Synechococcus*, puis en juillet le genre *Anabaena* devient dominant, notamment *Anabeana spiroïdes*.

Les stations de prélèvements sélectionnées sont la station A en aval de la rivière Aude, la station B en aval de la rivière Galbe et la station C au centre de la retenue (Figure 2.2 et Figure 2.3).

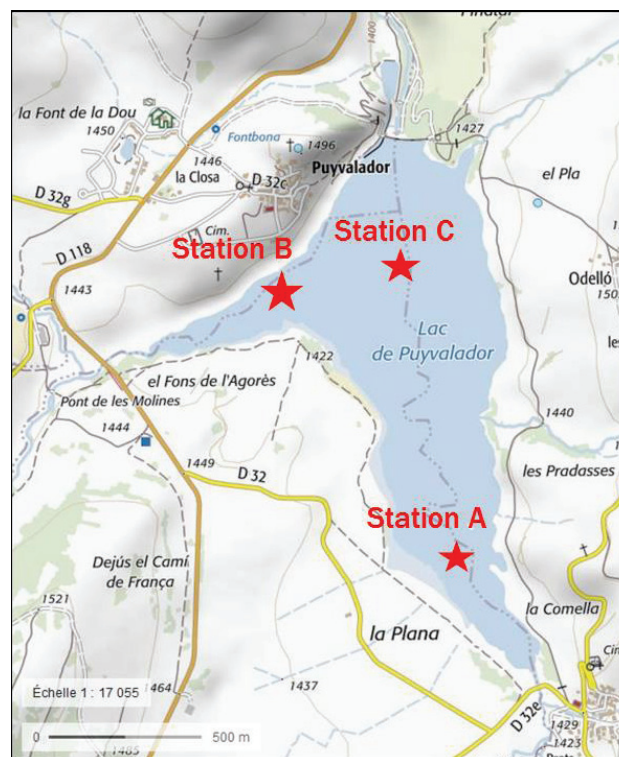


Figure 2.2 : Carte IGN de Puyvalador et points de prélèvement (source : site Géoportail)

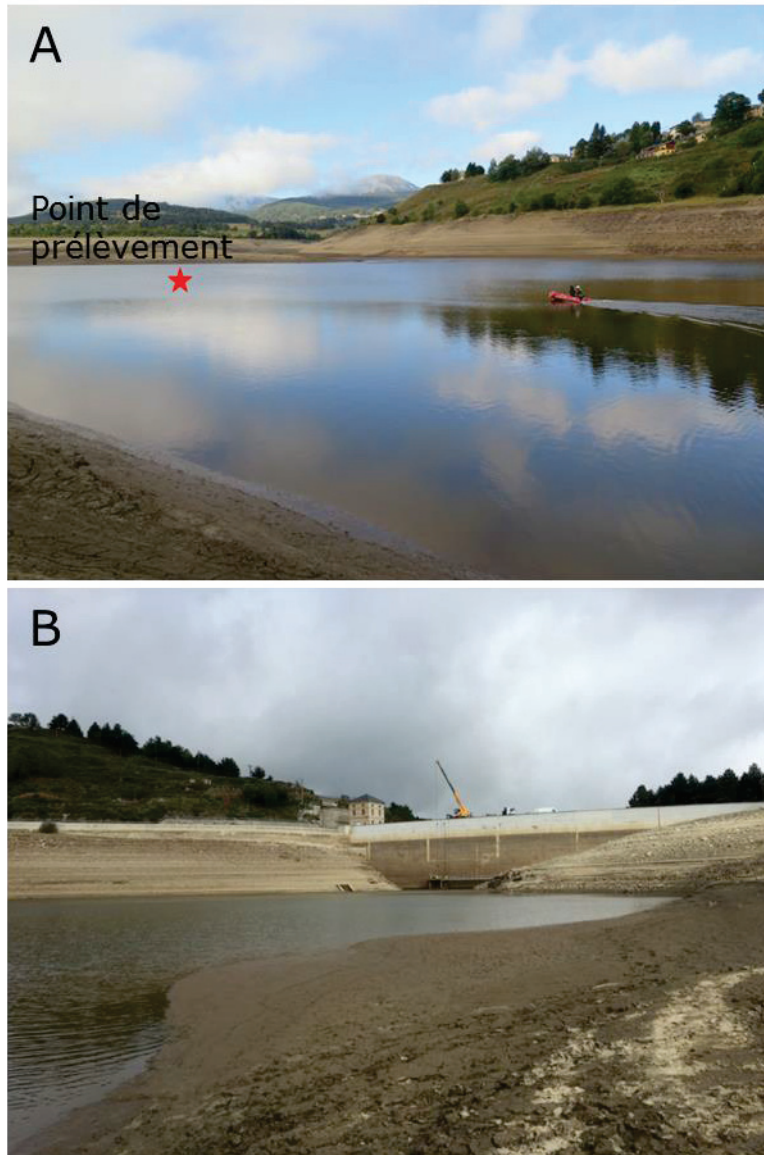


Figure 2.3 : (A) Photo du point de prélèvement correspondant à la station C le 14 septembre 2017 lors d'une vidange partielle de la retenue de Puyvalador (par Géraldine Nogaro) ; (B) Photo du barrage prise depuis la rive le 14 septembre 2017 à Puyvalador (par Edwige Gautreau)

Le profil en O_2 dissous montre que la retenue n'est pas stratifiée en été et qu'elle ne subit pas d'anoxie ($4,94 \text{ mg.L}^{-1}$ d' O_2 dissous au minimum à -22 m de profondeur). Le pH diminue peu de 8,14 à 7,83 en fonction de la profondeur. Quant à la température, elle décroît de 18°C en surface à $10,7^\circ\text{C}$ à -22 m de profondeur (Figure 2.4).

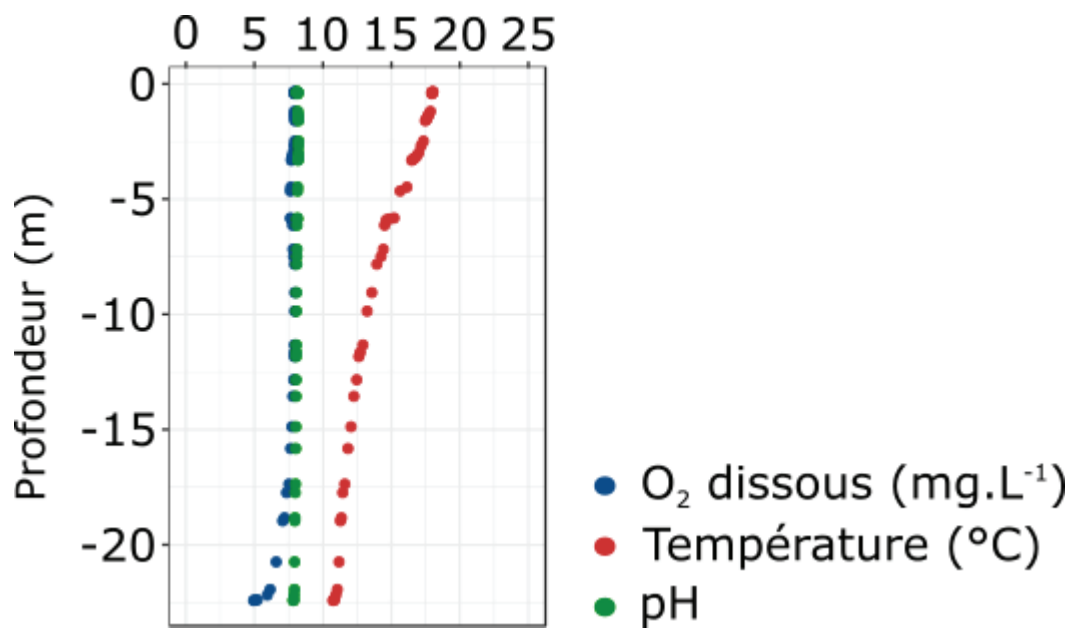


Figure 2.4 : Profil de la concentration en O₂ dissous, de la température et du pH en fonction de la profondeur à la station C de Puyvalador (6 juillet 2016, source : données Athos Environnement, 2016).

1.2 Villerest

La retenue de Villerest est localisée sur la Loire (45°59'N, 4°02'E). A capacité maximale (128 millions de m³), elle atteint une altitude de 324 m, avec une profondeur maximale de 56 m, une aire de 2330 ha, un temps moyen de renouvellement de 23 jours, et un bassin versant de 6500 km². Elle est située en amont de la ville de Roanne et en aval de la retenue de Grangent. Cette retenue est gérée par l'Établissement Public de la Loire (EP Loire) qui suit la qualité d'eau depuis 1992. Le rôle de cette retenue est principalement dans l'écrêtement des crues et la réduction du risque d'inondation depuis sa mise en service en 1985 mais elle sert également à maintenir un débit minimum dans la Loire en périodes de basses eaux et ainsi permettre l'utilisation de l'eau (e.g. refroidissement des centrales nucléaires, alimentation en eau potable, irrigation). La retenue possède une base de loisirs (avec activités de pêche et de baignade) (Figure 2.5 et Figure 2.6) mais elle est régulièrement affectée par des blooms phytoplanctoniques, plus particulièrement de cyanobactéries de juin à août. Par exemple en 2016, un pic de cyanobactéries, et plus particulièrement du genre *Microcystis*, a eu lieu en juillet (de 200 000 à 250 000 cellules.mL⁻¹) (Établissement Public Loire, 2017).

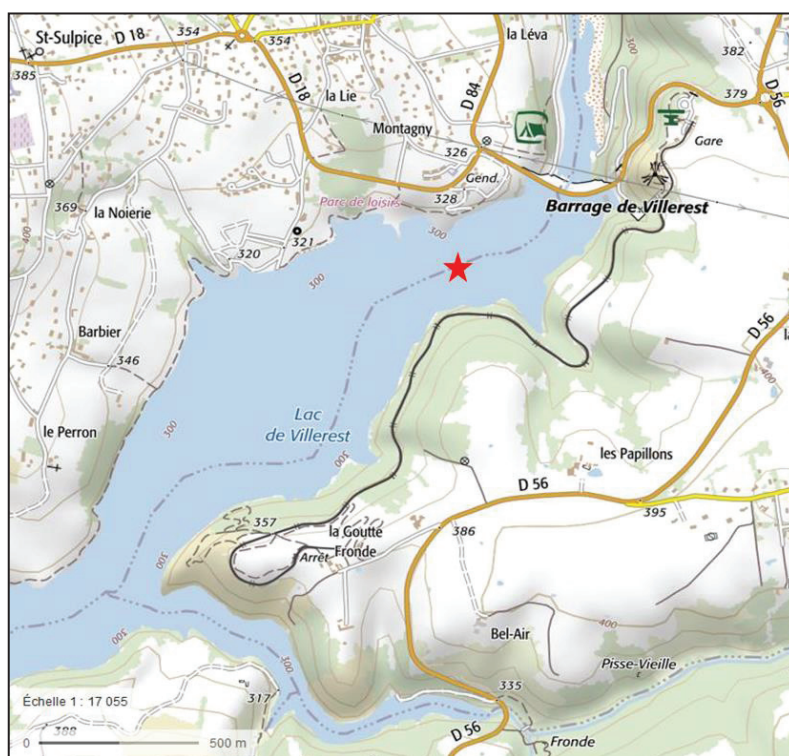


Figure 2.5 : Carte IGN de la retenue de Villerest et point de prélèvement (source : site Géoportail)

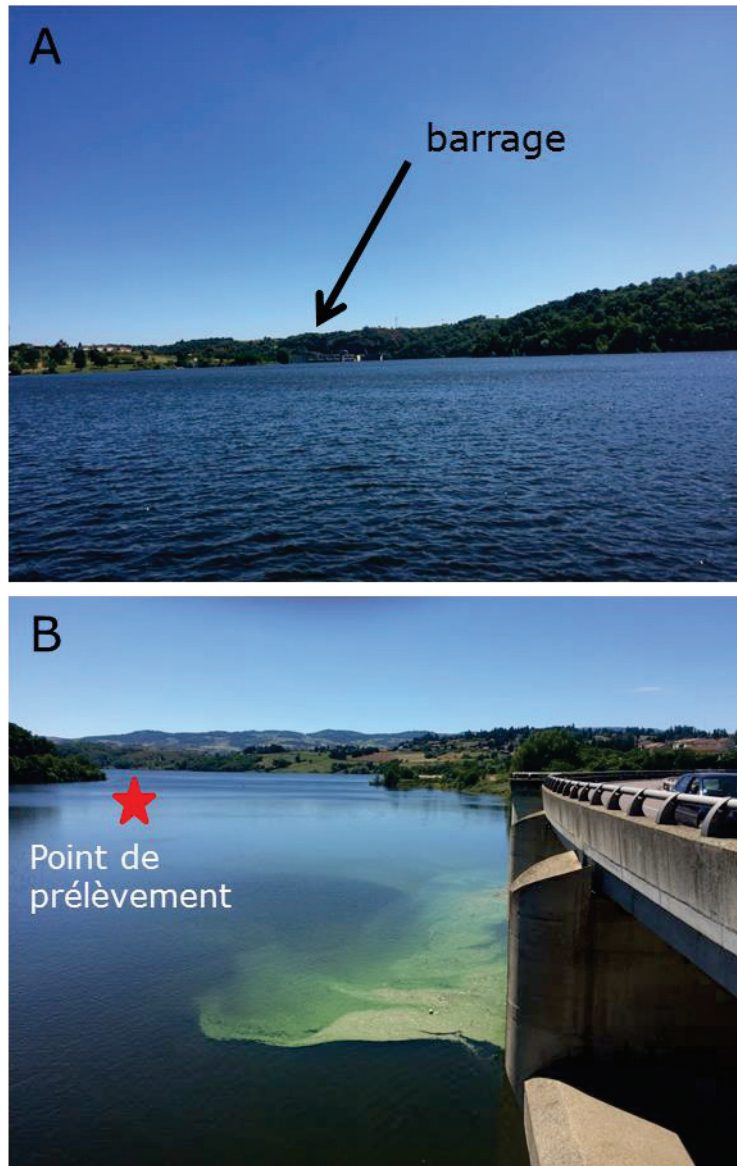


Figure 2.6 : (A) Photo prise depuis le point de prélèvement et (B) photo prise depuis le barrage avec un début de bloom de cyanobactéries au premier plan le 26 juin 2018 à Villerest (par Edwige Gautreau)

Le profil d'O₂ dissous en fonction de la profondeur montre que la retenue subit une anoxie en été (0,87 mg.L⁻¹ d'O₂ dissous à -40 m de profondeur). Cependant le pH reste stable (moyenne de 8,5) en fonction de la profondeur. La température diminue progressivement de 22°C à 16°C entre 0 et -37 m de profondeur avant de décroître jusqu'à 12,6 °C à -40 m de profondeur (Figure 2.7).

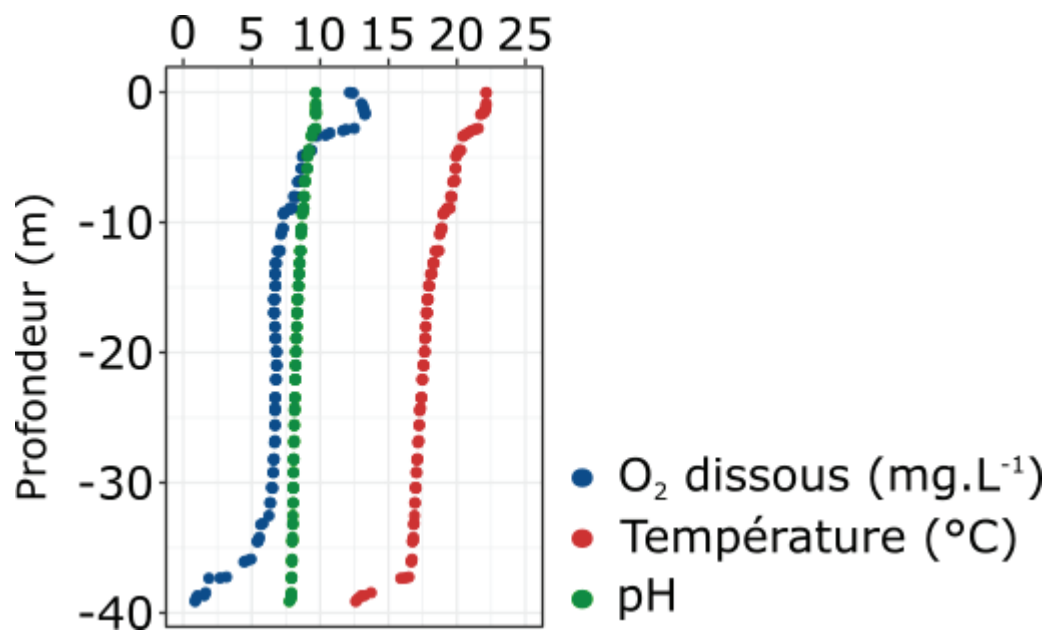


Figure 2.7 : Profil de la concentration en O₂ dissous, de la température et du pH en fonction de la profondeur à la station de prélèvement de Villerest (26 juin 2018, source : données Athos Environnement, 2018).

1.3 Grangent

La retenue de Grangent est localisée sur la Loire (45°27'N, 4°15'E) à 15 km de la ville de Saint-Etienne en amont de la retenue de Villerest et est gérée par EDF. A sa capacité maximale à 420 m d'altitude, elle possède un volume de 57,1 millions de m³ pour une aire de 390 ha, une profondeur maximale de 47,2 m et une longueur de 21 km. Son bassin versant est de 3779 km². Le barrage a été mis en service en 1957 et sert principalement à la production d'électricité. Le temps de séjour moyen de l'eau est de 14 jours. La retenue dispose d'une base de loisirs pour la pêche, la baignade ainsi qu'un port de plaisance (Agence de l'eau Loire Bretagne, 2017). Ses principaux tributaires (en plus de la Loire) sont le Lizeron, la Semène et l'Ondaine. Le marnage, dépendant du fonctionnement du barrage, est fréquent et peut être de l'ordre d'une dizaine de mètres (Figure 2.8 et Figure 2.9). Cette retenue subit également des blooms phytoplanctoniques en été (jusqu'à plus de 21 000 cellules.mL⁻¹ mesurées en juin 2016) en particulier de cyanobactéries (*Synechocystis aquatilis*, *Pseudanabaena* sp.) (Agence de l'eau Loire Bretagne, 2017).



Figure 2.8 : Carte IGN de la retenue de Grangent et point de prélèvement (source : site Géoportail)

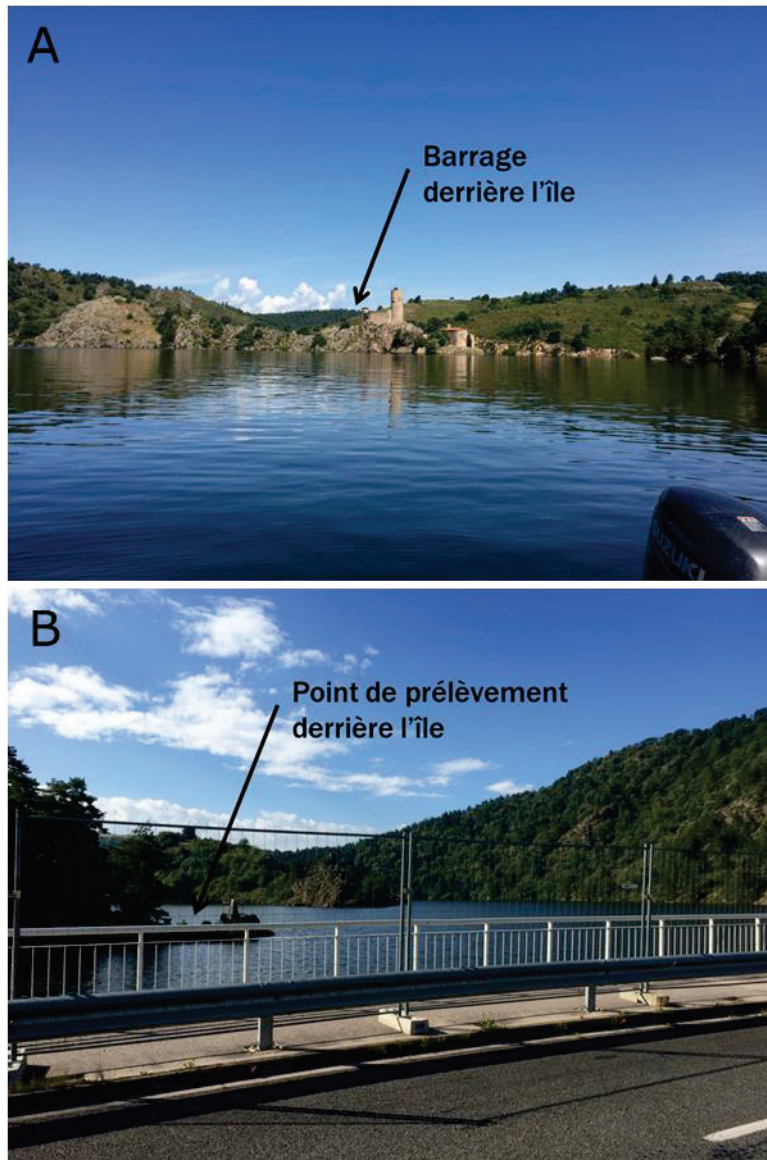


Figure 2.9 : (A) Photo prise depuis le point de prélèvement ; (B) photo prise depuis le barrage (4 juillet 2018 par Edwige Gautreau à Grangent)

Le profil en O_2 dissous à Grangent montre une anoxie en fond de retenue ($0,22 \text{ mg.L}^{-1}$ d' O_2 dissous) en juillet 2018. Le pH diminue également de 9,91 en surface à 6,93 au fond de la retenue tout comme la température, comme le montre la thermocline, qui décroît de 24°C en surface à $8,7^\circ\text{C}$ à -40 m de profondeur (Figure 2.10).

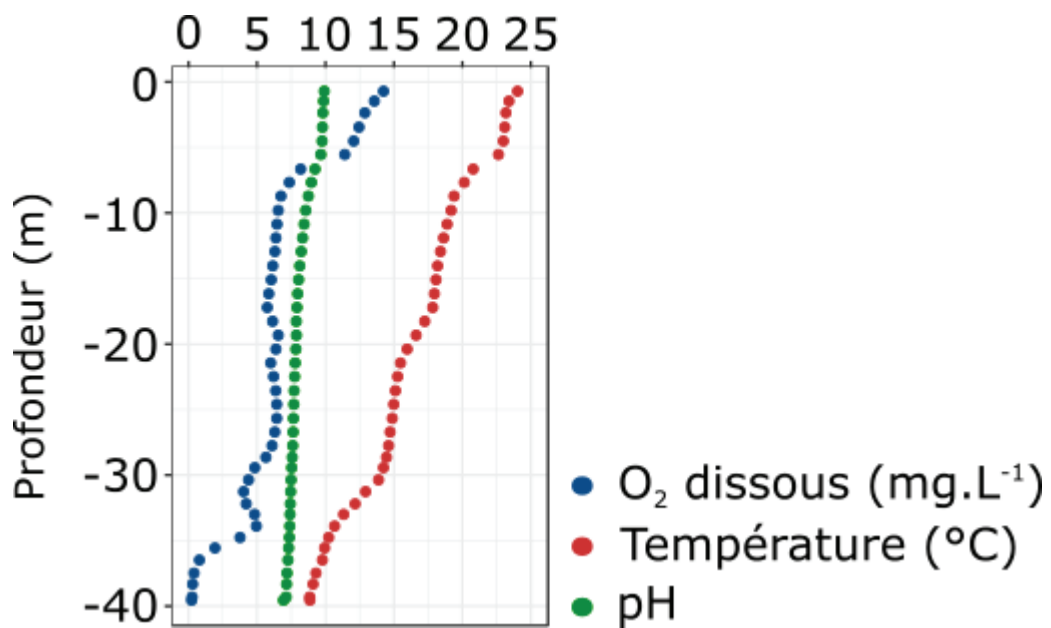


Figure 2.10 : Profil de la concentration en O₂ dissous, de la température et du pH en fonction de la profondeur à la station de prélèvement de Grangent (4 juillet 2018, source : données Athos Environnement, 2018).

2 Méthodologie

2.1 Approche de terrain

2.1.1 Prélèvement de carottes de sédiments

Le prélèvement de 3 réplicats de carottes de sédiments s'est fait à Puyalador le 6 juillet et le 12 octobre 2016 sur les trois stations A, B et C. Des carottes allant jusqu'à 64 cm ont été réalisées. La carotte la plus courte (en station B) était d'une profondeur de 10 cm. Le diamètre de la carotte est de 6 cm.

Les carottes ont ensuite été découpées sur le terrain en couches de 2 cm appelées horizons : H1 (0 à 2 cm), H2 (2 à 4 cm), H3 (4 à 6 cm), H4 (6 à 8 cm), H5 (8 à 10cm), H6 (15 à 17 cm), H7 (22 à 24 cm), H8 (34 à 36 cm), H9 (42 à 44 cm) et H10 (62 à 64 cm). Les différents horizons sédimentaires collectés ont ensuite été conservés dans des Falcons de 50 mL et stockés à 4°C (Figure 2.11)

Au laboratoire, les sédiments ont été centrifugés afin de récupérer l'eau interstitielle (300 tours par minute, 30 minutes, 4°C). Celle-ci a été filtrée à 0,2 µm et conservée à 4°C jusqu'au dosage des nutriments (Figure 2.12).



Figure 2.11 : (A) Prélèvement d'une carotte de sédiment et (B) carotte de sédiment collectées le 12 octobre 2016 à Puyvalador (photos prises par Emma Gouze)



Figure 2.12 : Falcons contenant un horizon de carotte après centrifugation avec l'eau interstitielle à la surface (photo prise par Edwige Gautreau)

2.1.2 Prélèvement de sédiment

Des sédiments ont été prélevés au centre des trois retenues, aux points de prélèvement indiqués précédemment. Les sédiments ont été collectés à l'aide d'une benne Eckman (aire d'échantillonnage 152 x 152 mm), puis stockés dans des seaux en plastique de 15 L. Ces seaux ont été congelés et conservés à -18°C au laboratoire afin de tuer la faune présente dans les sédiments. Pour chaque retenue de barrage, 7 seaux de 15 L de sédiments ont été collectés, soit 105 L de sédiments par retenue (Figure 2.13).



Figure 2.13 : Sédiments prélevés et stockés dans les seaux de 15 L le 26 juin 2018 à Grangent (photo prise par Edwige Gautreau)

2.1.3 Prélèvement de faune

Sur les sites de prélèvement des trois retenues, des prélèvements de faune ont également été effectués à l'aide d'une benne Petite Ponar (aire d'échantillonnage 152 x 152 mm). Après réalisation de 3 réplicats par station de prélèvement (uniquement station C à Puyvalador), les échantillons ont été éluutriés sur le terrain avec un tamis de 1,6 mm. La faune récupérée a été fixée dans l'alcool à 70° sur le terrain afin d'être conservée (Figure 2.14). Au laboratoire, la faune a été déterminée et comptée à la loupe binoculaire.



Figure 2.14 : Elutriation de la faune à Puyvalador le 12 octobre 2016 (photo prise par Edwige Gautreau)

Suite au tri des échantillons de faune, les communautés de macroinvertébrés benthiques retrouvées dans les sédiments des retenues étudiées sont les suivantes :

- **A Puyvalador, en station C** : la densité de larves de *Chironomus plumosus* est de 2095 individus/m² et de 18 190 vers oligochètes/m². Les Oligochètes ont été déterminés à l'espèce par Michel Lafont. Les espèces retrouvées sont principalement *Tubifex montanus* et *Limnodrilus hoffmeisteri*.
- **A Villerest** : la densité en vers oligochètes est de 2 523 individus par m². La communauté des vers oligochètes est majoritairement

constituée de *Tubificinae* avec soies capillaires immatures (environ 70%) mais on retrouve également des *Potamothis hammoniensis* et des *Limnodrilus claparedeanus*. Cette communauté a également été déterminée par Michel Lafont (Directeur de Recherche Irstea à la retraite spécialiste des oligochètes).

- **A Grangent** : la densité en vers oligochètes est de 22 285 individus par m². La communauté d'oligochètes est très largement représentée (+ de 90%) par les *Tubifex tubifex* et par quelques *Limnodrilus claparedeanus*. Ce type de communauté est plutôt typique des milieux riches en débris végétaux grossiers (Michel Lafont, com pers.).

2.1.4 Prélèvements d'eau

Pour les trois retenues, des prélèvements d'eau ont été réalisés au niveau de chacune des stations à l'aide d'une bouteille van Dorn (Van Dorn, 1956). Les prélèvements ont été faits à 1 m sous la surface et 1 m au-dessus du compartiment sédimentaire en triplicats. Ces échantillons ont été filtrés à 0,45 μm (filtre GF/F, Whatman) et conservés à 4°C jusqu'au dosage des nutriments.

Des prélèvements d'eau ont également été effectués dans les tributaires du réservoir de Puyvalador : en amont dans le Galbe et l'Aude et en aval du barrage dans l'Aude. Ces échantillons ont également été filtrés à 0,45 μm (filtre GF/F, Whatman) et conservés à 4°C jusqu'au retour au laboratoire pour analyse (Figure 2.15).



Figure 2.15 : Filtration des échantillons d'eau à 0,45 μm (filtre GF/F, Whatman) le 14 septembre 2017 à Puyvalador (photo prise par Edwige Gautreau)

2.2 Approche de laboratoire

2.2.1 Colonnes utilisées pour tester les effets de la faune et de l'oxygène sur les flux de nutriments

Des colonnes expérimentales ont été utilisées en tant que mésocosmes pour ce travail de thèse afin d'étudier les facteurs sélectionnés : l'effet de la faune et l'effet de l'oxygénation sur le relargage des nutriments du compartiment sédimentaire vers la colonne d'eau. Ces colonnes sont constituées de modules cylindriques en Plexiglas de 10 cm de haut et 10 cm de diamètre interne, donc d'un volume interne de 0,785 L. Deux modules constituent une colonne, un troisième module est ajouté au pied de celle-ci pour la maintenir debout et fermer le bas de la colonne. Un quatrième module d'une hauteur de 5 cm est ajouté pour fermer la colonne à son sommet et dispose d'une arrivée d'air en son centre pour oxygéner l'eau via un bulleur.

Pour les expérimentations en colonnes, le module du bas est rempli du sédiment étudié, celui du haut est complété par de l'eau synthétique à la chimie connue, l'interface eau/sédiment est ainsi reproduite en laboratoire. Le module du haut contenant l'eau synthétique possède deux ouvertures passe-parois à 2 et 8 cm de hauteur pour des tuyaux Tygon de 4 mm de diamètre interne. Ceux-ci permettent à une pompe péristaltique réglée à $6 \text{ mL}\cdot\text{min}^{-1}$ de faire circuler l'eau au sein de la colonne d'eau. De plus, ces ouvertures permettent d'accéder à la colonne d'eau pour faire des prélèvements d'eau (Figure 2.16). Au niveau du tuyau Tygon de sortie un capteur d' O_2 dissous est placé afin de mesurer la concentration en O_2 dissous dans l'eau (FireStingGO2, Pyrosciences) (Figure 2.17).

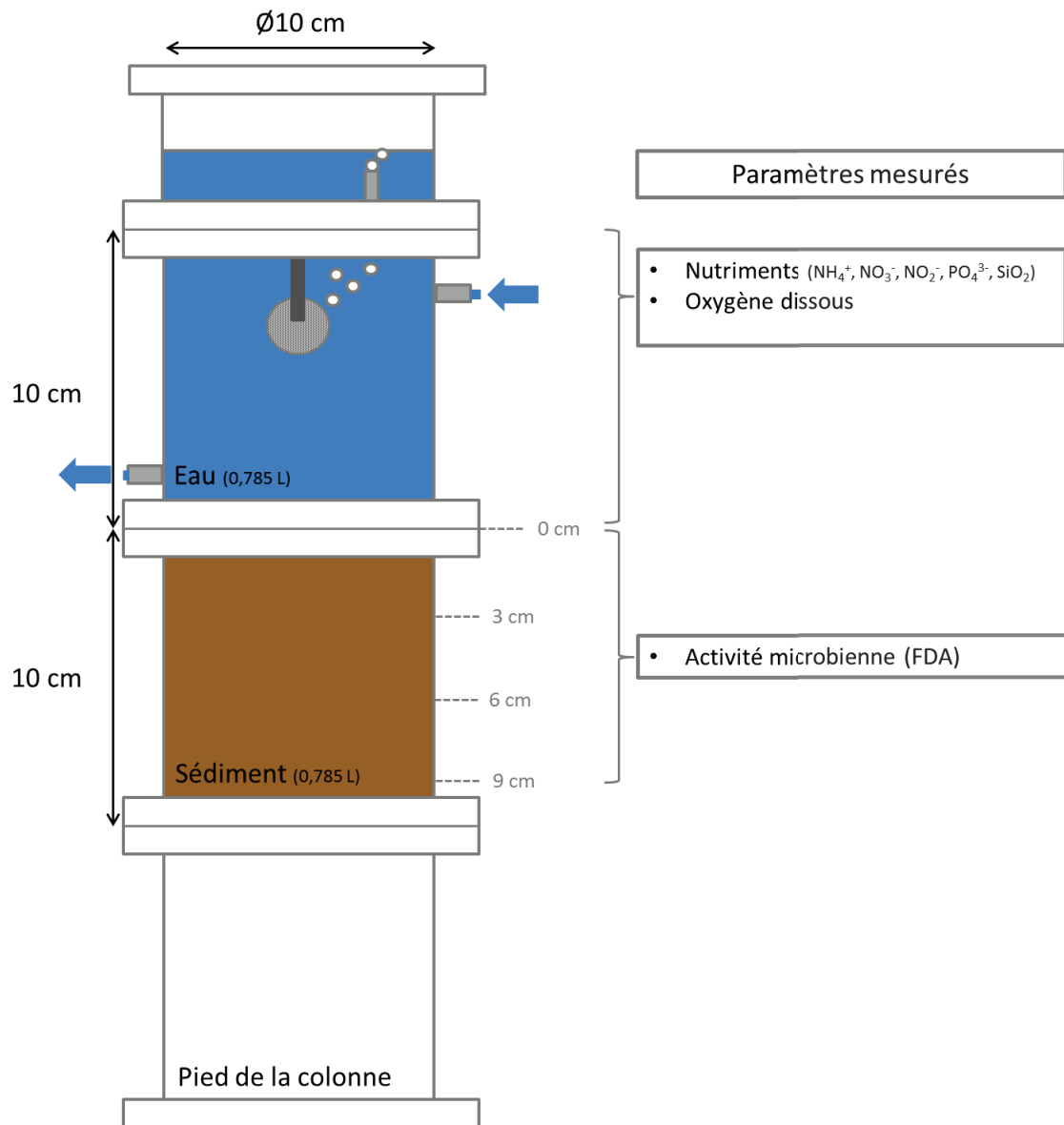


Figure 2.16 : Schéma d'une colonne expérimentale avec un module de sédiments et un module d'eau synthétique et les paramètres mesurés

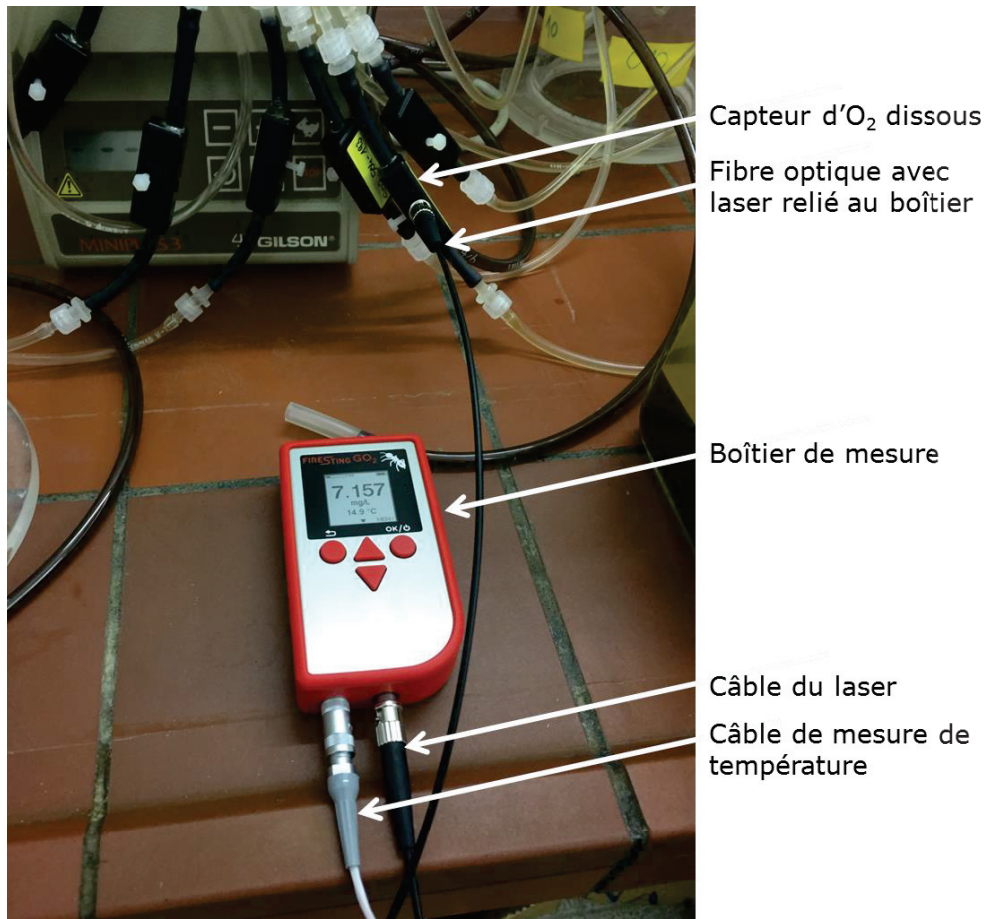


Figure 2.17 : Appareil FireStingGO2 (Pyrosciences) de mesure de l'O₂ dissous dans l'eau (photo prise par Edwige Gautreau).

Les conditions testées lors des expérimentations sont les suivantes : témoin (absence de faune et oxygénation 24H/24), oligochètes (présence de vers *Tubifex tubifex*), chironomes (présence de larve de *Chironomus plumosus*), fluctuation (oxygénation 12H/24) et anoxie (absence d'oxygénation). Pour chaque condition testée, trois colonnes ont été mises en place afin d'obtenir des triplicats, pour un total de 45 colonnes.

Afin de préparer les colonnes expérimentales, les sédiments sont décongelés en chambre climatique à 15°C et à l'obscurité pendant 14 jours. Un inoculum de sédiment non congelé est ajouté pour venir reconstituer la communauté microbienne (Figure 2.18).



Figure 2.18 : Sédiments décongelés en chambre climatique (photo prise par Edwige Gautreau)

Les colonnes sont montées et le module du bas est rempli de sédiment (0,785 L), puis celui du haut est à son tour complété avec de l'eau synthétique (0,785 L). Pour chaque colonne, le bulleur et la pompe péristaltique sont mis en place pendant 14 jours afin de procéder à la stabilisation de la communauté microbienne du mésocosme. Suite à cela, la faune est ajoutée aux colonnes des traitements Oligochètes et Chironomes. Pour le traitement fluctuation, le bulleur est réglé sur un programmateur et pour le traitement anoxie, l'arrivée d'air par le bulleur est coupée et la colonne est fermée hermétiquement (Figure 2.19 et Figure 2.20).

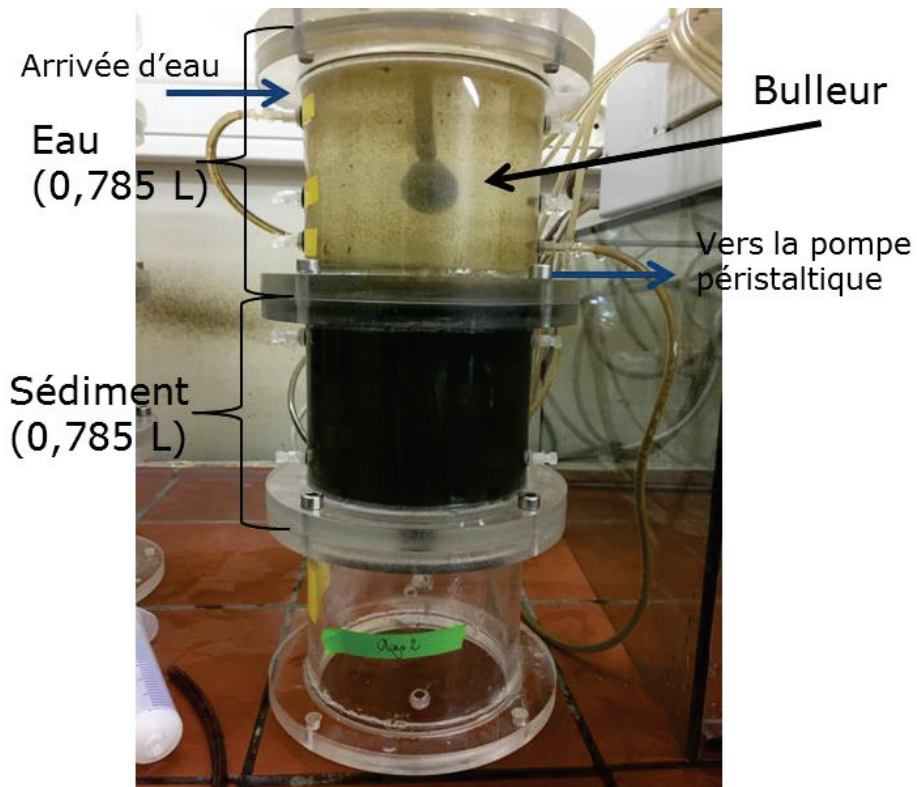


Figure 2.19 : Colonne utilisée pour tester les effets faune et oxygénation (ici sédiments de Villerest, traitement Oligochètes, photo prise par Edwige Gautreau)

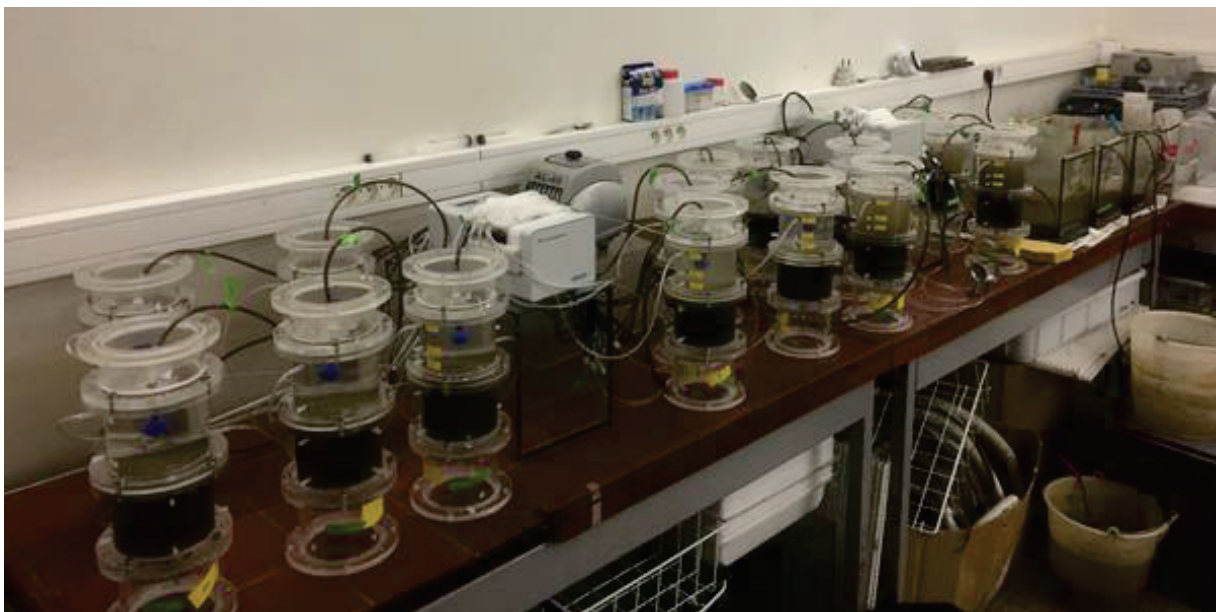


Figure 2.20 : Ensemble des 15 colonnes utilisées pour un type de sédiment (ici Villerest) en conditions contrôlées (photo prise par Edwige Gautreau)

Les paramètres mesurés dans la colonne d'eau durant l'expérimentation sont la concentration en nutriments et l' O_2 dissous. Des prélèvements de 30 mL d'eau de colonne sont effectués au jour 0 (état initial avant le début des

traitements) et aux jours 3, 6, 8, 10, 13 et 15 afin de mesurer les concentrations en nutriments (Figure 2.21). L'eau est filtrée à 0,45 μm (filtre GF/F Whatman) et conservée à 4°C avant analyse. Lors de chaque prélèvement, 30 mL d'eau synthétique sont ajoutés afin de compléter le volume manquant. Des mesures de la concentration en O₂ dissous sont également effectuées la veille du début des traitements afin de vérifier que les communautés microbiennes des colonnes sont stabilisées. Les mesures de concentrations d'O₂ dissous suivantes ont été faites aux jours 2, 7 et 14 après le début des traitements.

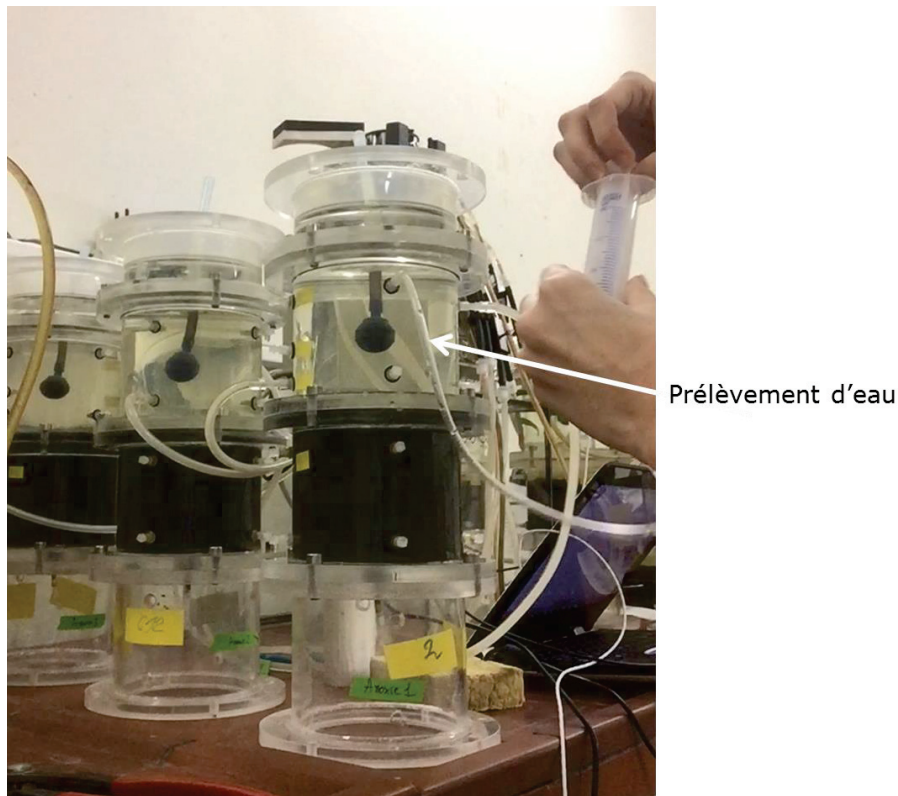


Figure 2.21 : Prélèvement de 30 mL d'eau de colonne par le passe-paroi à 8 cm au-dessus de l'interface eau/sédiment (ici, sédiments de Villerest, photo prise par Edwige Gautreau)

Après 15 jours de traitement, les colonnes sont démontées : l'eau de chaque colonne est filtrée à 0,45 μm (filtre GF/F Whatman) et conservée à 4°C et les sédiments frais sont collectés par carottage (tubes de 1 cm de diamètre) au centre du module. Cette carotte est ensuite découpée en trois horizons : 0-3 cm, 3-6 cm et 6-9 cm de profondeur. Les sédiments collectés servent pour les mesures de l'activité microbienne par hydrolyse du FDA (fluorescein diacetate). Les sédiments restant dans la colonne sont tamisés à 1,6 mm afin de récupérer la faune et la compter.

2.2.2 Faune utilisée pour les expérimentations

2.2.2.1 *Chironomus plumosus*

Chironomus plumosus est un holométabole de l'Ordre des Diptères, faisant partie du genre ubiquiste *Chironomus*. Les larves de *Chironomus* sont prédominantes dans les sédiments de lacs riches en nutriments. Le cycle de vie de *C. plumosus* se divise en plusieurs stades : œufs, quatre stades larvaires et nymphe qui vivent en milieu aquatique et adulte qui vit en milieu terrestre (Figure 2.22 et Figure 2.23). Les œufs sont pondus dans des masses de quelques millimètres. On peut trouver entre 100 et 200 œufs dans chacune de ces masses. Les formes larvaires peuvent se distinguer les unes des autres. Au premier stade, la larve est incolore, au deuxième stade, elle prend une couleur rose pâle, puis rouge clair au troisième stade. Au quatrième et dernier stade, la larve prend un couleur rouge qui s'accroît jusqu'au rouge foncé lorsqu'elle est prête à émerger (Hilsenhoff, 1966). Les larves vivent dans les sédiments où elles construisent des tubes en U de 5 à 20 cm de profondeur (Brennan et McLachlan, 1979) (Figure 2.24 et Figure 2.25). *C. plumosus* participe à la bioirrigation des sédiments par son action de pompage d'eau par des ondulations (Walshe, 1950). Pour faire circuler l'eau, les *C. plumosus* peuvent construire des cheminées d'environ 2 millimètres à l'entrée de leur tube afin de pouvoir pomper l'eau se situant au-dessus de la zone faiblement oxygénée (Murniati et al., 2017). Ces cheminées avaient déjà été observées chez l'espèce *Chironomus riparius* en cas de conditions hypoxiques (Stief et al., 2005). En cas de faible oxygénation, *C. plumosus* a une stratégie de survie visant à s'immobiliser et en utiliser l'O₂ stocké dans son hémoglobine, permettant de survivre jusqu'à 9 minutes à des conditions anoxiques (Walshe, 1950).

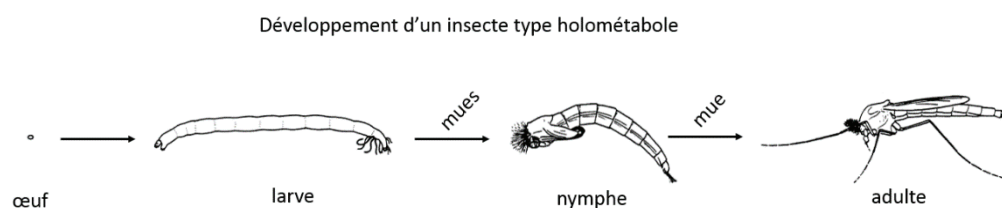


Figure 2.22 : Schéma simplifié du développement d'un insecte de type holométabole comme *C. plumosus* (d'après Hershey et Lamberti, 2001). Les insectes holométaboles ont une métamorphose complète. Ils possèdent plusieurs stades larvaires et les caractéristiques du stade adulte ne peuvent se développer qu'après le stade nymphal où de nombreuses restructurations anatomiques et physiologiques ont lieu.

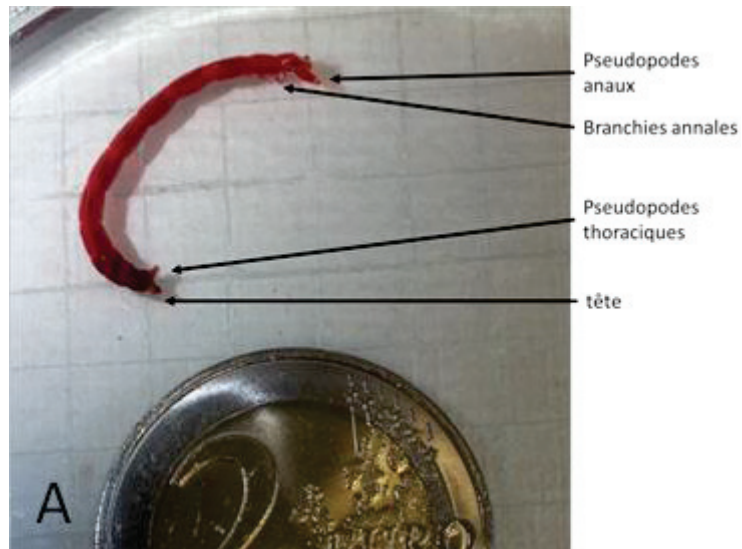


Figure 2.23 : Photo d'une larve de *Chironomus plumosus* en stade 4 (photo prise par Edwige Gautreau)

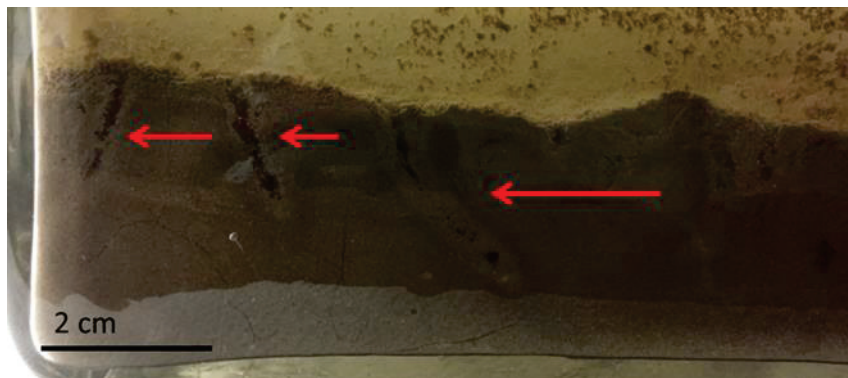


Figure 2.24 : Photo des tubes en U creusés par les *Chironomus plumosus* dans des sédiments en aquarium (photo prise par Edwige Gautreau)



Figure 2.25 : Photo des *Chironomus plumosus* dans le sédiment de Puyvalador, flèches rouges : intérieur des tubes oxydés, flèche bleue : *C. plumosus* (photo prise par Edwige Gautreau)

Par bioirrigation, les conditions redox des sédiments constituant le tube sont modifiées par l'apport d'O₂ et les solutés contenus dans l'eau interstitielle sont exportés vers la colonne d'eau (Lewandowski et al., 2007). Les *C. plumosus* peuvent ainsi augmenter la surface de l'interface eau/sédiment au fond de la retenue (Lewandowski et Hupfer, 2005). Lewandowski et Hupfer (2005) montrent également que l'O₂ apporté dans les tubes des Chironomes diminue le relargage de P à l'interface eau/sédiment et stimule l'activité microbienne. Les sédiments riches en fer permettent une absorption du P qui précipite sous forme de Fe₃HPO₄ en présence d'O₂ ce qui diminue les relargages de P. Cependant, les auteurs suggèrent également que des sédiments pauvres en fer seraient insuffisants pour absorber une partie du P, l'activité des Chironomes causant ainsi un relargage de P dans la colonne d'eau.

Les larves du genre *Chironomus* ont également une influence sur le cycle de l'azote. En effet, l'activité de bioturbation de la larve de *Chironomus riparius* entraîne une augmentation de la disponibilité de l'O₂ et du NO₃⁻ dans les sédiments et un relargage de NH₄⁺ des sédiments vers la colonne d'eau (Pelegri et Blackburn, 1996 ; Stief et De Beer, 2006).

2.2.2.2 Oligochètes

Les Oligochètes sont des vers ronds Annélides. Ils sont caractérisés par deux paires de faisceaux de soies : une latéro-dorsale et une latéro-ventrale. En fonction des familles, la durée de vie peut varier entre quelques semaines à quelques mois, même quelques années pour certains *Tubificidae*. Le cycle de vie est lui aussi variable allant d'une à deux années en fonction des familles. Ces vers constituent une source de nourriture pour les macro-invertébrés et les poissons (alevins et juvéniles). Dans les milieux à fortes concentrations en matière organique, les individus de l'espèce *Tubifex tubifex* peuvent se concentrer par plusieurs centaines sur quelques centimètres carrés (Tachet et al., 2000). Les oligochètes comme *Tubifex tubifex* peuvent faire des galeries allant jusqu'à plus de 35 cm de profondeur mais 95% de celles-ci se situent dans les 16 premiers centimètres. Ils se nourrissent en profondeur (entre 2 et 7 cm d'après Davis (1974) et entre 6 et 9 cm d'après Fisher et al. (1980) et éjectent le sédiment au niveau de l'interface eau/sédiment sous forme de pelotes fécales (Davis, 1974; Robbins et al., 1979). Ces convoyeurs vers le haut (voir Figure 1.7-B) vivent la « tête en bas » et contribuent à déplacer de grands volumes de sédiments. Le taux de remaniement de particules par individu a été estimé à environ $59,7 \times 10^{-5} \text{ cm}^3/\text{heure}$ (Fisher et al., 1980). Dans les milieux faiblement oxygénés, les *Tubifex* sortent leur partie postérieure dans la colonne d'eau qu'ils laissent librement onduler alors qu'ils se rétractent dans leurs galeries, en condition oxique (Alsterberg, 1922; Dausend, 1931; Fox et Taylor, 1955 in Famme et Knudsen, 1985) (Figure 2.26 et Figure 2.27). Les *Tubifex* semblent détecter les gradients d'O₂ et sont attirés par les conditions les plus anoxiques. En cas d'augmentation du taux d'O₂ ou de stress physiques, les vers se regroupent en boule compacte car cette technique permettrait de diminuer l'O₂ au sein de celle-ci (Famme et Knudsen, 1985; Palmer, 1968) (Figure 2.28). Une autre espèce d'Oligochètes, polluo-tolérante et vivant en milieu eutrophe, est la plus commune et abondante au monde : *Limnodrilus hoffmeisteri* (Kennedy, 1966 in Fischer et Beeton, 1975). L'espèce *Limnodrilus hoffmeisteri* est retrouvée de manière plus fréquente que *Tubifex tubifex* dans des sédiments grossiers. En effet, *Tubifex tubifex* serait moins adapté à l'ingestion de sédiments grossiers (plus de 63 µm) que *Limnodrilus hoffmeisteri* (Mermillod-Blondin et al., 2005). En ce qui concerne les flux d'eau et de solutés, les vers tubificidés augmentent les apports d'O₂ et des autres accepteurs d'électrons comme le NO₃⁻ ou les sulfates (SO₄²⁻) dans les sédiments. Cette augmentation de l'O₂ dissous entraîne un développement bactériologique plus important dans les zones de bioturbation et une augmentation de la respiration microbienne (consommation en O₂). Cet apport d'O₂ réduit également la proportion de bactéries anaérobies strictes telles que les bactéries sulfato-réductrices (Mermillod-Blondin et al., 2005).



Figure 2.26 : Oligochètes en aquarium (photo prise par Edwige Gautreau)



Figure 2.27 : Oligochètes lors de leur introduction en colonne (photo prise par Edwige Gautreau)

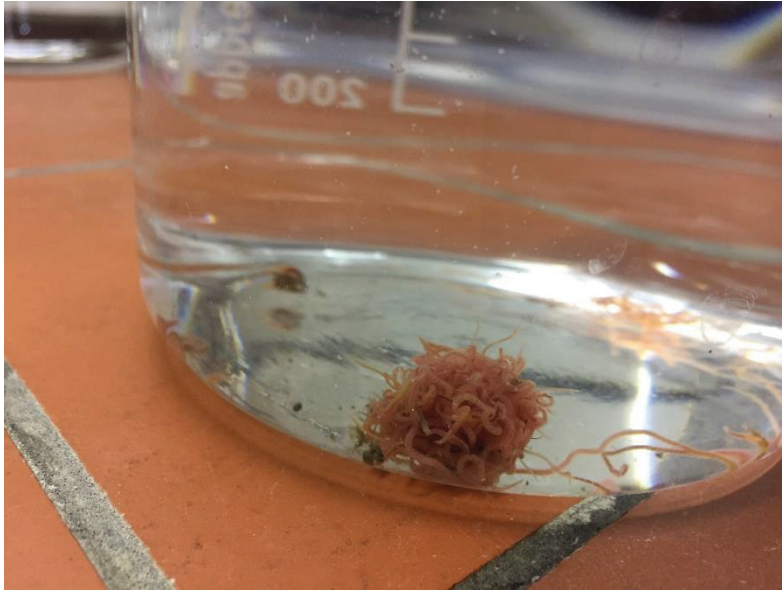


Figure 2.28 : 150 oligochètes compactés en boule dans un bécher d'1L (photo prise par Edwige Gautreau)

2.2.3 Algues utilisées pour les expérimentations

2.2.3.1 *Pseudokirchneriella subcapitata*

L'algue sélectionnée pour les essais est *Pseudokirchneriella subcapitata* que l'on peut aussi retrouver sous les noms de *Selenastrum capricornutum* et *Rhapidocelis subcapitata* (Figure 2.29). Cette espèce fait partie des organismes modèles pour des tests de croissance ou d'inhibition (Organisation for Economic Cooperation and Development, 1984; US Environmental Protection Agency, 1996). De plus, cette algue verte était présente dans l'algothèque de l'École Nationale des Travaux Publics de l'Etat (ENTPE) où se sont déroulées les expérimentations sur les algues.

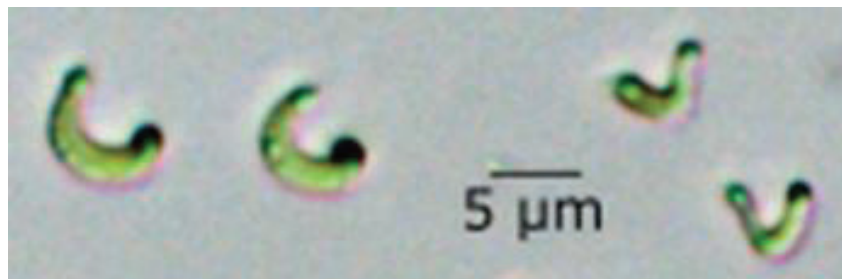


Figure 2.29 : *Pseudokirchneriella subcapitata* au microscope (photo prise par Antoine Gosset)

2.2.3.2 Culture des algues

Le choix du milieu de culture s'est porté sur le milieu Chu #10 (Andersen, 2005; Chu, 1942) car il s'agit d'un milieu simple sans trace de chélateurs, vitamines et métaux traces (excepté le fer) et contenant du SiO₂. Ce milieu peut donc être utilisé comme milieu de bioessai constituant un témoin positif pour les expérimentations. De plus, ce milieu de culture est moins riche que le milieu de culture Afnor (NF EN ISO 8692, 2012), utilisé habituellement pour cultiver les algues à l'ENTPE, et constitue donc un milieu nutritif plus proche des conditions rencontrées en eaux lacustres (Chu, 1942).

La composition du milieu de culture Chu est présentée dans le tableau suivant (Tableau 2.1) :

Tableau 2.1 : Composition du milieu de culture Chu

| Composition du milieu Chu | Concentration (mg.L ⁻¹) |
|---------------------------------------|-------------------------------------|
| Ca(NO ₃) ₂ | 40 |
| K ₂ HPO ₄ | 5 |
| MgSO ₄ , 7H ₂ O | 25 |
| Na ₂ CO ₃ | 20 |
| Na ₂ SiO ₃ | 25 |
| FeCl ₃ | 0,8 |

Les cultures d'algues en routine sont effectuées dans des erlenmeyers de 500 mL contenant environ 200 mL de milieu de culture Chu. Les erlenmeyers sont placés dans une enceinte climatique à 21°C sur un plateau d'agitation avec un éclairage de 16h et 8h d'obscurité. Les erlenmeyers sont isolés des contaminations extérieures par un bouchon de coton cardé laissant passer l'air (Figure 2.30).

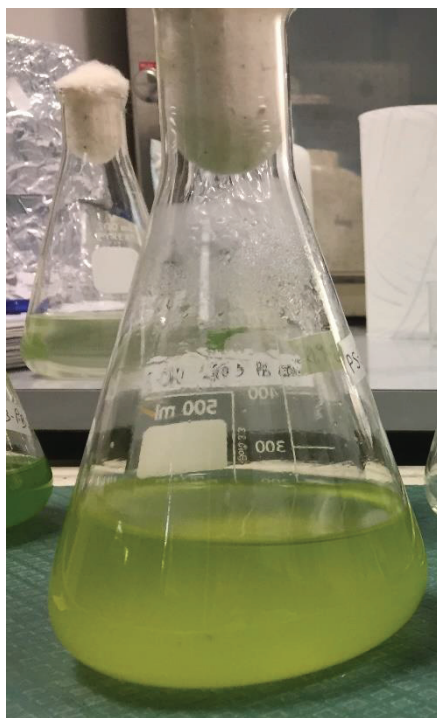


Figure 2.30 : Culture de *Pseudokirchneriella subcapitata* en milieu Chu (photo prise par Edwige Gautreau)

Des bioessais sont effectués afin d'évaluer la croissance des algues dans l'eau provenant des colonnes expérimentales suite aux expérimentations sur le relargage de nutriments du compartiment sédimentaire vers la colonne d'eau en fonction des traitements d'oxygénation (i.e. aérobie, fluctuation et anoxie). Les bioessais sont effectués dans des erlenmeyers en Nalgene de 120 mL contenant 30 mL du milieu d'essai. Les bioessais sont réalisés en enceinte climatique, dans les mêmes conditions que celles citées précédemment. L'inoculum de départ est de 10^6 cell.mL⁻¹. Les erlenmeyers sont placés dans une enceinte climatique à 21°C sur un plateau d'agitation et sont également pourvus d'un bouchon en coton cardé (Figure 2.31).

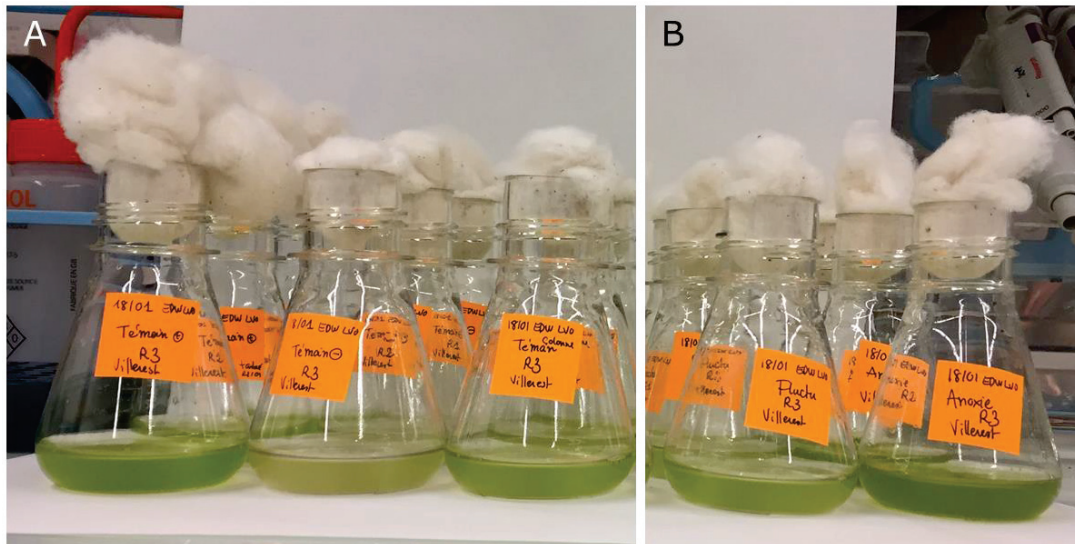


Figure 2.31 : Bioessais témoin positif (milieu Chu), témoin négatif (eau synthétique), milieu aérobic (A) et des milieux fluctuation et anoxie (B) (photo prise par Edwige Gautreau)

Toutes les préparations des cultures et des bioessais sont effectuées sous hotte afin d'éviter toute contamination extérieure.

Les milieux pour les bioessais sont issus des eaux des colonnes expérimentales utilisées pour tester les effets de l'oxygénation et filtrées sur les trois sédiments et conservées en fin d'expérimentation. Des milieux d'essais sont les suivants : milieu témoin positif (Chu), milieu témoin négatif (eau synthétique), milieu issu du traitement aérobic, milieu issu du traitement fluctuation et milieu issu du traitement anoxie. Les milieux témoin positif sont utilisés afin de contrôler le bon état physiologique de l'inoculum lors des bioessais.

Chaque bioessai témoin a été fait en triplicats.

La durée des essais a été fixée à 7 jours sur la base d'essais préliminaires. Cette durée permet, en toute théorie, d'intégrer la phase exponentielle de croissance qui a lieu entre le troisième et le quatrième jour d'essai. Sa durée est limitée à 7 jours car au-delà de cette durée le déclin des cellules commence à être observé. Des échantillons de 1 mL de milieu sont prélevés aux jours 4, 5, 6 et 7 des bioessais et conservés en plaque multi-puits à l'aide de glutaraldehyde (0.25% du volume final de l'échantillon) et de pluronic (0.01% du volume final de l'échantillon) à 4°C avant analyse par cytométrie de flux. Les résultats sont exprimés en nombre de cellules.mL⁻¹.

3. Partie 3 : Le sédiment de la retenue de Puyvalador (Aude, Pyrénées Orientales) : puits et source de nutriments. Estimation des stocks et des flux diffusifs de nutriments vers la colonne d'eau. Première comparaison avec les flux allochtones des tributaires.

Résumé

Comme indiqué dans la Partie « Objectifs de la thèse et hypothèses de travail », la retenue sélectionnée pour cette étude est celle de Puyvalador dans les Pyrénées-Orientales (66), alimentée par les tributaires qui sont l'Aude et le Galbe. Pour rappel, l'hypothèse de cette étude était que les concentrations en nutriments devraient être plus élevées dans la zone où s'accumulent les sédiments fins de la retenue. Aussi, les dépôts de sédiments fins seraient les plus importants dans la zone la moins moins perturbée hydrologiquement par les deux tributaires. Les stocks de nutriments dans les sédiments fins devant déterminer les flux de nutriments vers la colonne d'eau, la zone d'accumulation de sédiments fins devrait contribuer beaucoup plus à l'enrichissement en nutriments de la colonne d'eau que les autres zones (Figure 3.1).

Par un travail sur le terrain, via le prélèvement de carottes de sédiments, d'eau interstitielle et d'eau de surface réalisées à deux dates (juillet et octobre 2017), des mesures de concentration en nutriments ont été effectuées et comparées en fonction du positionnement des stations de prélèvements au sein de la retenue (3 stations, 1 station centrale – C – et 2 stations – A et B- chacune répartie à l'aval d'un des deux tributaires). En lien avec ce positionnement, il a été émis l'hypothèse que la station C au centre de la retenue devait être caractérisée par les plus fortes accumulations de sédiments fins et de nutriments, contribuant plus que les autres stations aux flux de nutriments estimés des sédiments vers la colonne d'eau.

Les résultats obtenus ont permis de valider cette hypothèse. En effet, les sédiments de la station C présentent la plus grande proportion de particules fines (80% de sédiments < 0,63 μm contre 52% et 43% de sédiments fins aux deux autres stations pour la campagne de juillet). Ces mêmes sédiments relarguent le plus de nutriments d'après les estimations réalisées à l'aide de la loi de Fick : 0,27 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ de N inorganique dissous au mois de juillet et 0,16 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ de N inorganique dissous au mois d'octobre. En comparaison, les résultats sont de 0,05 et 0,12 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ de N inorganique dissous en juillet et de 0,02 et 0,08 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ en octobre pour les stations A et B, respectivement. Pour les diffusions moléculaires de P inorganique dissous, les résultats montrent également que les sédiments de la station C relarguent jusqu'à 10 fois plus de P-PO_4^{3-} que les sédiments des deux autres stations en juillet comme en octobre. L'hypothèse testée a donc été validée par cette étude : les sédiments situés au centre de la retenue sont bien ceux constitués de la granulométrie la plus fine et relargant le plus de nutriments via la diffusion moléculaire. Les autres stations influencées par l'hydrodynamisme des deux tributaires sont caractérisées par des sédiments plus grossiers et moins chargés en nutriments.

Ces résultats de relargages en nutriments des sédiments ont également été comparés aux flux de nutriments provenant des tributaires alimentant la retenue. Les estimations ont montré que les tributaires contribuaient beaucoup plus aux apports de nutriments ($6,75 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ et $3,57 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ de N inorganique dissous et $0,24$ et $0,08 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ de P-PO_4^{3-} pour l'Aude et le Galbe, respectivement) que le compartiment sédimentaire (au maximum $0,27 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ de N inorganique dissous et $0,02 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ de P-PO_4^{3-}).

Cette étude laisse à penser que le compartiment sédimentaire ne contribue que très peu aux apports en nutriments et que seuls les tributaires doivent être pris en compte. Cependant, comme le montrent les limites de notre étude, certains éléments n'ont pas pu être pris en compte sur le terrain, notamment l'activité de la faune benthique, particulièrement présente à Puyvalador et l'effet de l'oxygénation à l'interface eau/sédiment.

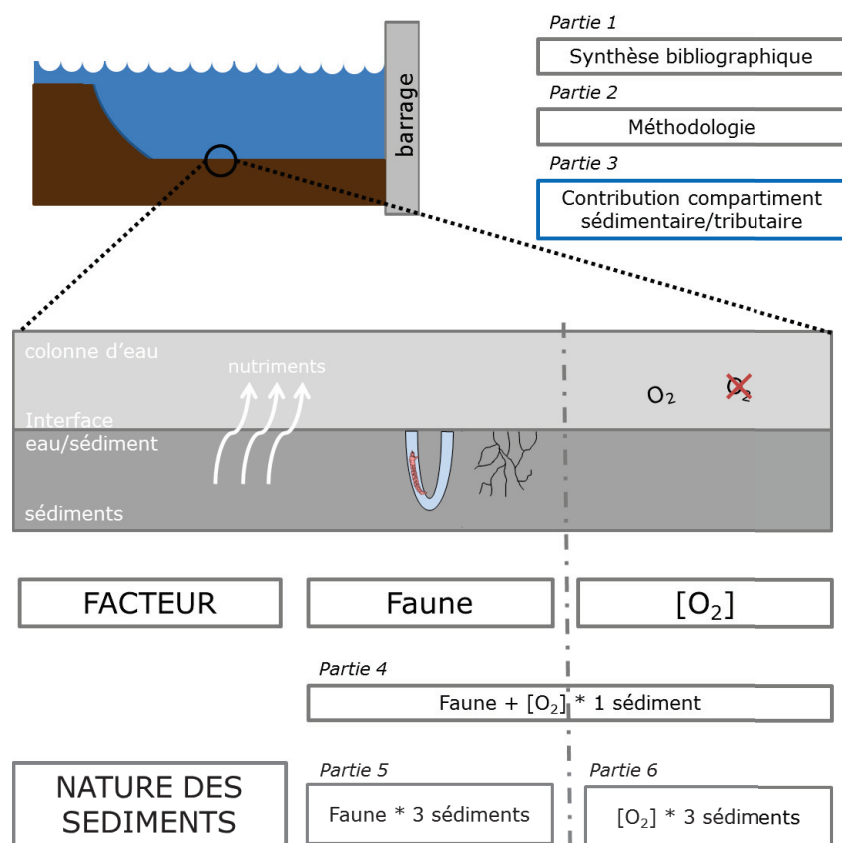


Figure 3.1 : Rappel du schéma synthétisant l'articulation des différentes parties de la thèse

ARTICLE 1 : Le sédiment de la retenue de Puyvalador (Aude, Pyrénées Orientales) : puits et source de nutriments. Estimation des stocks et des flux diffusifs de nutriments vers la colonne d'eau. Première comparaison avec les flux allochtones des tributaires.

Edwige Gautreau^{1,2}, Laurence Volatier¹, Géraldine Nogaro², Emma Gouze², Florian Mermillod-Blondin¹

¹Université de Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS, ENTPE, UMR5023, Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, 69622 Villeurbanne, France

²EDF R&D, Laboratoire National d'Hydraulique et Environnement, 6 quai Watier, BP49, 78401 Chatou, France

A destination de la Houille blanche

1. Introduction

Les retenues de barrages font face à des problèmes d'eutrophisation (Galloway et al., 2004; Smith, 2003; Vitousek et al., 1997). La définition donnée de l'eutrophisation anthropique dans le Rapport d'expertise scientifique collective (ESCO) sur l'eutrophisation est la suivante « Syndrome d'un écosystème aquatique associé à la surproduction de matières organiques induit par des apports anthropiques en phosphore et en azote. » (Pinay et al., 2018). Les apports en nutriments dans les retenues de barrage vont avoir deux origines : une origine externe via les apports provenant des tributaires et une origine interne provenant des stocks de nutriments accumulés au fond des retenues. En effet, le compartiment sédimentaire est le réceptacle de la matière organique (MO) provenant du bassin versant et de la colonne d'eau (Fitzgerald et Gardner, 1993) et va venir constituer un stock dans le compartiment sédimentaire où la MO va se minéraliser sous forme de nutriments.

Dans ce contexte d'eutrophisation des retenues, les sédiments servent de source comme de puits aux nutriments. En fonction de leurs positionnements dans la retenue, les sédiments accumulés au fond ne vont pas présenter les mêmes caractéristiques en termes de granulométrie et de charge en nutriments (Kimmel et Groeger, 1984; Thornton et al., 1981). Ainsi, ils ne devraient pas contribuer de manière équivalente à l'eutrophisation de la retenue et aux développements de blooms algaux.

Cependant, ces apports internes, et plus particulièrement leur variabilité spatiale et temporelle, sont moins pris en compte que les apports externes dans les processus d'eutrophisation (Søndergaard et al., 2003). En effet, la topographie de la retenue ainsi que l'impact hydro-sédimentaire lié à la présence de tributaires devraient déterminer la distribution spatiale des sédiments déposés en fond de retenue. Le compartiment sédimentaire dans l'apport en nutriments peut se révéler important. Les apports de P provenant des sédiments dans un lac de faible profondeur peuvent être jusqu'à 60 % plus élevés que les apports externes (Goda et Matsuoka, 1986; Havens et al., 2001). De plus, la concentration en éléments tels que le fer (Fe) peut être déterminante dans les processus d'adsorption et de relargage des phosphates ($P-PO_4^{3-}$) (Søndergaard et al., 1990, 2003 ; Einsele, 1936 ; Mortimer, 1941 *in* Gächter et Meyer, 1993 ; Gunnars et Blomqvist, 1997). De même, la concentration en nutriments dans le stock sédimentaire devrait être affectée par les épisodes de dépôts phytoplanctoniques survenant après les blooms algaux (Conley et Johnstone, 1995).

Déterminer la variabilité spatiale et temporelle des stocks de nutriments contenus dans le compartiment sédimentaire de retenues est un enjeu en termes de compréhension du fonctionnement des retenues et de leur gestion. Cette étude s'inscrit ainsi dans le contexte de l'atteinte de la bonne qualité chimique et

écologique des masses d'eau, un enjeu de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) face à l'eutrophisation.

Les questions sont les suivantes :1) Est-ce que les stocks en nutriments dans les sédiments déposés au fond de la retenue dépendent de leur position par rapport au barrage et aux tributaires ? 2) Existe-t-il une variabilité temporelle des stocks en nutriments dans les sédiments liés aux blooms algaux ? 3) Quelle est la part du compartiment sédimentaire sur les flux de nutriments dans la retenue en comparaison avec les flux provenant des tributaires ?

Pour répondre à ces questions, la variabilité spatiale du compartiment sédimentaire a été caractérisée en sélectionnant des stations en fonction de leur position par rapport au barrage et aux tributaires et en mesurant les stocks de nutriments. La variabilité temporelle a été évaluée en sélectionnant deux dates de prélèvements pré- et post-blooms et en mesurant les stocks de nutriments. A partir de ces données obtenues par les prélèvements de sédiments, la contribution du compartiment sédimentaire en nutriments par diffusion moléculaire a été estimée en utilisant la loi de Fick. Les contributions en nutriments par les tributaires affluents sont quant à eux, estimés à partir des mesures continues de débits et de mesures ponctuelles de concentrations en nutriments. Ces deux contributions en nutriments (compartiment sédimentaire et tributaires) ont ensuite été comparées.

2. Matériels et méthodes

2.1. Présentation du site d'étude : la retenue Puyvalador et son bassin versant

La retenue de barrage de Puyvalador (42°38'N, 2°07'E), située à 1421 mètres d'altitude, possède une surface de 90 hectares et un volume moyen de 10,1 millions de m³ à son niveau d'exploitation (Figure 3.2). En capacité maximale, la profondeur est de 21 m et le temps moyen de résidence hydraulique est de 40 jours. Cette retenue est localisée sur le plateau du Capcir, le plus haut plateau des Pyrénées, près des villes de Formiguères, Réal et Puyvalador dans le département des Pyrénées-Orientales (66) (Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse, 2015). Cette retenue fait partie d'un complexe de retenues exploitées par Electricité de France (EDF) où l'eau est utilisée à la centrale de Nentilla pour la production électrique, la retenue en amont est celle de Matemale. La retenue est alimentée par deux tributaires : l'Aude au Sud et le Galbe à l'Ouest. Le barrage se situe sur la partie Nord du réservoir sur l'Aude et est en exploitation depuis 1932. Cette retenue est considérée comme eutrophe selon les critères de la Directive Cadre sur l'Eau (Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse, 2015).



Figure 3.2 : Carte IGN du site d'étude sur la retenue de Puyvalador (66) (source : site Géoportail)

2.2. Suivi saisonnier de la retenue et de ses tributaires

La côte de la retenue est mesurée chaque jour par Electricité de France – Division Technique Générale (EDF-DTG). Le débit des tributaires est mesuré sur le Galbe au niveau du Pont de Molines et sur l'Aude, en aval de la retenue de Matemale à l'entrée de la retenue de Puyvalador. La bathymétrie de la retenue a été réalisée en mai 2011 par EDF-DTG à la côte de 1411 m (Figure 3.3 et Figure 3.4).

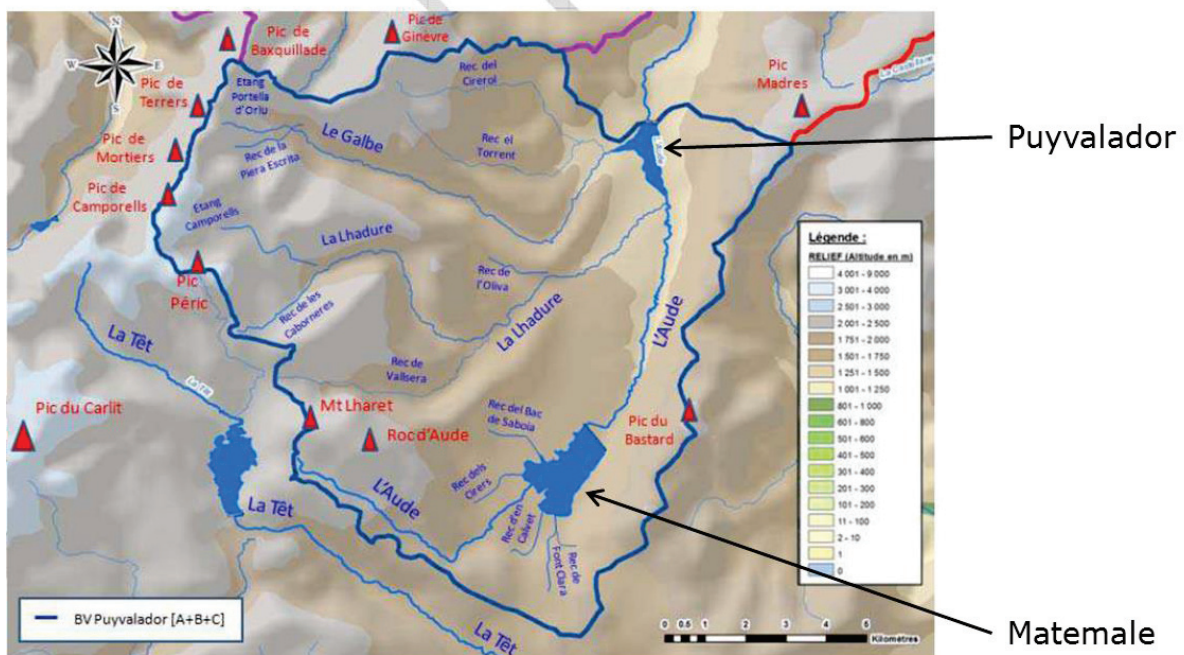


Figure 3.3 : Système hydrographique en amont du barrage de Puyvalador (source : EDF-DTG)

Les concentrations en ammonium (NH_4^+), nitrates (NO_3^-) et phosphates (PO_4^{3-}) dans les tributaires à l'étiage, et dans la retenue à la station centrale C (à la surface, à 1 m de profondeur, et au fond, à 1 m au-dessus des sédiments), sont mesurées toutes les 2 semaines, de juin à octobre 2016.

En lien avec nos échantillonnages, la retenue a été suivie du 23 juin au 26 octobre 2016 au niveau de la zone la plus profonde (Figure 3.4) de la retenue, appelé station C. Deux sondes YSI EXO 1 sont positionnées en surface et au fond de la station C : elles mesurent l'oxygène dissous (en mg.L^{-1} et la saturation en %), la température ($^{\circ}\text{C}$) et la concentration en chlorophylle-a (en $\mu\text{g.L}^{-1}$) toutes les heures, du 23 juin au 26 octobre 2016. Cependant, la sonde située au fond de la retenue n'a pas acquis de données entre le 6 juillet et le 2 août et entre le 2 et 6 octobre 2016.

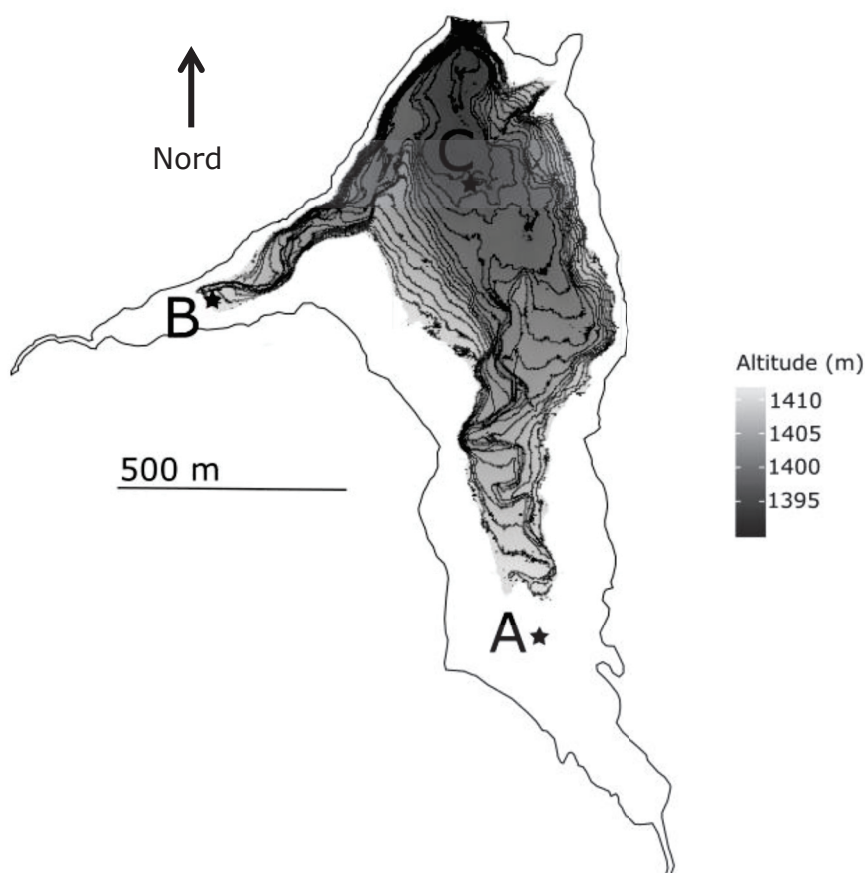


Figure 3.4 : Carte bathymétrique de Puyvalador (mesure réalisée en mai 2011 à la côte de 1 411 m), courbes bathymétriques tracées tous les mètres. La station A est en dehors de la zone de mesure de la bathymétrie (source : EDF-DTG).

2.3. Echantillonnage, conditionnement et analyses sur le sédiment

Trois stations ont été sélectionnées en fonction de leurs positions au sein de la retenue et par rapport aux tributaires. La station A se situe à proximité de l'arrivée de l'Aude, la station B à proximité de l'arrivée du Galbe et la station C en position centrale, dans la zone la plus profonde de la retenue (Figure 3.2 et Figure 3.4).

Les prélèvements de sédiments ont été effectués en juillet et octobre 2016, avant et après le bloom algal. Pour chaque station et chaque date de prélèvement, trois carottes de sédiments de 30 cm de profondeur ont été collectées. Immédiatement après l'échantillonnage, les 10 premiers cm des carottes ont été découpés sur le terrain à 2 cm d'intervalles (chaque intervalle est appelé horizon). Chaque horizon a été placé dans un tube Falcon à centrifuger de 50 mL et noté de H1 à H5.

Des prélèvements d'eau de fond (masse d'eau en contact avec les sédiments, 1 m au-dessus de ceux-ci) ont également été effectués au niveau de chaque station à 1 m au-dessus des sédiments par bouteille van Dorn (Van Dorn, 1956). Ces échantillons ont ensuite été filtrés à 0,45 µm (filtre Whatman) et conservés à 4°C à l'obscurité, jusqu'au retour au laboratoire.

Les analyses effectuées sur les échantillons de sédiments sont les suivantes :

2.3.1 Granulométrie

Pour évaluer si les sédiments fins étaient accumulés différemment en fonction des stations échantillonnées, la granulométrie des sédiments a été réalisée par diffractométrie laser (Malvern Mastersizer 2000G) sur tous les horizons à partir de sous échantillons. Les résultats ont ensuite été traités à l'aide du package rysgran v2.1.0 (Ronael Gilbert et al., 2014) sur le logiciel R v3.3.2 afin d'obtenir le pourcentage de sédiments fins (< 63 µm) dans chaque horizon de chaque carotte.

2.3.2 Concentrations en azote (N) et en phosphore (P) : les formes minérales dissoutes dans l'eau interstitielle

Pour chaque échantillon humide, les sédiments ont été centrifugés pendant 30 minutes à 3000 g à 4°C afin de récupérer l'eau interstitielle. Le surnageant a été récupéré puis filtré à 0,2 µm (filtre GF/F, Whatman). Les concentrations en N-NH₄⁺, N-NO₃⁻ et P-PO₄³⁻ dans l'eau interstitielle ont été mesurées par colorimétrie à l'aide d'un analyseur séquentiel (SmartChem200, AMS Alliance). Les concentrations en nutriments dans les eaux de surface (1 m au-dessus du compartiment sédimentaire) ont été mesurées selon la même méthodologie. Pour la station B en octobre, seul l'horizon 1 a été analysé par manque d'eau interstitielle dans les horizons suivants.

2.3.3 Concentrations en carbone organique (Corg), azote (N) et phosphore (P) totaux dans le sédiment

Le Corg, le N et le P totaux ont été analysés sur tous les échantillons de sédiments. Pour cela, les sédiments ont été congelés, lyophilisés puis broyés en fine poudre. Pour le Corg et le N total, les sédiments ont été analysés selon la méthode décrite par Nieuwenhuize et al. (1994). Pour chaque échantillon, 25 mg de sédiments ont été pesés dans des capsules en argent puis acidifiés à l'acide chlorhydrique (2N) afin d'éliminer les carbonates. Après passage à 80°C pendant une nuit, les capsules d'argent ont été placées dans des capsules d'étain puis analysées par analyse élémentaire (analyseur élémentaire FlashEA1112, Thermo Scientific) afin de déterminer les concentrations en Corg et N totaux des sédiments. Pour le P total, les sédiments sont analysés selon la méthode de Murphy et Riley (1962). Une attaque acide des sédiments a été réalisée avec 4,5 mL de persulfate et 0,5 mL d'acide sulfurique (96N) à l'autoclave (120°C) pendant 30

minutes. Le P présent dans les sédiments est ainsi transformé en PO_4^{3-} . Après ajustement du pH à 7, les concentrations en PO_4^{3-} des échantillons sont obtenues par analyse colorimétrique sur analyseur séquentiel (SmartChem 200, AMS Alliance). Les concentrations en Corg et N totaux sont exprimées en pourcentage de masse sèche de sédiments. Les concentrations en P total sont exprimées en μg par gramme de sédiment sec. Ces stocks totaux ne comprennent pas la fraction biodisponible, extraite auparavant.

2.3.4 Concentrations en Fer total dans le sédiment.

Les analyses de la quantité de Fe total sur les horizons de chaque carotte ont été confiées à l'entreprise César. Les méthodes de dosage utilisées sont la minéralisation par acide nitrique et acide chlorhydrique puis dosage par ICP (Inductively Coupled Plasma, technique analytique à plasma induit) optique pour le Fe. Les ratios Fe : P total (masse : masse) ont également été calculés (Jensen et al., 1992).

2.4. Calcul du flux diffusif de substances dissoutes à l'interface eau/sédiment : application de la loi de Fick

La diffusion moléculaire entre le compartiment sédimentaire et la colonne d'eau à l'interface eau/sédiment a été calculée par la loi de Fick à partir des concentrations en nutriments inorganiques dissous mesurées dans l'eau interstitielle et l'eau de fond. La concentration utilisée pour le compartiment sédimentaire était constituée de la moyenne des 6 premiers cm de la carotte en juillet et octobre respectivement.

Loi de Fick (Boudreau, 1996) :

$$\text{Estimation de la diffusion moléculaire} = -\phi \times D_s \times \frac{\delta C}{\delta Z} \quad (1)$$

où :

δC : différence de concentration entre l'eau interstitielle et l'eau de surface ;

δZ : différence de profondeur entre le compartiment sédimentaire (-3 cm) et l'eau de surface (2 cm)

Φ : porosité calculée d'après Wu et Wang (2006)

D_s : coefficient de diffusion (Li et Gregory, 1974). Ce coefficient de diffusion a été corrigé d'après la relation de Stoke-Einstein en prenant en compte la température mesurée au fond du lac en Station C (13 °C en juillet et 11°C en octobre)

Les résultats sont exprimés en $\text{mg.cm}^{-2}.\text{s}^{-1}$ puis transformé en $\text{kg.ha}^{-1}.\text{mois}^{-1}$ (un mois est égal à 31 jours). Les résultats de la diffusion du N-NH_4^+ et du N-NO_3^- ont été additionnés pour être exprimées en N-inorganique.

2.5. Estimation des apports en nutriments par les tributaires

L'estimation des apports en nutriments par les tributaires est basée sur les données collectées toutes les deux semaines de juin à octobre sur les concentrations en nutriments (i.e. NH_4^+ , NO_3^- et PO_4^{3-}) et les débits des tributaires de l'Aude et du Galbe. Ces données ont été acquises par Athos Environnement. En multipliant les concentrations d'un nutriment donné (des mg.L^{-1} en kg.m^{-3}) et le débit (en $\text{m}^3.\text{s}^{-1}$) du tributaire le jour de l'échantillonnage, on obtient la quantité de nutriment apportée par le tributaire en kg.jour^{-1} (suite à une conversion pour passer des secondes en jour). A l'aide de chaque valeur obtenue, la moyenne est calculée et multipliée par 31 et divisée par 90 (i.e. la superficie de la retenue est de 90 ha) afin d'obtenir une valeur par tributaire et par nutriment en $\text{kg.mois}^{-1}.\text{ha}^{-1}$.

2.6. Analyses statistiques

Les comparaisons entre stations (A, B et C), mois (juillet et octobre) et horizons (de H1 à H5) ont été réalisées pour chaque variable mesurée (proportion de sédiments fins, teneurs en Corg total, en N total et P total, concentrations en N- NH_4^+ , N- NO_3^- et P- PO_4^{3-} dans l'eau interstitielle) à l'aide d'une analyse de variance (ANOVA) à trois facteurs (i.e. station, saison et horizon). La normalité ainsi que l'homogénéité des variances ont été vérifiées pour chaque variable par des tests de Shapiro et de Bartlett. Des tests post hoc de Tukey ont été calculés lorsque des différences significatives étaient obtenues à l'aide de l'ANOVA. Toutes ces analyses ont été réalisées à l'aide du logiciel R v3.3.2.

Des matrices de corrélations de Pearson ont été calculées en prenant en compte la granulométrie et les concentrations en formes minérales dissoutes dans l'eau interstitielle, c'est-à-dire le N- NH_4^+ , N- NO_3^- et P- PO_4^{3-} toutes saisons et stations confondues, de plus leur significativité a été testée avec le logiciel R v3.3.2.

3. Résultats

3.1. Evolution hydro-biologique de la retenue de Puyvalador

Le niveau d'eau durant cette période a diminué de mi-juillet à mi-septembre de la côte 1419 m à la cote 1411 m. La température mesurée en continu en surface entre juillet et septembre montrent des variations de 16 à 20°C, mi-septembre, la température de surface diminue jusqu'à 14°C environ. Malgré l'absence de données en fond de retenue, on remarque que la température augmente en juillet et reste stable autour de 15°C, jusqu'à mi-septembre. A partir de mi-septembre, les températures de fond et de surface sont similaires entre 10 et 12°C. On remarque que l'écart de température le plus important entre la surface et le fond est en juin (Figure 3.5-A). Le suivi de l'oxygène dissous montre la présence d'oxygène en surface et fond de retenue. On note cependant une diminution mi-septembre de la teneur en oxygène. Des anoxies ponctuelles sont envisageables (Figure 3.5-B). Deux pics importants de chlorophylle mesurés en surface ont eu lieu mi-juillet et mi-août (le 18 juillet la moyenne était de 30,42 $\mu\text{g.L}^{-1}$ et le 15 août, elle était de 66,19 $\mu\text{g.L}^{-1}$), alors que deux pics moins marqués ont été observés mi-octobre (moyenne de 12,64 $\mu\text{g.L}^{-1}$ de chlorophylle-a le 22 octobre) (Figure 3.5-C). Ces pics sont liés à des blooms de cyanobactéries ayant lieu tous les étés, du genre *Synechococcus* en juin, puis par le genre *Anabaena* à partir de juillet, notamment l'espèce *Anabaena spiroides* qui produit des toxines (Athos Environnement, 2017).

Il n'y a pas d'anoxie mesurée en juillet 2016 (jusqu'à 5 mg.L^{-1} d'oxygène dissous au fond de la retenue). Néanmoins, les suivis d'oxygène dissous réalisés entre juin et octobre montrent qu'on ne peut exclure des phases d'anoxie à certaines périodes (des valeurs inférieures à 1 mg.L^{-1} en O_2 dissous ont été enregistrées à 1 m du fond dans la première quinzaine de septembre 2016) (Figure 3.5 et Figure 3.6).

Les profils verticaux de l'oxygène dissous, température et pH réalisés durant les échantillonnages, ont montré que la retenue ne présentait pas de stratification marquée pendant les campagnes de carottages aux mois de juillet et octobre (Figure 3.6).

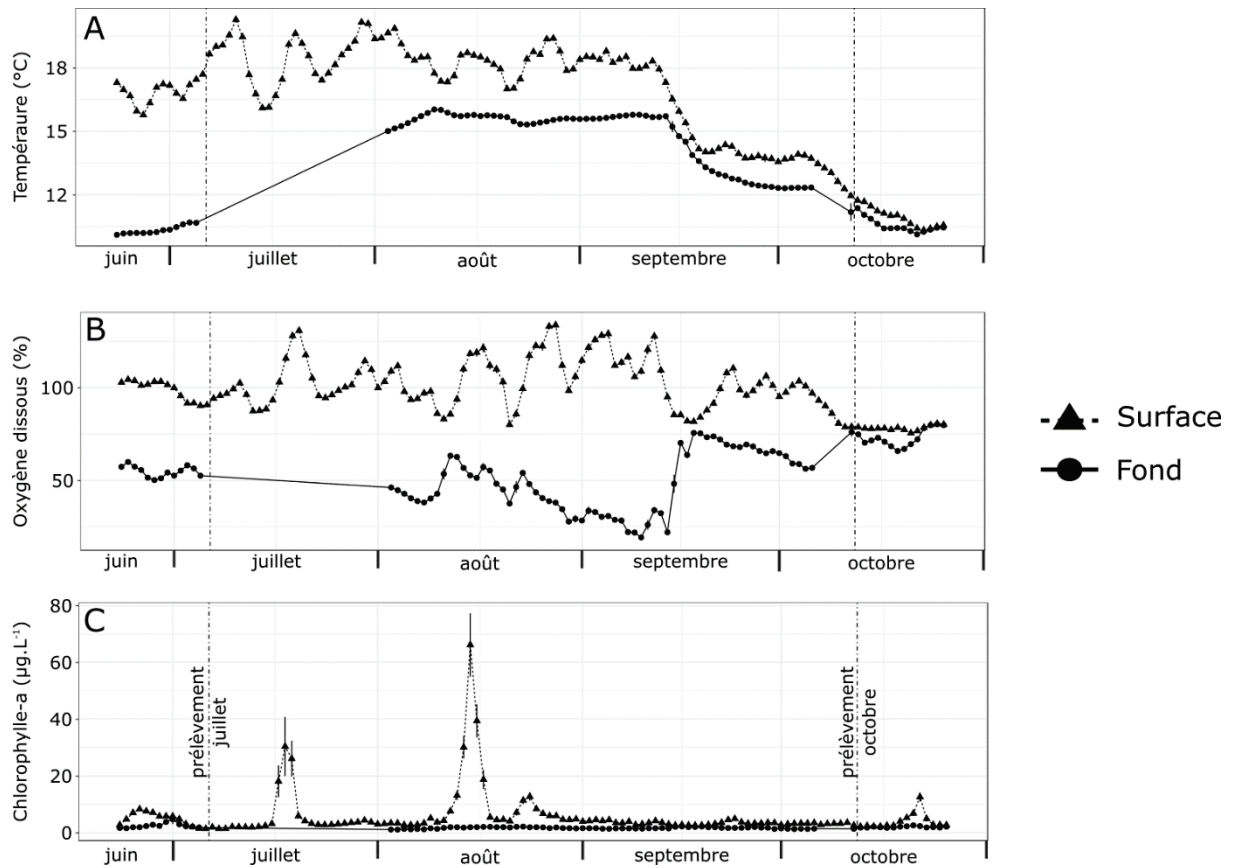


Figure 3.5 : Evolution de la température (°C), de l'oxygène dissous (%) et de la chlorophylle-a ($\mu\text{g.L}^{-1}$) du 23 juin au 26 octobre 2016 par la sonde YZI EXO 1 (moyenne journalière \pm erreur standard).

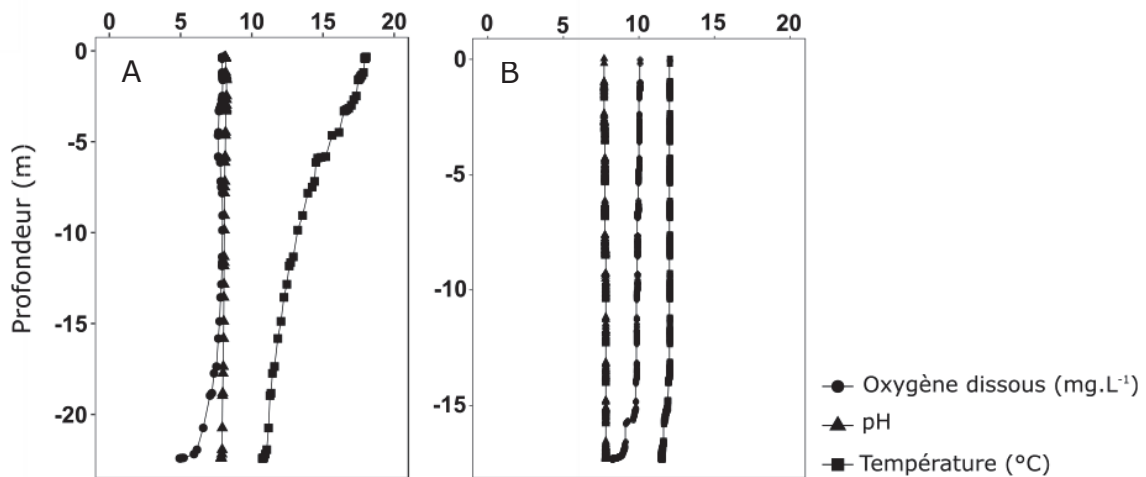


Figure 3.6 : Profils verticaux dans la colonne d'eau en station C de la concentration en oxygène dissous (mg.L^{-1}), du pH et de la température (°C) lors du prélèvement de juillet (A) et lors du prélèvement d'octobre (B).

3.2. Granulométrie du sédiment

La granulométrie des sédiments est exprimée sous forme de pourcentage de particules fines ($> 63 \mu\text{m}$), c'est-à-dire les argiles et les limons selon la classification établie par Udden (1914) et Wentworth (1922). Pour le mois de juillet, la proportion de particules fines ne varie pas en fonction de la profondeur (ANOVA 3 facteurs, $p > 0,05$) et reste stable à 52% pour la station A et 43 % pour la station B et 80% pour la station C. Cependant des différences significatives existent entre stations : tout d'abord entre la station C et les deux autres stations A et B sur les 3 premiers horizons (H1, H2 et H3) et entre les trois stations pour les horizons H4 et H5 (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p\text{-value} < 0,01$) (Figure 3.7-A). Pour le mois d'octobre de nouveau, les proportions de fines restent stables en fonction de la profondeur (ANOVA 3 facteurs, $p\text{-value} > 0,05$) avec des valeurs de 43% de fines en moyenne pour la station A, 19 % pour la station B et 80 % pour la station C. Cependant, une diminution de la proportion de fines en station A au niveau de l'horizon 3 puis une augmentation à partir de l'horizon 4, ont lieu, passant de 30% à 50% de fines en moyenne. Tout comme en juillet, les stations montrent des granulométries significativement différentes : entre la station C et les stations A et B sur les 3 premiers horizons (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p\text{-value} < 0,01$). A l'horizon 4, on remarque que la station A est significativement différente de la station B après l'augmentation de proportion de fines (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p\text{-value} < 0,05$) (Figure 3.7-B). Entre les deux saisons, seule la station B présente des différences significatives entre juillet et octobre (ANOVA 3 facteurs, $p\text{-value} > 0,001$), en effet la granulométrie est plus grossière au mois d'octobre.

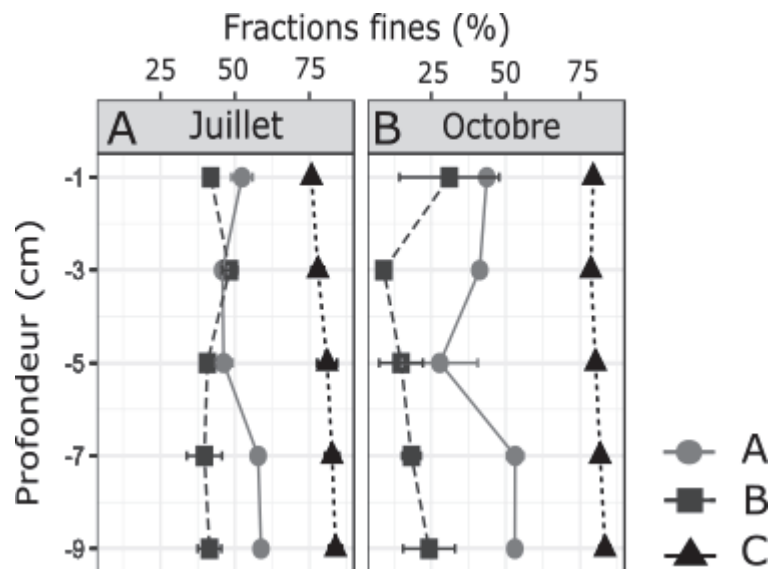


Figure 3.7 : Moyenne et erreur standard de la granulométrie en fonction de la profondeur en juillet (A) et octobre (B).

3.3. Teneurs en N, en P et en C dans le sédiment : variabilité spatio-temporelle dans la retenue

3.3.1 Concentrations en azote (N) et en phosphore (P) : les formes minérales dissoutes dans l'eau interstitielle

3.3.1.1 N-NH₄⁺

Les mesures de concentrations en N-NH₄⁺ dans l'eau interstitielle des horizons du mois de juillet montrent une augmentation en station C en fonction de la profondeur, contrairement aux stations A et B (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p < 0,01$) : de 1,3 mg.L⁻¹ en horizon H1 à 7,6 mg.L⁻¹ en horizon 5 en station C. En station A, la concentration reste stable autour de 0,3 mg.L⁻¹ en moyenne et, en station B en moyenne autour de 0,9 mg.L⁻¹ en fonction de la profondeur (Figure 3.8-A). En octobre, on retrouve ces mêmes tendances en station C avec une augmentation de la concentration en N-NH₄⁺ dans l'eau interstitielle de 1,1 mg.L⁻¹ en horizons H1 et H2 à 9,0 mg.L⁻¹ en horizon H5. En station A, la concentration mesurée reste en moyenne à 0,3 mg.L⁻¹ et en station B à 0,8 mg.L⁻¹ en horizon H1 (Figure 3.8-B). Pour chaque station, on ne retrouve pas de différences significatives entre saisons (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p > 0,05$).

3.3.1.2 N-NO₃⁻

Les mesures de la concentration en N-NO₃⁻ contenue dans l'eau interstitielle montrent que les stations B et C en juillet restent stable en fonction de la profondeur à 0,1 mg.L⁻¹ en moyenne et ne présentent pas de différences significatives entre elles (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p > 0,05$). En station A, la concentration en N-NO₃⁻ augmente de l'horizon H1 à H3 : d'environ 0 à 5,4 mg.L⁻¹, puis diminue à 2,8 mg.L⁻¹ en moyenne en horizon H4 et augmente de nouveau à 3,6 mg.L⁻¹ en horizon H5 (Figure 3.8-C). En octobre, aucune différence significative n'a été mesurée entre station (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p > 0,05$). La concentration en N-NO₃⁻ mesurée dans l'eau interstitielle reste en moyenne à 1,0 mg.L⁻¹ de l'horizon H1 à H5 pour la station A et de 0,06 mg.L⁻¹ en station C (Figure 3.8-D). Ainsi, seule la station A présente une différence entre juillet et octobre (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p < 0,001$), la concentration en N-NO₃⁻ est près de 5 fois plus importante en juillet qu'en octobre, comme en horizon H3 par exemple.

3.3.1.3 P-PO₄³⁻

Les mesures de concentrations en P-PO₄³⁻ de l'eau interstitielle dans les horizons en juillet montrent une augmentation de la concentration en fonction de la profondeur en station C allant de 245 µg.L⁻¹ en horizon H1 à 491 µg.L⁻¹ en horizon H4 puis diminuant à 343 µg.L⁻¹ en horizon H5 (ANOVA 1, effet station, $p < 0,05$). Aux stations A et B, les concentrations de P-PO₄³⁻ restent stables à 161 µg.L⁻¹ en station A et à 81 µg.L⁻¹ en station B en moyenne et il n'y a pas de différences significatives entre ces deux stations (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p > 0,05$)

(Figure 3.8-E). En octobre, on mesure de nouveau une augmentation de la concentration de $P-PO_4^{3-}$ dans l'eau interstitielle en station C de l'horizon H1 à l'horizon H4 (de 350 à 1200 $\mu\text{g.L}^{-1}$ en moyenne) puis diminuant à l'horizon H5 (575 $\mu\text{g.L}^{-1}$ en moyenne), contrairement aux concentrations en station A qui restent à 84 $\mu\text{g.L}^{-1}$ en moyenne sur tous les horizons (Figure 3.8-F). Les tests statistiques montrent qu'il y a une différence entre juillet et octobre au niveau de la station C mais pas pour les deux autres stations (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p < 0,001$). En effet, les concentrations mesurées en $P-PO_4^{3-}$ sont presque 2,5 fois plus importantes en octobre qu'en juillet au niveau de l'horizon 4 par exemple.

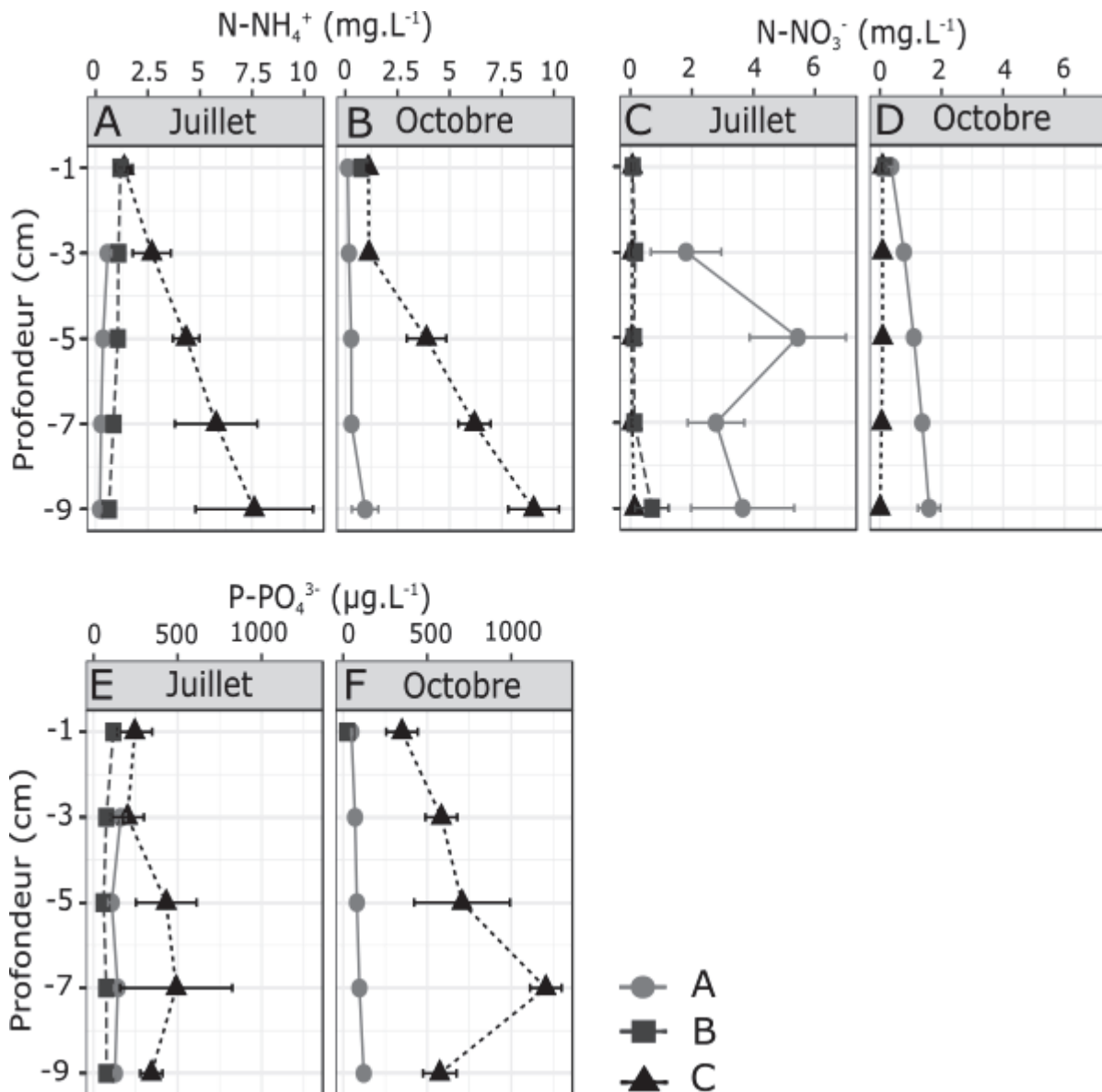


Figure 3.8 : Moyenne et erreur standard des formes minérales dissoutes dans l'eau interstitielle ($N-NH_4^+$, $N-NO_3^-$ et $P-PO_4^{3-}$) en fonction de la profondeur en juillet et en octobre.

3.3.2 Concentrations en carbone organique (C), azote (N) et phosphore (P) totaux dans le sédiment

3.3.2.1 Corg total

Les mesures de concentrations en Corg total restent stables en fonction de la profondeur en juillet comme en octobre (ANOVA 3 facteur, test de Tukey, $p > 0,05$). En juillet, aucune différence significative n'a été trouvée entre stations (ANOVA 3 facteur, test de Tukey, $p > 0,05$). Les concentrations sont en moyenne de 4,4% en station A, de 5% en station B et de 5,2% en station C (Figure 3.9-A). En octobre en revanche, des différences significatives sont mesurées entre la station B et les stations A et C (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p < 0,001$). En moyenne les concentrations de Corg total sont de 4,6% en station A, de 0,8% en station B et de 5,1% en station C (Figure 3.9-B). Les concentrations de Corg total sont près de 6 fois plus importantes en juillet qu'en octobre en station B (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p < 0,001$).

3.3.2.2 N total

Les concentrations de N total mesurées en juillet montrent qu'il n'y a pas d'effet horizon (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p > 0,05$). Les concentrations moyennes restent stables en fonction de la profondeur : 0,4% pour la station A, 0,4% pour la station B et 0,5% pour la station C. Les différences significatives sont mesurées entre la station C et les stations A et B (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p > 0,01$) (Figure 3.9-C). En octobre, on observe que la concentration en station B est 3 fois moins importante que celles mesurées en stations A et C au niveau de l'horizon H1 (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p > 0,05$). La concentration en N total diminue de 0,2% en horizon H1 à 0,05 % de l'horizon H2 à H5 en moyenne en station B alors qu'elle passe de 0,6% à 0,4% en station A et de 0,6% à 0,5% en station C (de l'horizon H1 aux horizons suivants en profondeur) (Figure 3.9-D). Entre juillet et octobre, seule la station B présente des différences significatives, en effet la concentration de N total est 8 fois plus importante en juillet qu'en octobre (en dehors de l'horizon H1 d'octobre).

3.3.2.3 P total

Les mesures de concentrations de P total dans les sédiments de juillet montrent qu'il n'y a pas d'effet station et que la concentration reste stable en fonction de la profondeur pour chaque station (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p > 0,05$). Cependant, on remarque que la concentration en station B y est plus importante en moyenne : 584,9 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de sédiment en station B, 510,6 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de sédiment en station A et de 504,9 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de sédiment en station C (Figure 3.9-E). Les mesures d'octobre montrent que la concentration moyenne mesurée en station B est près de 2,8 fois moins importante qu'en stations A et C (246,5 $\mu\text{g.g}^{-1}$ par sédiment en station B et 458,1 et 450,1 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de sédiments en station A et C respectivement) (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p < 0,01$) (Figure 3.9-F). Les tests statistiques ne montrent pas de différences entre horizons au sein de chaque

station (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p > 0,05$). Les résultats des ANOVA et des tests de Tukey montrent qu'il n'y a pas de différences significatives entre les stations A et C entre juillet et octobre (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p > 0,05$). Cependant, en station B, la concentration en P total diminue de plus de 2 fois entre ces deux saisons (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p > 0,01$).

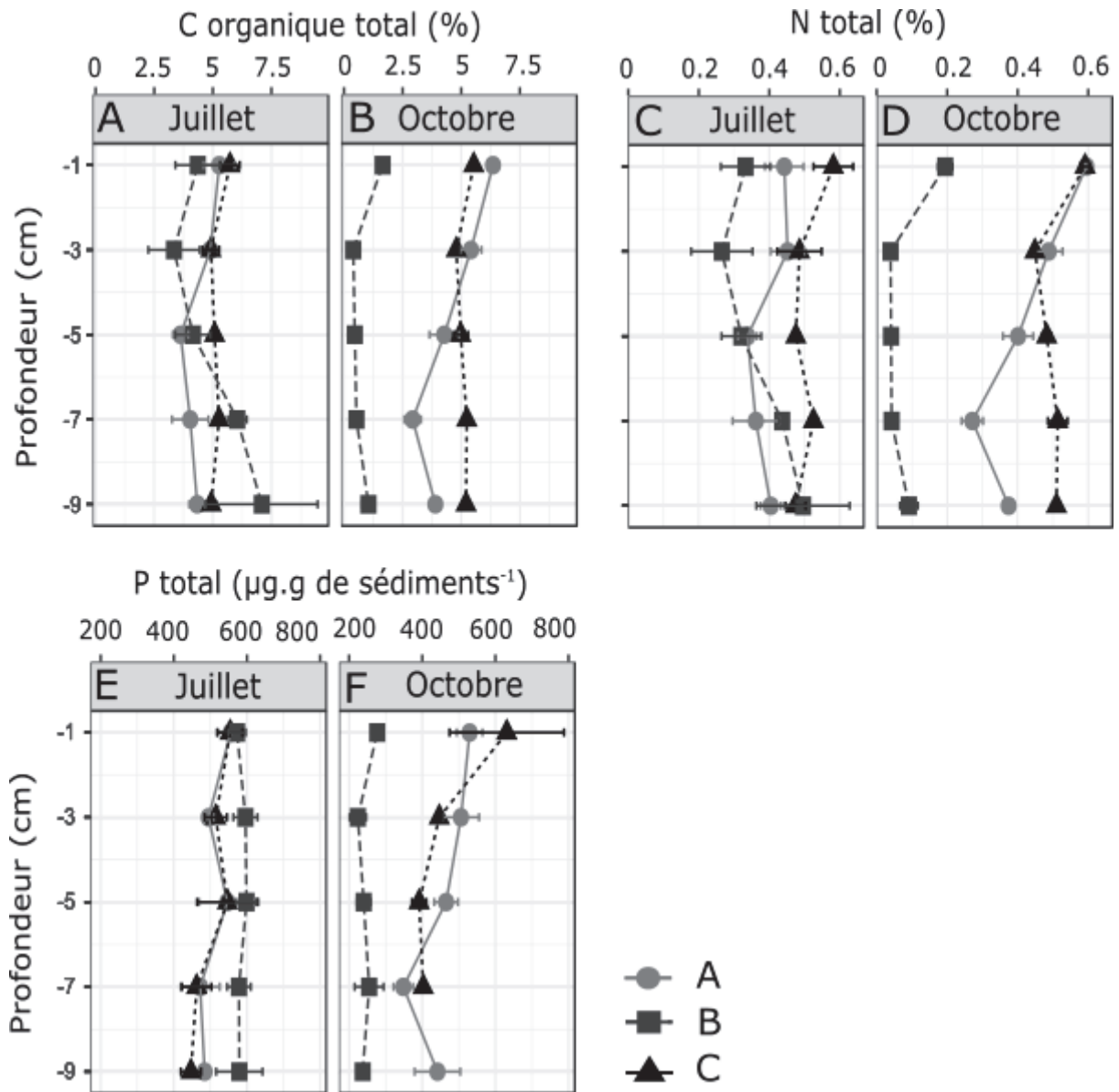


Figure 3.9 : Moyenne et erreur standard des stocks totaux : Corg (A) ; N total (B) et P total (C) en fonction de la profondeur.

3.3.3 Concentration en Fe

Les mesures de concentrations en Fe dans le sédiment montrent qu'il n'y a pas de variation en fonction de la profondeur en juillet comme en octobre (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p > 0,05$). En juillet, les mesures montrent que la

concentration de Fe en station C est significativement plus importante avec 31,7 g.kg⁻¹ de sédiment en moyenne sur tous les horizons alors que la station A et B présentent des concentrations de 24,1 g.kg⁻¹ de sédiment et de 23,1 g.kg⁻¹ de sédiment respectivement (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p < 0,01$) (Figure 3.10-A). En octobre, les concentrations de Fe dans le sédiment sont plus importantes en station C que dans les autres stations : 33,7 g.kg⁻¹ de sédiments en station C contre 27,4 et 14,7 g.kg⁻¹ de sédiments pour les stations A et B respectivement (ANOVA 3 facteurs, test de Tukey, $p < 0,01$) (Figure 3.10-B). Entre les mois de juillet et octobre, les concentrations en Fe sont significativement différentes, avec une augmentation en station A et C et une diminution en station B.

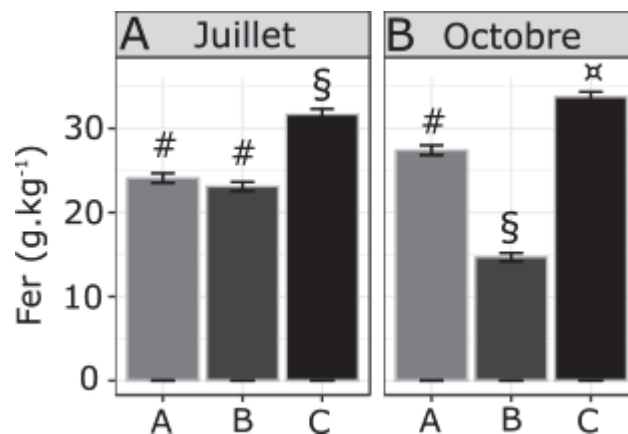


Figure 3.10: Moyenne et erreur standard de la concentration en Fe (g par kg de sédiments secs) en Stations A, B et C en juillet (A) et octobre (B). Les différents symboles (#, § et x) montrent les différences significatives entre stations au mois de juillet et octobre (test post hoc de Tukey, $p < 0,05$).

Les résultats du calcul du ratio Fe : P (masse : masse) sont présentés en Figure 3.11. Aucune différence significative n'a été trouvée suite à l'ANOVA 1. Cependant, on note que tous les résultats dépassent la valeur de 15 citée par Jensen et al. (1992). Les valeurs de juillet sont toutes inférieures à celles estimées en octobre sur la même station (exemple : ratio de 62 en moyenne en juillet et ratio de 78 en octobre pour la station C).

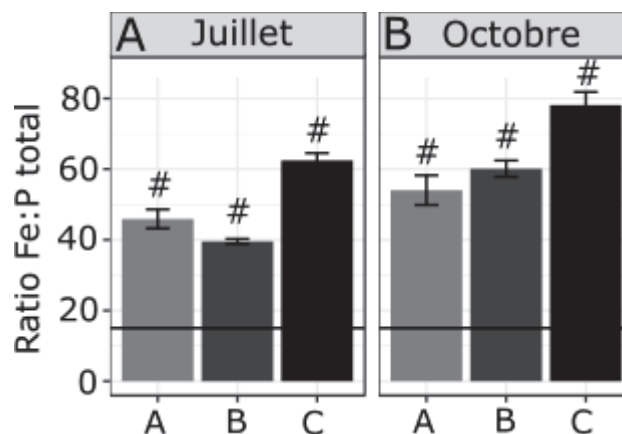


Figure 3.11: Moyenne et erreur standard du ratio Fe : P total (masse : masse) en Stations A, B et C en juillet (A) et octobre (B). La ligne représente le seuil du ratio 15. Les différents symboles (#) montrent les différences significatives entre stations au mois de juillet et octobre (test post hoc de Tukey, $p < 0,05$).

3.3.4 Corrélation entre résultats de la granulométrie et les concentrations en formes minérales dissoutes dans l'eau interstitielle

Les corrélations de Pearson présentées en Tableau 3.1 montrent les corrélations positives qui existent entre une granulométrie fine et les concentrations en $N-NH_4^+$ et en $P-PO_4^{3-}$. On remarque aussi la corrélation négative entre la présence de $N-NO_3^-$ et les concentrations en $N-NH_4^+$ et en $P-PO_4^{3-}$. Les corrélations sont toutes significatives (p -value $< 0,05$).

Tableau 3.1 : Matrice des coefficients de corrélations entre les concentrations en $N-NH_4^+$, $N-NO_3^-$ et en $P-PO_4^{3-}$ et la fraction fine toutes saisons et mois confondus.

| | $N-NH_4^+$ | $P-PO_4^{3-}$ | Fraction fine |
|---------------|------------|---------------|---------------|
| $N-NO_3^-$ | -0,46 | -0,17 | -0,26 |
| $N-NH_4^+$ | | 0,32 | 0,45 |
| $P-PO_4^{3-}$ | | | 0,51 |

3.4. Estimation des apports allochtones en N et en P

L'estimation des apports externes par les tributaires donne les résultats suivants pour l'Aude : $6,75 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ de N-inorganique ($N-NH_4^+ + N-NO_3^-$) et $0,24 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ de $P-PO_4^{3-}$. Quant au Galbe, les apports estimés sont les suivants : $3,57 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ de N-inorganique ($N-NH_4^+ + N-NO_3^-$) et $0,08 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ de $P-PO_4^{3-}$.

3.5 Estimation des apports autochtones en N et en P

3.5.1 Estimations des apports internes en N-inorganiques ($N-NH_4^+ + N-NO_3^-$)

Les estimations de juillet montrent que la station C est celle qui diffuse le plus de N-inorganique avec une moyenne de $0,27 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ contrairement aux stations A et B, significativement semblables (ANOVA 2 facteurs, test de Tukey, $p > 0,05$), avec des diffusions moyennes de $0,05$ et $0,12 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ respectivement. En octobre, la tendance est la même, la station C est celle où la diffusion est la plus importante : $0,16 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ alors que les diffusions en stations A et B sont estimées en moyenne à $0,02$ et $0,08 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$. Bien que la station C soit celle où la diffusion soit la plus importante, la diffusion en juillet

est près de 1,7 plus importante qu'en octobre (ANOVA 2 facteurs, test de Tukey, $p < 0,05$) (Figure 3.12-A).

3.5.2 Estimations des apports internes en $P-PO_4^{3-}$

La diffusion qui a été estimée pour le $P-PO_4^{3-}$ en juillet est en moyenne de $0,01 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ en station C et de $0,008$ et $0,003 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$ pour les stations A et B respectivement. Malgré cela, aucune différences significatives n'ont été trouvées (Figure 3.12-B). En octobre, la diffusion estimée en station C est de $0,02 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{mois}^{-1}$, soit près de 10 fois plus qu'en station A et près 23 fois plus en station B (ANOVA 2 facteurs, test de Tukey, $p < 0,001$).

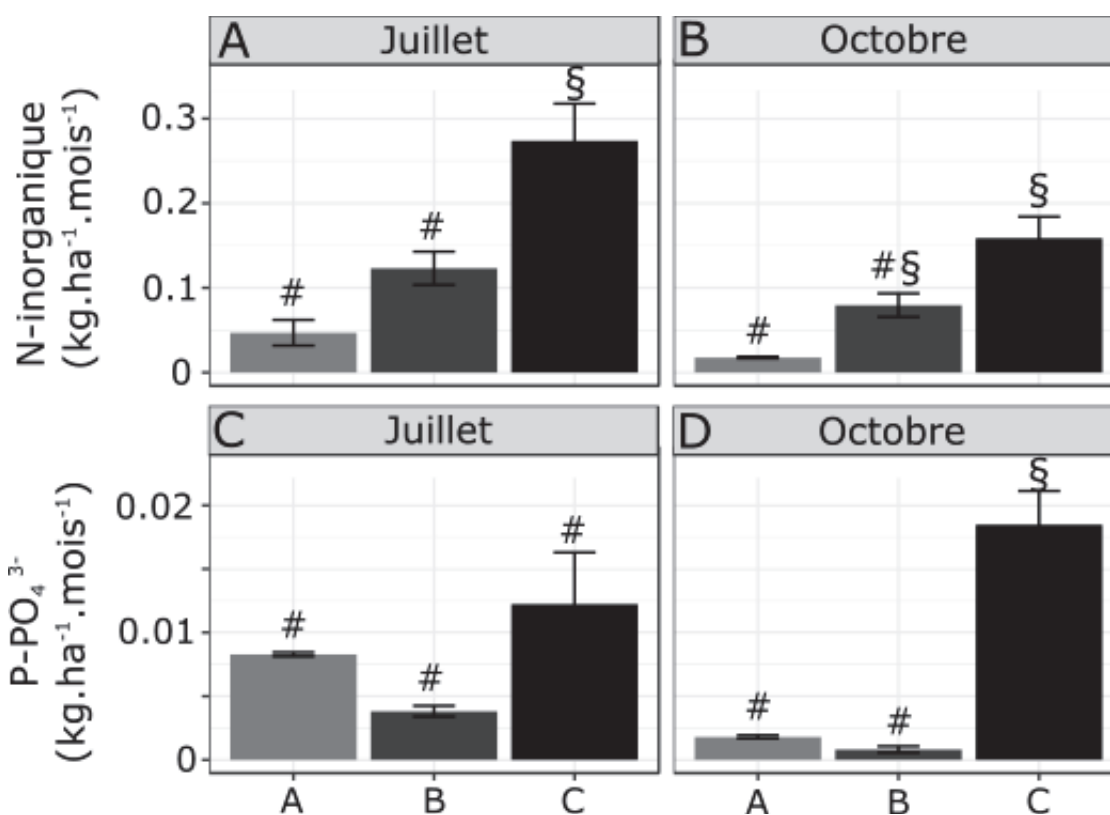


Figure 3.12 : Moyenne et écart-type de la diffusion du N-inorganique ($N-NH_4^+ + N-NO_3^-$) et du $P-PO_4^{3-}$ estimés par la loi de Fick en Stations A, B et C pour les mois de juillet (A et C) et octobre (B et D). Les différents symboles (# et §) montrent les différences significatives entre stations au mois de juillet et octobre (test post hoc de Tukey, $p < 0,05$).

4. Discussion

Les résultats montrent qu'il existe des différences entre la station C, au centre de la retenue, et les deux stations A et B, influencées par les tributaires. En effet, la station C présente une accumulation de formes dissoutes de N-NH_4^+ et de P-PO_4^{3-} ainsi que de particules fines ($< 63 \mu\text{m}$) que l'on ne retrouve pas en stations A et B. Ces résultats montrent que les stations A et B sont sous l'influence des tributaires et que la station C constitue la zone d'accumulation de sédiments fins et de nutriments inorganiques sous formes dissoutes. Ces résultats sont confirmés par la matrice de corrélation, qui montre également un lien entre une granulométrie fine et la présence de concentrations plus importantes en N-NH_4^+ et en P-PO_4^{3-} dans l'eau interstitielle du sédiment. Ces deux formes de nutriments sont plus particulièrement présentes dans des milieux peu ou pas oxygénés (Boström et al., 1988; Labroue et al., 1995). Cependant, cette variabilité spatiale n'est pas valable pour les formes de Corg, N et P totaux dont les concentrations restent semblables à chaque station quelle que soit la saison. Cette accumulation de particules fines, tout comme l'accumulation de nutriments, au centre de la retenue a déjà été montrée par des auteurs comme Cooke et al., (2016), Kimmel et Groeger, (1984) et Thornton et al., (1981) qui divisent la retenue en trois zones : fluviale, de transition et lacustre.

Peu de différences significatives ont été mesurées entre les résultats de juillet et octobre que cela soit pour les formes inorganiques dissoutes ou les contenus totaux des nutriments. Il en est de même pour concernant la granulométrie des sédiments. La station C reste la zone principale d'accumulation en particules fines pour les deux saisons. Cependant, ce n'est pas le cas de la station B (voir paragraphe Limites de notre étude). Les blooms phytoplanctoniques ayant lieu entre les deux campagnes d'étude n'ont pas eu d'effet sur les stocks en nutriments et la granulométrie comme le montrent les résultats pré- et post-blooms, respectivement en juillet et en octobre.

Comme le montrent les résultats des flux moléculaires calculés par la loi de Fick, la station C est celle pour laquelle la diffusion des nutriments des sédiments vers la colonne d'eau est la plus forte, que ce soit en juillet comme en octobre. Cependant, ces valeurs restent très inférieures à celles obtenues par l'estimation des apports venus des tributaires, en particulier de l'Aude : jusqu'à 25 fois plus en juillet et 42 fois plus en octobre de N-inorganique et, pour le P-PO_4^{3-} , 24 fois plus en juillet et 8 fois plus en octobre si l'on compare les relargages de la station C et les apports de l'Aude.

D'après ces résultats, on peut supposer que les sédiments contribuent faiblement à l'apport de nutriments dans la retenue comparativement aux tributaires ; ceci, si l'on se base sur les flux diffusifs (voir paragraphe Limites de notre étude). De plus, nos résultats sur les ratios Fe : P total (masse : masse) sont tous supérieurs à 15, seuil fixé par Jensen et al. (1992). Ce seuil détermine une barrière où les P-PO_4^{3-} sont adsorbés par les oxydes de Fe quand les sédiments

sont en présence d'oxygène. Cela pourrait expliquer, en partie, le faible flux diffusif de P-PO_4^{3-} estimé par la loi de Fick. Moore et Reddy (1994) montrent que les flux de P-PO_4^{3-} en présence de Fe sont dominés par la concentration en oxygène, or les estimations de la loi de Fick ne prennent pas en compte cette influence de l'oxygène. La relation entre les P-PO_4^{3-} et les oxydes de Fe est essentielle dans l'étude du compartiment sédimentaire (Bortleson et Lee, 1974). Qin et al., (2004) montrent que la concentration en nutriments dans l'eau interstitielle, et non dans l'ensemble des sédiments, est bien plus importante que dans la colonne d'eau au-dessus du compartiment sédimentaire. En effet, la diffusion moléculaire est la voie de diffusion la plus simple, des nutriments contenus dans l'eau interstitielle des sédiments fins vers la colonne d'eau (Boström et al., 1988; Löfgren et Ryding, 1985 *in* Søndergaard et al., 2003, Berner, 1980 *in* Anschutz et al., 2012).

4.1 Limites de l'étude

Cependant quelques limites sont notables dans cette étude. Tout d'abord au sujet de la station B entre juillet et octobre. Les résultats obtenus sur la station B montrent de grandes différences en granulométrie et concentrations en stocks totaux. Ces différences viennent supposément du site de carottage entre les deux dates. La bathymétrie montre que la station B est située dans l'ancien lit du tributaire Galbe. En juillet, le prélèvement des carottes a été effectué dans celui-ci, en octobre le prélèvement a été fait sur les berges qui sont plus escarpées que celles de l'ancien lit de l'Aude. Entre les deux dates, les prélèvements n'ont donc pas été faits exactement au même endroit (Figure 3.4).

Les estimations de diffusion par la loi de Fick montrent que le compartiment sédimentaire diffuse une faible quantité de nutriments dans la colonne d'eau par rapport la quantité apportée par les tributaires. Ce résultat peut provenir des charges en Fe des sédiments qui peuvent fixer le P sous forme d'oxyde en conditions aérobies dans le compartiment sédimentaire. Les prélèvements ayant été réalisés lors de périodes où l'oxygène dissous était présent en profondeur (environ 5 mg.L^{-1}), il est envisageable que des teneurs plus élevées en P auraient été mesurées dans l'eau interstitielle lors de périodes anoxiques au fond de la retenue. Comme indiqué par Lavery et al. (2001), cela aurait modifié considérablement les flux internes calculés. De plus, d'après ces mêmes auteurs, la méthode d'estimation des flux par la loi de Fick ne prend en compte que la diffusion moléculaire et semble représentative uniquement en condition anoxique pour le N-NH_4^+ et le P-PO_4^{3-} et en conditions oxiques pour le N-NO_3^- . Ces mêmes auteurs précisent que les estimations de diffusion par la loi de Fick sont les plus proches des flux observés dans les sédiments les plus grossiers. Ces estimations par la loi de Fick ont tendance à sous-estimer les valeurs de diffusion moléculaire (Qin et al., 2016). De plus, la loi de Fick ne considère pas non plus les phénomènes de bioturbation liés à l'activité de la faune benthique. N'ayant pas pris en compte les phénomènes de bioturbation ni des conditions redox, les estimations de flux

internes sous-estiment très probablement l'intensité des flux de nutriments allant des sédiments vers la colonne d'eau.

De plus, l'estimation sur les apports externes a été faite à partir de valeurs de concentrations et de débits mesurés toutes les deux semaines entre juin et octobre 2016. Si cette approche donne une estimation globale, elle ne prend pas en compte la période hivernale (e.g. ouverture des stations de ski situés dans le bassin versant), ni les périodes de crues qui peuvent influencer ces apports au printemps (ex. fonte des neiges) ou encore l'influence de la retenue de Matemale en amont.

5. Conclusion et perspectives

Les apports en nutriments à la retenue se font par les tributaires et sont stockés au niveau du sédiment.

Du point de vue de la variabilité spatiale, il n'y a pas de différence significative dans les stocks benthiques des formes totales de Corg, N et P. En revanche, la station C qui est centrale, se démarque des stations A et B à proximité des tributaires, par une granulométrie plus fine et des concentrations en nutriments sous formes inorganiques dissoutes plus élevées.

Du point de vue de la variabilité temporelle, il n'y a pas de variabilité significative des stocks en Corg, N et P totaux au cours de l'année : le stock en nutriments n'est donc pas significativement enrichi après la sénescence du bloom phytoplanctonique.

Une première estimation des apports en nutriments par les tributaires montrent que ceux-ci sont significativement plus élevés que les flux diffusifs benthiques. Un travail complémentaire sur les tributaires serait à mener pour améliorer l'estimation des apports allochtones, en prenant en compte plus précisément les épisodes de crues par exemple. Par ailleurs, la contribution des flux benthiques à l'interface eau/sédiment pourrait être complétée. Cette étude ne se focalise que sur les flux diffusifs. Lors de cette étude, la présence de faune n'a pas été prise en compte dans nos estimations de flux. Or la retenue de Puyvalador présente une densité de faune benthique élevée (2 095 larves de *Chironomus plumosus* par m² et 18 190 vers Oligochètes par m² en juillet 2016, Station C). L'activité de la faune au sein des sédiments entraîne des relargages de nutriments (Kristensen et al., 2012). De plus, la teneur en oxygène est un paramètre important à suivre afin de pouvoir estimer convenablement les relargages de P-PO₄³⁻ en particulier. Nous proposons de prendre en compte les phénomènes de bioturbation et les phénomènes d'anoxie dans les travaux à venir sur les relargages en nutriments du compartiment sédimentaire.

4. Partie 4 : Effets des facteurs faune et oxygénation sur le relargage de nutriments dans la colonne d'eau depuis le compartiment sédimentaire d'une retenue

Résumé

Cette étude fait suite à celle présentée en Partie 3 et réalisée *in situ* sur les flux de nutriments provenant du compartiment sédimentaire de la retenue de Puyvalador. Celle-ci ayant soulevée de nouvelles questions, en particulier sur le rôle de la faune et de l'oxygénation sur le relargage de nutriments des sédiments vers la colonne d'eau, la Partie 4 traite plus particulièrement de l'influence de ces deux facteurs sur les relargages de nutriments par une approche de laboratoire (Figure 4.1).

La première hypothèse sur l'effet de la faune était que les organismes bioturbateurs pouvaient significativement augmenter les relargages de nutriments depuis le compartiment sédimentaire vers la colonne d'eau. De plus, de par la ventilation de leurs structures (i.e. tubes en U), les larves de *Chironomus plumosus* devraient générer plus de relargages de nutriments et une plus forte consommation d'oxygène que les vers oligochètes qui ne ventilent pas leurs galeries. Ces hypothèses sur l'activité de la faune ont été validées par l'étude menée en mésocosmes. En effet, la présence de faune (larves de chironomes ou vers) dans les mésocosmes a augmenté significativement les concentrations en N inorganique dissous et en P-PO₄³⁻ dans la colonne d'eau par rapport aux mésocosmes sans invertébrés. De plus, le traitement contenant les larves de *Chironomus plumosus* a montré les plus forts relargages de nutriments vers la colonne d'eau en comparaison avec le traitement témoin sans faune (3,7 fois plus de N inorganique dissous et 17 fois plus de P-PO₄³⁻ relargués) et le traitement avec vers oligochètes (2 fois plus de N inorganique dissous et trois fois plus de P-PO₄³⁻ relargués). Si les vers oligochètes creusent un réseau de galeries dans le compartiment sédimentaire, les larves de *Chironomus plumosus* creusent des tubes en U qu'elles ventilent. Cette ventilation est la cause de la différence entre le traitement avec les vers oligochètes et le traitement avec les larves de *Chironomus plumosus*. En bio-irrigant des tubes dans les zones moins ou non oxygénées des sédiments, les larves vont venir modifier les conditions physico-chimiques en apportant de l'eau contenant de l'oxygène dissous dans les sédiments, stimulant ainsi le compartiment microbien. Cette stimulation ainsi que les flux d'eau et de solutés générés par les chironomes vont ainsi entraîner des relargages de nutriments des sédiments vers la colonne d'eau.

La seconde hypothèse traitant de l'effet des conditions d'oxygénation suggérait que des conditions anoxiques devaient conduire à de plus forts relargages de nutriments (en ammonium N-NH₄⁺ et phosphates P-PO₄³⁻ plus précisément) que les conditions aérobies. Concernant les effets d'une fluctuation quotidienne de la concentration en oxygène dissous dans la colonne d'eau sur les relargages en nutriments, ces derniers étaient supposés plus importants qu'en conditions aérobies si la consommation en oxygène était assez importante pour produire des fluctuations aérobies-anaérobies au sein de la colonne d'eau. Concernant les effets de l'anoxie à l'interface eau/sédiments, l'hypothèse a été

largement validée : les concentrations mesurées dans la colonne d'eau étaient plus importantes en anoxie qu'en présence d'oxygène (56 fois plus de N inorganique dissous et 102 fois plus de P-PO₄³⁻ relargés). Comme indiqué dans la synthèse bibliographique, l'absence d'oxygène à l'interface eau/sédiments a entraîné des relargages importants en N-NH₄⁺ et P-PO₄³⁻. Pour le N-NH₄⁺, la MO minéralisée dans les sédiments a conduit à la production de N-NH₄⁺ qui n'a pas été transformé en N-NO₃⁻ du fait des conditions anoxiques. Par conséquent, le N-NH₄⁺ s'est accumulé dans l'eau interstitielle du compartiment sédimentaire, entraînant une différence de gradient de concentration entre le compartiment sédimentaire et la colonne d'eau, et par conséquent le relargage de N-NH₄⁺ vers la colonne d'eau par diffusion moléculaire. Pour le P-PO₄³⁻, les conditions anoxiques ont conduit en une libération des P-PO₄³⁻ adsorbés sur les oxydes de fer, augmentant ainsi les concentrations en P-PO₄³⁻ dans l'eau interstitielle et leur relargage dans la colonne d'eau par diffusion moléculaire. Concernant l'effet de la fluctuation quotidienne des concentrations en oxygène dissous dans la colonne d'eau, aucune différence de concentration et forme de nutriments n'a été mesurée en comparaison au traitement témoin (présence d'oxygène 24H/24H). L'explication à cette absence de différences vient du fait, que dans le traitement fluctuation, la diminution des concentrations en oxygène dissous n'a pas été assez importante pour atteindre une situation d'anoxie, nécessaires à la mise en place des processus anaérobies observés dans le traitement anoxie. Plus précisément, les concentrations en oxygène dissous n'ont jamais atteint des valeurs inférieures à 5 mg.L⁻¹ dans le traitement fluctuation.

En comparant les concentrations en nutriments à la fin de notre expérimentation en laboratoire entre l'effet de la faune, et plus particulièrement l'effet des larves de *Chironomus plumosus*, et l'effet de l'anoxie, cette dernière condition contribuait plus aux relargages de nutriments dans la colonne d'eau. En effet, les concentrations en N et P inorganique dissous mesurées dans la colonne d'eau en fin d'expérimentation étaient beaucoup plus élevées avec le traitement anoxie qu'avec le traitement *Chironomus plumosus* (15 fois plus élevées pour le N inorganique dissous et 6 fois plus élevé pour le P-PO₄³⁻).

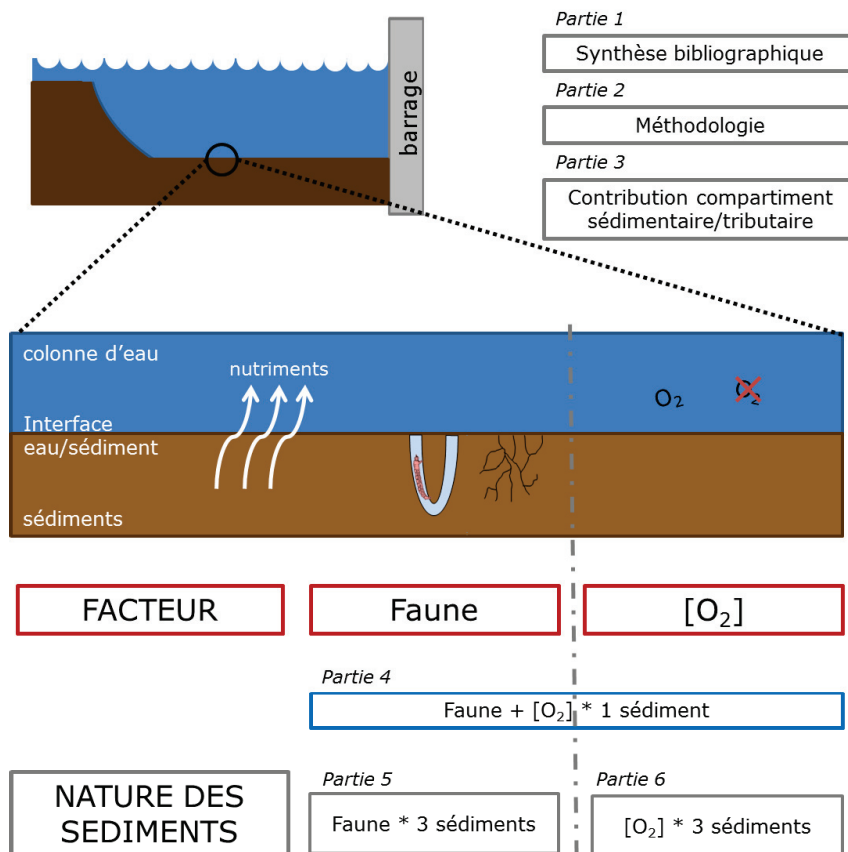


Figure 4.1 : Rappel du schéma synthétisant l'articulation des différentes parties de la thèse

ARTICLE 2: The influence of bioturbation and water column oxygenation on nutrient recycling in reservoir sediments

Edwige Gautreau^{1,2}, Laurence Volatier¹, Géraldine Nogaro², Emma Gouze², Florian Mermillod-Blondin¹

¹Université de Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS, ENTPE, UMR5023, Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, 69622 Villeurbanne, France

²EDF R&D, Laboratoire National d'Hydraulique et Environnement, 6 quai Watier, BP49, 78401 Chatou, France

Publié dans *Hydrobiologia*, doi:10.1007/s10750-019-04166-0

Abstract

Sediments are sinks of nutrients in reservoirs, but may also act as temporary nutrient sources to the water column, leading to eutrophication during the warm season. Several abiotic and biotic factors at the water–sediment interface are known to influence the role of sediments as temporary nutrient sources. This study aimed at quantifying the effects of two factors (i.e., oxygenation and bioturbation) on fluxes of nutrients from the water–sediment interface of the reservoir. An experimental approach was developed in the laboratory to test three fauna conditions (no fauna, presence of tubificid worms, and chironomid larvae) and three conditions of water column oxygenation (aerobic, fluctuating, and anaerobic conditions). Chironomid larvae significantly increased concentrations of N ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^-$) and PO_4^{3-} released from sediments by 3.7-fold and by 17-fold, whereas tubificid worms had a lesser effect (twofold for N and threefold for PO_4^{3-}). Anaerobic conditions increased N by 56-fold and PO_4^{3-} by 102-fold compared to the aerobic treatment. Thus, anaerobic conditions produced greater N and P fluxes than fauna. Nevertheless, fauna and anoxic conditions at the water–sediment interface should not be neglected when quantifying the role of sediments on nutrient dynamics in lakes and reservoirs.

Keywords

Water–sediment interface, Aerobic/anaerobic conditions, Chironomid larvae, Tubificid worms, Fauna activity, Nitrogen, Phosphorus

Introduction

Increasing anthropogenic nutrient discharge is the primary cause of eutrophication in aquatic ecosystems. This phenomenon occurs predominantly in aquatic systems such as lakes and reservoirs (Vitousek et al., 1997; Smith, 2003; Galloway et al., 2004). Effectively, reservoirs contribute to more than 50% of sediment retention in drainage basins around the world (4–5 gigatons year⁻¹, Vörösmarty et al., 2003), resulting in a massive accumulation of sediment-associated nutrients (nitrogen N and phosphorus P).

During the warm season, the eutrophication of aquatic ecosystems leads to algal blooms, and especially of cyanobacteria blooms caused by oxygen depletion in ecosystems (Schindler, 1974; Findlay & Kasian, 1987), which can give rise to effects on fish and macroinvertebrates (reduction of populations, Breitburg et al., 2009). For example, Foley et al. (2012) reported that decreasing dissolved oxygen (DO) concentrations occurred alongside eutrophication in a lake monitored for more than 40 years. Additionally, eutrophication significantly impacts human activities linked to reservoirs (drinking, fishing) and many eutrophic aquatic ecosystems fail to meet the EU Water Framework Directive (WFD 2000/60/EC; European Council, 2000) requirements, according to which all surface water must attain good ecological status by 2027.

In reservoirs, the excessive nutrient loading that results in the eutrophication of the water column has 2 origins: external [tributaries, atmospheric deposition, surface run-off, groundwater (Meinikmann et al., 2015)] and internal sources from the sediment compartment. In several cases, a reduction of external inputs did not efficiently reduce eutrophication because of internal sources associated with a massive accumulation of nutrients in the sediments, as shown for phosphorus by Søndergaard et al. (2003) or for nitrogen by Jeppesen et al. (2005). For example, the modeling approach developed by Wu et al. (2017) on the eutrophic lake Dianchi (China) showed that internal loading contributed to 77% for total P and 72% for total N compared to external loading. Moreover, the contribution of internal nutrient sources from sediments to water column eutrophication was the highest during the warm season. Effectively, the release rate of P from lake sediments into the water column can be more than 12-fold higher in late spring and summer than during other seasons (Penn et al., 2000; Qin et al., 2016). For internal inputs, molecular diffusion is classically considered the main mechanism influencing nutrient fluxes from sediments to the water column (Bernier, 1980 in Anschutz et al., 2012). Nevertheless, these fluxes are also known to be influenced by several factors: chemical (temperature, redox conditions, pH), physical (hydrodynamics such as water currents or wind), and biological (bioturbation) (Kristensen, 2000; Lavery et al., 2001; Ni & Wang, 2015). For example, the solubility of phosphate (PO₄³⁻) ions is determined by oxygen availability due to their affinity with iron oxides. The PO₄³⁻ ion can be adsorbed on the precipitated Fe(OH)₃-PO₄ complexes in the presence of oxygen (Mortimer,

1941; Boström et al., 1988; Wetzel, 2001a). Phosphates can also precipitate with calcite (CaCO_3) in alkaline conditions (as seen by House & Denison, 2002). Bioturbation by benthic animals (sediment reworking and irrigation of biogenic structures such as tubes and burrows) also influences N and P dynamics at the water-sediment interface. By modifying redox potentials and increasing water exchange at the water-sediment interface, burrowing animals can stimulate the release of N (ammonium and/or nitrate) from interstitial water to the water column (e.g., Krantzberg, 1985). For example, Pelegri & Blackburn (1996) reported a 5.8-fold stimulation of ammonium (NH_4^+) release rates from lake sediments due to the bioturbation activities of *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) (2000 larvae.m⁻²) in microcosms. Using a comparable experimental approach, Mermillod-Blondin et al. (2005) showed that tubificid worms (20,000 individuals.m⁻²) increased the release of NH_4^+ , and PO_4^{3-} from sediments by two- and fourfold, respectively. The influence of benthic fauna on nutrient fluxes at the water-sediment interface depends on their specific functional traits (building of biogenic structures, ventilation rate, depth of biogenic structures, and sediment reworking rate) (Kristensen et al., 2012). For example, Nogaro et al. (2016) showed that chironomid larvae that build and ventilate U-shaped tubes stimulated P release from the sediment to the overlying water, whereas tubificids that produce galleries and egest fecal pellets at the water-sediment interface increased P retention in sediment from eutrophic wetlands. Although *C. plumosus* can contribute to the release of nutrients into water column, they also bring oxygen into sediment and create oxic conditions near their burrow walls. These oxic conditions trap phosphates in $\text{Fe}(\text{OH})_3\text{-PO}_4$ complexes in sediments (Hupfer et al., 2019).

Based on these findings, our study aimed to quantify the relative contributions of bioturbation and oxygen concentrations on nutrient fluxes at the water-sediment interface of a eutrophic reservoir during the warm season when low oxygen conditions were expected at the water-sediment interface. Laboratory experiments were developed in mesocosms mimicking the water-sediment interface of the studied reservoir to evaluate the influence of bioturbating fauna (chironomid larvae, tubificid worms) and oxygen conditions in the water column (aerobic, anaerobic, and fluctuating conditions) on nutrients (N- NH_4^+ , N- NO_3^- , P- PO_4^{3-} , and SiO_2) released from sediments. For bioturbating fauna, oxygen uptake was also measured in the experiment, because these animals can prompt nutrient release by stimulating organic matter mineralization in sediments (Baranov et al., 2016; Murniati et al., 2017; Saaltink et al., 2018). We expected bioturbating fauna to significantly increase the release of nutrients from sediments (Mermillod-Blondin et al., 2004). Moreover, due to the increased ventilation in their biogenic structures, we hypothesized that the larvae of *C. plumosus* would generate higher release rates of nutrients and oxygen uptake than tubificid worms (Nogaro et al., 2016). Concerning DO conditions, anaerobic conditions would enhance the release of nutrients, especially N- NH_4^+ and P- PO_4^{3-} , compared with aerobic conditions. For the oxygen fluctuation treatment, we reproduced the daily variations of DO concentrations in the water column of eutrophic reservoirs (e.g., Balangoda, 2017;

Wetzel, 2001b) by using the natural oxygen uptake of the sediment column without oxygen supply. Thus, oxygen fluctuations were expected to increase nutrient release from sediments in comparison with aerobic conditions if oxygen uptake was high enough to produce aerobic-anaerobic fluctuations in the water column.

Materials and methods

Study site presentation, sediment collection, and preparation

The study site is Puyvalador reservoir, which is regularly impacted by blooms of cyanobacteria (e.g., *Synechococcus* sp. and *Anabaena spiroides* Klebahn during the summer. This reservoir is located in the French Pyrenees Mountains (42° 38' N, 2° 07' E) at an altitude of 1421 m. At its maximum storage level, its surface is 90 ha for a volume of 10.1 hm³. The maximum depth is 21 m and the mean water residence time is 40 days. This reservoir is part of a hydroelectric complex operated by Electricité de France (EDF) and has two main tributaries: the Aude and the Galbe rivers. The Puyvalador reservoir is eutrophic according to EU Water Framework Directive criteria (Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse, 2015). The central area of the Puyvalador reservoir, where its depth is maximal, is the main sedimentation zone and contains a high percentage (80%) of fine particles (< 63 µm) compared to areas influenced by the tributaries (Gautreau et al. *in prep*). Sediments from this area are characterized by concentrations of 45 g.kg⁻¹ DW (dry weight) of total organic carbon, 6 g.kg⁻¹ DW of total N and 896.11 µg.kg⁻¹ DW of total P, 33 g.kg⁻¹ DW of Fe, 342 mg.kg⁻¹ DW of Mn, 4 g.kg⁻¹ DW of Ca, and 34 g.kg⁻¹ DW of Al. Measurements of benthic fauna densities during the summer indicated that 4th-stage larvae of *C. plumosus* and tubificid worms were the most abundant taxa with average densities of 2095 individuals.m⁻² and 18,190 individuals.m⁻², respectively.

For the present experiment, sediments from the central area were collected with an Eckman grab in September 2017. After sampling, they were frozen at -18°C for several weeks to kill the ambient fauna (Biles et al., 2002). In parallel, a subsample of unfrozen sediment was kept at 15°C (corresponding to the reservoir temperature at the water-sediment interface during sediment collection) to preserve the microbial activity of the collected sediments and to serve as an inoculum for the experiment. Fifteen days before preparing the mesocosm, this subsample was sieved at 80 µm to remove ambient fauna and added to the unfrozen sediments. This incubation time of 15 days was long enough as shown by Mermillod-Blondin et al. (2001), who measured a bacterial recolonization of previously sterilized sediments in less than 1 week.

Mesocosms and experimental setup

Experiments were performed in 15 mesocosms made of Plexiglas cylinders with an internal diameter of 10 cm and a height of 20 cm (Figure 4.2). Mesocosms were placed in a 15°C temperature-controlled room, mimicking the summer temperature at the water-sediment interface of the reservoir. They were then filled with a layer of incubated sediments (10 cm) overlaid with synthetic water (10 cm) (composition of synthetic water: 96 mg.L⁻¹ NaHCO₃, 39.4 mg.L⁻¹ CaSO₄·2H₂O, 60 mg.L⁻¹ MgSO₄·7H₂O, and 4 mg.L⁻¹ KCl; pH 7.5 (US EPA, 1991)). Oxic conditions were maintained in the mesocosms by bubbling the water column with atmospheric air (Figure 4.2). Mesocosms were also equipped with peristaltic pumps to continuously recirculate the water column and prevent DO stratification and water flow was adjusted to limit sediment resuspension (6 mL.min⁻¹). Oxygen probes were placed on the recirculation system of the peristaltic pumps to measure DO concentrations.

The mesocosms were run over a period of 14 days to homogenize the experimental conditions among the systems. After this period, we measured oxygen uptake in all mesocosms to assure that similar aerobic microbial activity was occurring in the sediment of all the mesocosms. After, the water column of all mesocosms was renewed with synthetic water to eliminate the initial flush of nutrients when the mesocosms were filled with sediments and water.

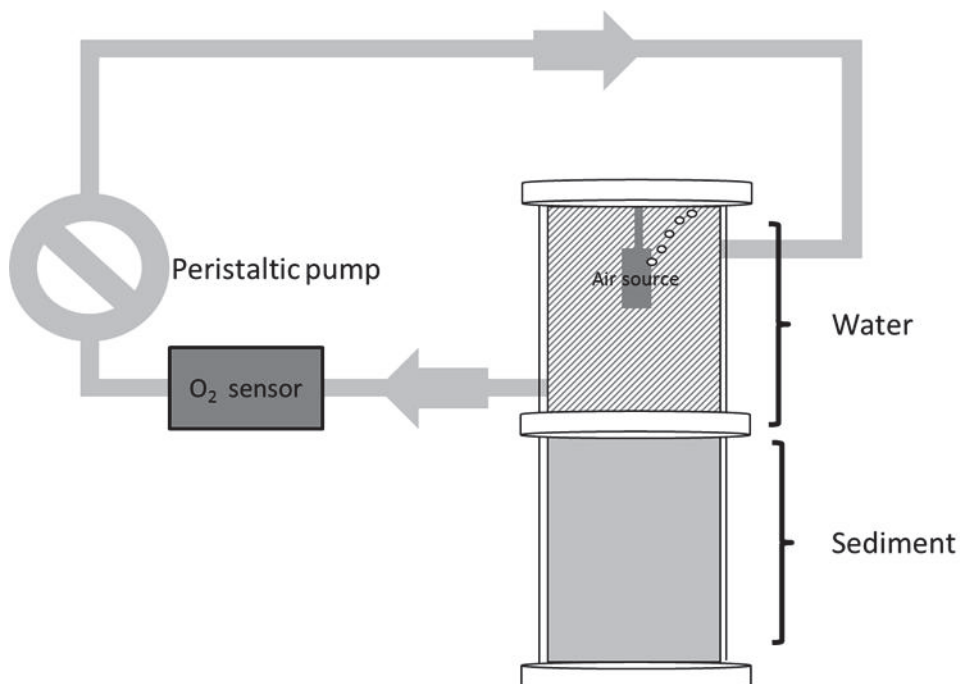


Figure 4.2 : Schema of the mesocosm installation with peristaltic pump, oxygen sensor, and air source. Sediment and water column compartments were 10 cm in height, corresponding to a volume of 0.785 L for each compartment

Experimental design

Fifteen mesocosms were set up to quantify the influence of fauna and DO on nutrient fluxes. To test the influence of fauna, the water columns of the mesocosms were saturated in DO. Three conditions were tested with three mesocosms per condition: (1) control mesocosms without fauna, (2) mesocosms with an addition of 150 tubificid worms (more than 90% belonging to the species *Tubifex tubifex* (Müller, 1774), Michel Lafond, pers. com), and (3) mesocosms with an addition of 15 4th-stage larvae of *C. plumosus*. The tested animals were acquired from professional breeders. Densities (19,230 individuals per m² for tubificid worms and 1923 individuals per m² for *C. plumosus*) matched the natural densities measured in the field during the summer (see Study site presentation). Three conditions with three replicated mesocosms per condition were used to test the influence of DO concentrations on nutrient fluxes: (1) mesocosms with a water column saturated in DO (the same systems used as control mesocosms without fauna), (2) mesocosms without fauna and with a DO decrease every 12 h (aeration was turned on and off every 12 h), and (3) mesocosms without fauna and with anaerobic conditions in the water column.

Measurements

Nutrient dynamics and aerobic microbial respiration were measured during the 15 days of the experiment to study the effects of oxygen conditions and bioturbation on biogeochemical processes. Nutrient dynamics were measured by collecting water samples from the water column 7 times: on Day 0 just before the treatment and on days 3, 6, 8, 10, 13, and 15 after the treatment. At each sampling date, 30 mL of overlying water was collected from the top of the water column, filtered through GF/F filters (0.7 µm, Whatman), and conserved at 4°C before chemical analyses. N-NH₄⁺, N-NO₃⁻, P-PO₄³⁻ and SiO₂ concentrations of all samples were determined using colorimetric methods with a sequential analyzer (SmartChem200, AMS Alliance). During the experiment, the sampled volume of water for analyses (30 mL) was replaced with 30 mL of artificial water to keep a constant volume of overlying water. Moreover, to prevent the oxygenation of anoxic mesocosms during sampling, the water collected from the mesocosms was replaced with synthetic water without allowing air into the containers.

DO fluxes were measured to evaluate the influence of bioturbating fauna on aerobic microbial respiration. These measurements were performed a day before fauna introduction (day 1) and on days 2, 7, and 14 after the introduction of fauna. At each sampling date, the mesocosms were sealed to prevent contact with the atmosphere and the incubation time was limited to 4 h to prevent DO concentrations from falling below 5 mg.L⁻¹. DO was measured with a Pocket Oxygen Meter FireStingGO2 (Pyroscience) every hour during the incubation. DO

fluxes in the mesocosms were calculated from the linear decrease of DO over time and expressed as μmol of O_2 consumed per hour and m^2 of sediment surface.

Data analysis

For chemical variables and DO fluxes measured at different times (after treatment), the effects of fauna were tested using one-way repeated-measures analyses of variance (RM-ANOVAs) on days 3, 6, 8, 10, 13, and 15 for nutrient concentrations and 2, 7, and 14 for DO fluxes with fauna treatment (control without fauna, chironomids, and tubificids treatments) as main effect. The effect of DO was also tested by one-way RM-ANOVAs on days 3, 6, 10, 13, and 15 for nutrients with oxygenation treatment (control with saturated DO, DO fluctuation, and anoxia treatments) as main effect. When one-way RM-ANOVAs were significant (i.e., $P < 0.05$), Tukey's post hoc tests were performed on the last day of the experiment to evaluate which treatments differed after 15 days of mesocosm stabilization. For all variables and before statistical analyses, the normality and the homoscedasticity of the residues were verified using the Shapiro–Wilk's test and the Bartlett's test, respectively. All statistical analyses were done with R v.3.3.2 software.

Results

Influence of bioturbation on nutrient dynamics, nutrient release rates, and DO fluxes

Visual observations during the experiment

During the experiment, the sediments in control mesocosm presented the dark color characteristics of anoxic conditions (Figure 4.3-A). Chironomid larvae produced U-shaped tubes in the top 5 cm of the sediment (Figure 4.3-B). The ventilation of these structures by the chironomids produced a brown-colored oxic zone on the tube walls surrounded by dark colored anoxic sediments in the non-bioturbated zones (Figure 4.3-B). Tubificid worms dug galleries in the whole sediment column (10 cm deep, (Figure 4.3-C) and deposited fecal pellets at the sediment surface. Nevertheless, we did not observe any brown oxidized zone on the gallery walls produced by the tubificid worms.

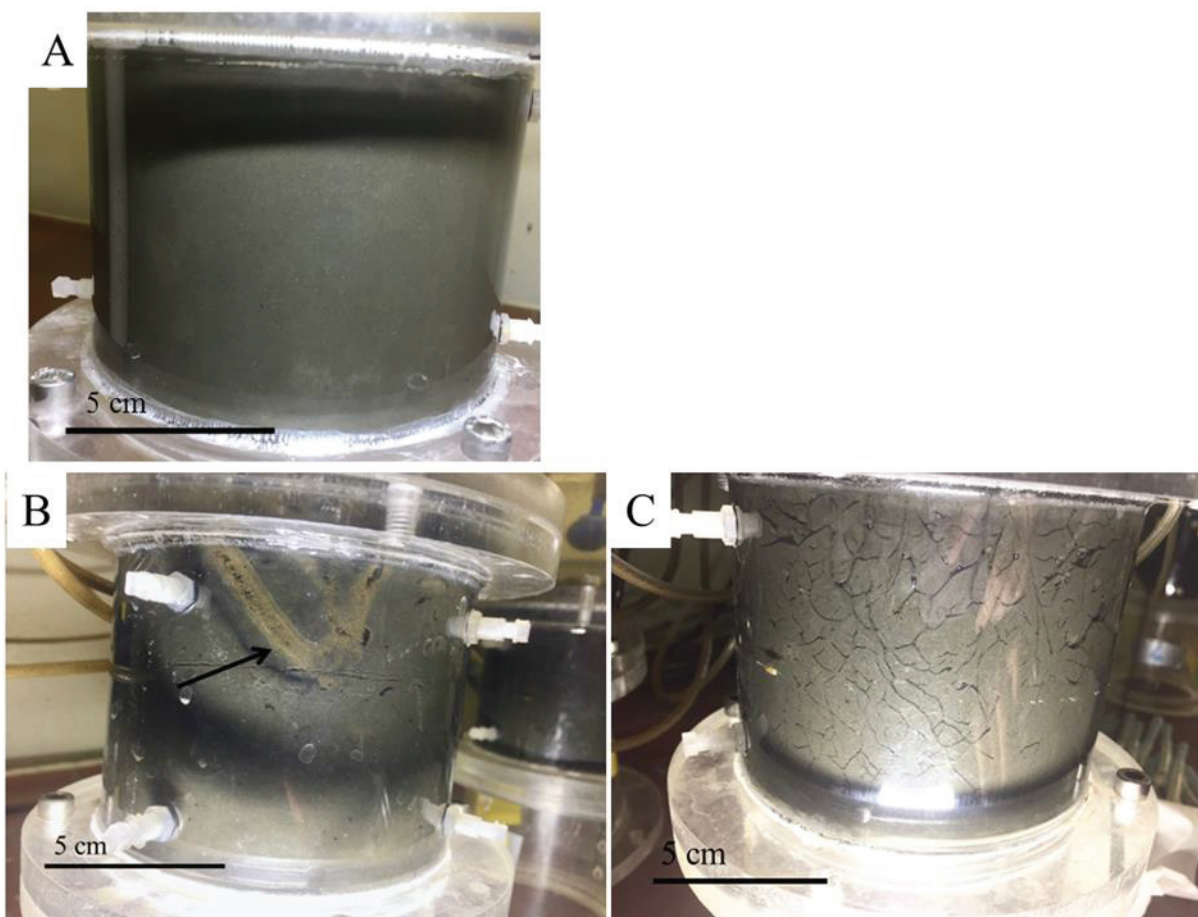


Figure 4.3 : Pictures of the mesocosms: A control treatment without fauna, B U-shaped tubes produced by chironomid larvae on the inner wall of a mesocosm, and C galleries produced by tubificid worms on the inner wall of a mesocosm

Nutrient concentration dynamics and release rates

N-NH₄⁺ concentrations measured in the water column of all treatments significantly increased during the first 6 to 8 days of the experiment and decreased thereafter (Figure 4.4-A, one-way RM-ANOVA, time effect, ****P* < 0.0001). This initial N-NH₄⁺ increase was significantly higher in the chironomid treatment compared to the control and tubificid treatments (one-way RM-ANOVA, fauna treatment, **P* < 0.01). Nevertheless, after 15 days of mesocosm stabilization with fauna, N-NH₄⁺ concentrations were comparable in the control, tubificid worm and chironomid treatments (Tukey's test, *P* value > 0.05).

N-NO₃⁻ concentrations measured in the water column significantly increased over the course of the experiment from 0.1 mg.L⁻¹ at day 0 to 1.1, 2.2, and 3.4 mg.L⁻¹ at the end of the experiment for the control, tubificid, and chironomid treatments, respectively (Figure 4.4-B, one-way RM-ANOVA, time effect, ****P* < 0.0001). These N-NO₃⁻ increases differed over time depending on the treatment (one-way RM-ANOVA, "fauna treatment * time" effect, ****P* < 0.0001). Significant N-NO₃⁻ increases occurred in the first days for the controls and in the presence of tubificids, whereas N-NO₃⁻ concentrations increased between days 6 and 13 in the presence of chironomids (Figure 4.4-B). This N-NO₃⁻ increase in the chironomid treatment was concomitant with the decrease of N-NH₄⁺ concentrations in the water column (Figure 4.4-A). At the end of the experiment, N-NO₃⁻ concentrations were significantly higher in the chironomid treatment compared to the control and tubificid treatments (Tukey's tests, *P* value < 0.05). Considering both inorganic N-NH₄⁺ and N-NO₃⁻ concentrations, inorganic N concentrations measured on day 15 in the chironomid and tubificid treatments were, respectively, 3.7-fold and twofold higher than in the control treatment (Tukey's tests, *P* value < 0.05).

P-PO₄³⁻ concentrations measured in the water column in the presence of chironomids significantly increased from 1 µg.L⁻¹ at day 0 to 60 µg.L⁻¹ on day 6 and then decreased to reach 21 µg.L⁻¹ on day 15 (Figure 4.4-C). In comparison, P-PO₄³⁻ concentrations in the water column of the control and tubificid treatments remained below 10 µg.L⁻¹ throughout the experiment. Then, after the 15 days of the experiment, P-PO₄³⁻ concentrations in the chironomid treatment were 17-fold higher than those measured in the control treatment. Despite low P-PO₄³⁻ concentrations, the occurrence of tubificid worms also increased P-PO₄³⁻ concentrations by threefold in water column in comparison with the control treatment (Tukey's test, *P* value < 0.05).

SiO₂ concentrations measured in the water column significantly increased in all treatments over the course of the experiment (Figure 4.4-D, one-way RM-ANOVA, time effect, ****P* < 0.0001) and reached 20 mg.L⁻¹ for the chironomid treatment and 13 mg.L⁻¹ for the control and tubificid treatments on day 15 (one-way RM-ANOVA, treatment effect, **P* < 0.01). This SiO₂ increase was significantly higher in the chironomid treatment as compared to other treatments (Tukey's

tests, $*P < 0.01$). At day 15, concentration of SiO_2 was 1.4-fold higher in chironomid treatment than in the control treatment.

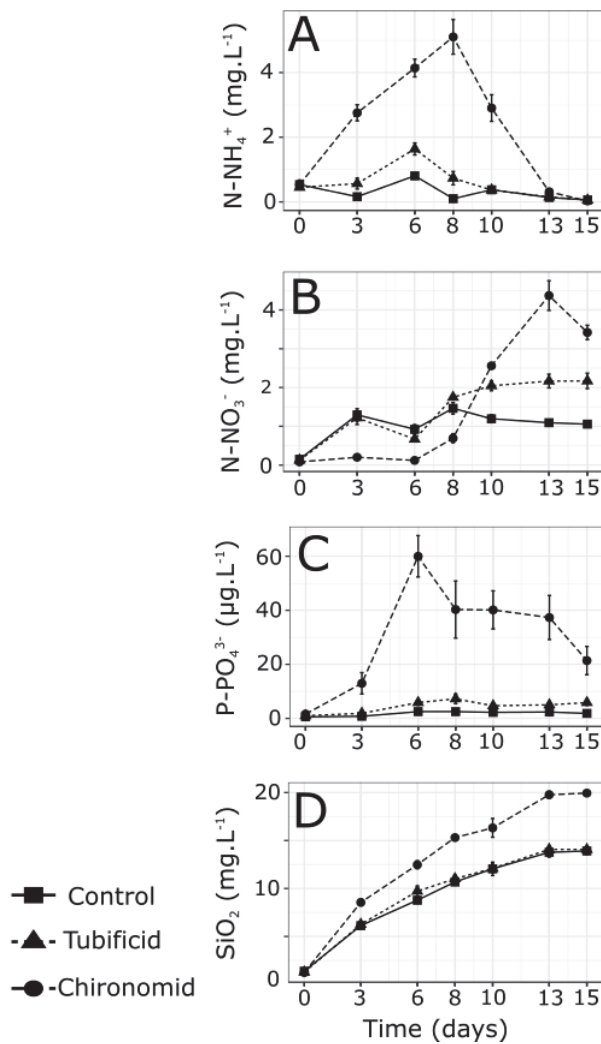


Figure 4.4 : Concentrations of N-NH_4^+ one-way RM-ANOVA, 'treatment * time' effect, N-NH_4^+ (A), N-NO_3^- (B), P-PO_4^{3-} (C), and SiO_2 (D) measured in the water column of the mesocosms during the experiment for the three fauna treatments (mean \pm standard error, $n = 3$)

Oxygen uptake

DO uptake rates were comparable in all mesocosms before the introduction of fauna (around $1500 \mu\text{mol.h}^{-1}.\text{m}^{-2}$) and significantly varied during the course of the experiment with the highest rates measured on day 7 (Figure 4.5, one-way RM-ANOVA, time effect, $***P < 0.0001$). After the introduction of fauna, the presence of chironomid larvae significantly increased oxygen uptake rates in comparison with the other treatments (one-way RM-ANOVA, treatment effect, $***P < 0.0001$; Tukey's tests, $*P < 0.01$). For example, the mean DO uptake rate measured on day 14 was twofold higher in the chironomid treatment (i.e., 2665

$\mu\text{mol}\cdot\text{hour}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$) than in the control treatment (i.e., $1196 \mu\text{mol}\cdot\text{hour}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$). Mean DO uptake rates measured in the tubificid treatment were slightly higher than in the control treatment, but this effect was not statistically significant on all sample dates (see post hoc Tukey's tests in Figure 4.5).

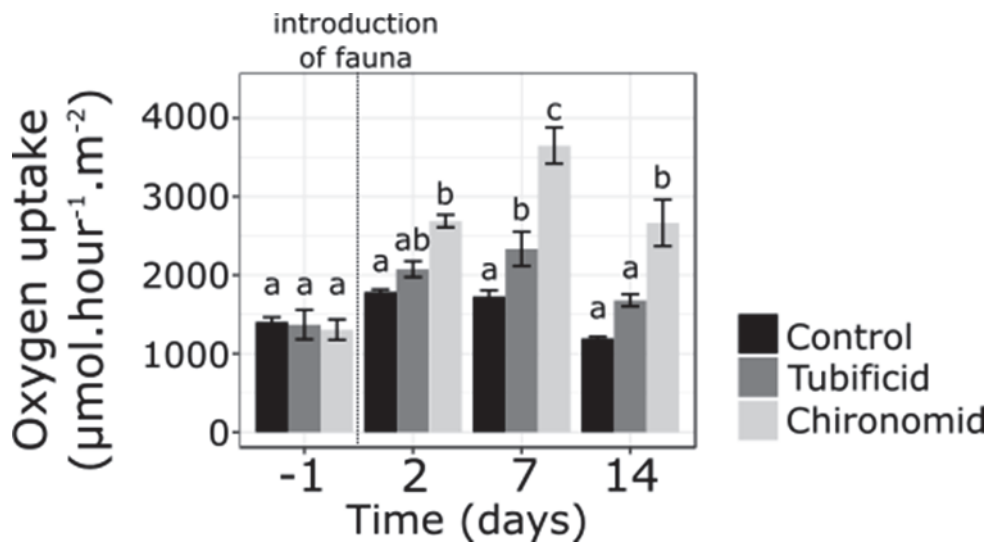


Figure 4.5 : Oxygen uptake rates (fluxes from the water column to the sediment) measured for the three fauna treatments (mean \pm standard error, $n = 3$ mesocosms). For each panel, the letters (a, b, and c) mark significant differences among the treatments (see axis label, Tukey's post hoc test, $P < 0.05$)

Influence of oxygen conditions in the water column on nutrient dynamics and release rates

Our experimental approach allowed us to generate contrasting oxic/anoxic conditions in the water column for the three treatments. DO concentrations were maintained above 9 mg.L⁻¹ in the water column for the DO-saturated control treatment, whereas they remained below 0.05 mg.L⁻¹ in the anoxic treatment during the whole experiment. In the DO fluctuation treatment, DO concentrations varied daily from 9 mg.L⁻¹ during aeration to 5 mg.L⁻¹ about 12 h after ceasing water column aeration (Supplementary Material 1).

N-NH₄⁺ concentrations measured in the water column significantly increased from 0.5 mg.L⁻¹ to 6.4 mg.L⁻¹ throughout the experiment in the anoxia treatment, whereas only small variations in N-NH₄⁺ concentrations were measured in the DO-saturated control and the DO fluctuation treatments (Figure 4.6-A, ****P* < 0.0001). Effectively, at the end of the experiment, concentrations of N-NH₄⁺ were 102-fold higher in anoxia treatments than in the DO-saturated control treatments (Tukey's tests, **P* < 0.01).

In contrast, N-NO₃⁻ concentrations in the water column increased significantly in the DO-saturated control and DO fluctuation treatments from 0 mg.L⁻¹ on day 0 to about 1 mg.L⁻¹ from day 3 to day 15, whereas N-NO₃⁻ concentrations in the anoxia treatment remained low (around 0.04 mg.L⁻¹) throughout the experiment (Figure 4.6-B, one-way RM-ANOVA, "treatment * time" effect, ****P* < 0.0001). Following this, N-NO₃⁻ concentrations were 27-fold higher in the control treatment than in the anoxia treatment at the end of the experiment (Tukey's tests, **P* < 0.01).

Similar to N-NH₄⁺ dynamics, P-PO₄³⁻ concentrations in the water column significantly increased from 0 to 1034 µg.L⁻¹ over the course of the experiment in the anoxia treatment, whereas P-PO₄³⁻ concentrations remained low (around 3 µg.L⁻¹) in the two other treatments (Figure 4.6-C, one-way RM-ANOVA, "treatment * time" effect, ****P* < 0.0001). At the end of the experiment, concentrations of P-PO₄³⁻ in the water column were 56-fold higher in the anoxia treatment than in the control treatment (Tukey's tests, **P* < 0.01).

SiO₂ concentrations measured in the water column significantly increased in all treatments during the experiment (Figure 4.6-D, one-way RM-ANOVA, time effect, ****P* < 0.0001) with greater increases detected in the anoxia treatment (19.2 mg.L⁻¹ at day 15) compared to the other treatments (about 13–14 mg.L⁻¹ at day 15) (one-way RM-ANOVA, treatment effect, **P* < 0.01).

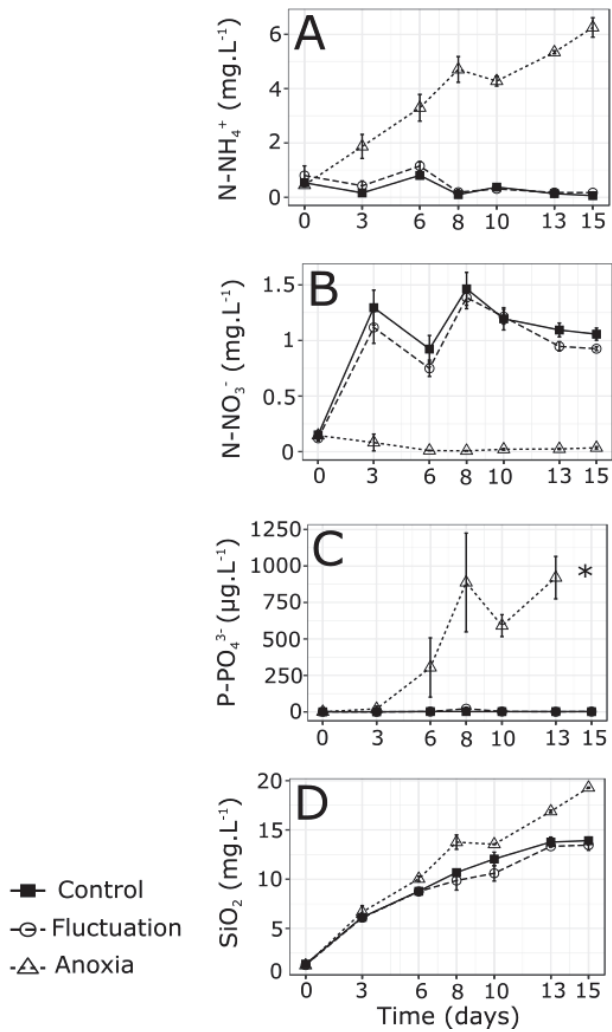


Figure 4.6 : Dynamics of N-NH₄⁺ (A), N-NO₃⁻ (B), P-PO₄³⁻ (C), and SiO₂ (D) measured in the water column over the course of the experiment for the three DO treatments (mean ± standard error, n = 3). *Concentrations of P-PO₄³⁻ in the anoxia treatment at day 15 are lacking due to an analytical problem.

Discussion

Influence of fauna on the dynamics of nutrients in water column

Nutrient concentrations in the water column were highly variable throughout the experiment in the fauna treatments. More precisely, the occurrence of chironomids in the mesocosms produced peaks of N-NH_4^+ and P-PO_4^{3-} in the water column for the first 8 days of the experiment. These releases of reduced compounds (N-NH_4^+ and P-PO_4^{3-}) from the pore water of the sediments were more probably due to the initial installation (building and ventilation of U-shaped tubes) of the chironomids in poorly oxygenated sediments (as illustrated in Supplementary Material 2). This effect of chironomid larvae, flushing reduced compounds from sediments to the water column, has been commonly observed in experimental studies on organic-rich lake sediments (Pelegri & Blackburn, 1996; Hansen et al., 1998; Stief & De Beer, 2006). Nevertheless, this effect was temporary in the present experiment and, after an initial flush, N-NH_4^+ concentrations decreased concomitantly with an increase of N-NO_3^- concentrations in the water column. This evolution of inorganic N compounds in the water column corresponds to a classic sequence of nitrification (Bowen et al., 2014; Pigneret et al., 2016), which was more likely effected by aerobic microorganisms present in the oxygen-saturated water column at the top layer of oxidized sediment. Since this process was mainly detected in the presence of chironomids, we also expect that the burrow walls were highly active zones for nitrification. Several authors have demonstrated that burrow construction and ventilation by *C. plumosus* increase the aerobic surface of the water-sediment interface and thus produce favorable zones for nitrification and coupled nitrification-denitrification (Pelegri & Blackburn, 1996; Svensson & Leonardson, 1996; Lewandowski & Hupfer, 2005; Lewandowski et al., 2007; Moraes et al., 2018). This effect was shown with oxidized sediments near the U-shaped tubes. Accordingly, after 15 days of stabilization, the influence of chironomid larvae bioturbation on N fluxes was predominantly associated with a release of N-NO_3^- from oxidized sediments (Supplementary Material 2) rather than a release of N-NH_4^+ from poorly oxygenated sediments (as observed during chironomid installation, Supplementary Material 2). Concerning P dynamics, the presence of chironomids induced an initial flush of P-PO_4^{3-} from the sediments into the water column (i.e., up to 60 mg.L^{-1}) during the first week of the experiment followed by a small decrease of P-PO_4^{3-} concentrations in the water column of the second week, which remained around $30\text{--}40 \text{ }\mu\text{g.L}^{-1}$ until the end of the experiment. Following this, a stimulating effect of chironomid ventilation on P-PO_4^{3-} concentrations compared to the control treatment without fauna was observed until the end of the experiment. According to Lewandowski & Hupfer, (2005), Hölker et al., (2015) and Hupfer et al., (2019), the supply of DO in chironomid burrows could have produced an adsorption of the

P-PO₄³⁻ initially flushed into the water column into Fe(OH)₃-PO₄ complexes in Fe-rich sediments (33 g.kg⁻¹ DW of total Fe, see materials and methods). Such a mechanism probably occurred during our experiment inducing the small decrease of P-PO₄³⁻ in the water column after day 6, but it did not lead to a complete adsorption of the P-PO₄³⁻ flushed from the sediment. We suppose that P-PO₄³⁻ adsorption occurring in aerobic conditions and enhanced by chironomid ventilation was compensated by a constant flush of P-PO₄³⁻ from the anoxic sediments due to chironomid bioturbation (Supplementary Material 2). As the dynamics of nutrients in the chironomid treatments throughout the experiment were largely associated with the installation of benthic chironomid larvae in sediments, we compared the effects of the three fauna treatments on nutrients in the water column by considering the last day of the experiment after the 15 days of stabilization of the biogeochemical processes in the mesocosms.

Influence of bioturbation on nutrient concentrations and oxygen uptake

According to our prediction, the ventilation of U-shaped burrows by *C. plumosus* greatly increased inorganic N (x 3.7) and P-PO₄³⁻ (x 17) concentrations in the water column after 15 days of experimentation by creating water exchanges at the water-sediment interface. Indeed, the presence of oxic brown sediments observed on the chironomids' burrow walls demonstrated a transfer of oxygen-saturated water from the water column in the biogenic structures built by animals in anoxic sediments. This ventilation of U-shaped burrows produced a significant stimulation of oxygen uptake (twofold increase on day 7 compared to the control treatment without fauna) by increasing the supply of DO in the sediments. This stimulation of oxygen uptake by chironomids probably contributed to nutrient dynamics by stimulating microbial activities and organic matter mineralization in the sediments (Aller, 2001). Nevertheless, the major mechanism explaining the influence of chironomid larvae on nutrient fluxes at the water-sediment interface was burrow ventilation, which increased the release rates of nutrients (inorganic nitrogen N-NH₄⁺, N-NO₃⁻ and P-PO₄³⁻) accumulated in the pore water (Lewandowski & Hupfer, 2005; Lewandowski et al., 2007). The increase (+ 50%) of SiO₂ concentration in water column with *C. plumosus* was in accordance with this mechanism of burrow ventilation as silicate fluxes were found to depend on the irrigation of biogenic structures by benthic fauna (e.g., Mermillod-Blondin et al., 2004). In contrast with chironomid larvae, tubificid worms had a lesser influence on concentrations of N (x2 in comparison with the control treatment) and P (x3 in comparison with the control treatment) in the water column in our experimental conditions. Such contrasted effects of *C. plumosus* and tubificid worms on nutrient concentrations were related to their different bioturbation activities in the

sediment. Tubificid worms produce deep biogenic structures in the sediment column, but they do not ventilate their galleries to the same extent as chironomids (Leuchs, 1986; Wood, 1975 in Svensson et al., 2001). In the presence of tubificid worms, SiO_2 concentrations did not significantly differ from the controls without fauna, indicating that tubificids did not strongly enhance water exchanges, oxygen uptake, or the release of reduced compounds (N-NH_4^+ and P-PO_4^{3-}) at the water-sediment interface. Our results contrasted with several studies showing a significant stimulating effect of tubificid worms on oxygen uptake at the water-sediment interface (Fukuhara & Sakamoto, 1987; Mermillod-Blondin & Rosenberg, 2006; Saaltink et al., 2018). For example, Mermillod-Blondin et al. (2008) showed that tubificid worms at a density ($21,000 \text{ individuals.m}^{-2}$), close to those used in our experiment ($19,230 \text{ individuals.m}^{-2}$), stimulated oxygen uptake by around twofold from sediments rich in organic matter. Such contrasting results were more likely due to differences in sediment characteristics, which could largely modulate the functional significance of bioturbation at the water-sediment interface (e.g., Nogaro et al., 2016). In the present study, the total organic carbon concentrations in the sediments were indeed fourfold lower than concentrations in sediments tested by Mermillod-Blondin et al. (2008) (i.e., about 4.5% vs. 20% DW, respectively). Sediment organic content could have a significant influence on nutrient dynamics because the microbial mineralization of organic matter in the sediment determines (1) the production of inorganic nutrients (N-NH_4^+ and P-PO_4^{3-}) and (2) the redox conditions in the sediment column (Forsberg, 1989; Kristensen, 2000). Lower sediment organic content in our study might have induced lower microbial activity and associated redox conditions (more oxygen, less anaerobic sediment processes) compared to Mermillod-Blondin et al. (2008). This could explain why N-NO_3^- released from sediments was higher in the present study than N-NH_4^+ released in the presence of tubificids compared to the control treatment whereas N-NH_4^+ concentrations dominated inorganic N fluxes in Mermillod-Blondin et al. (2008). Therefore, we hypothesize that the role of bioturbation in nutrient dynamics is tightly linked to the sediment organic content (and associated redox conditions) but further experiments using a wide variety of sediments are needed to clarify this link.

Influence of the oxygenation treatment on nutrient fluxes

According to our prediction, the anoxia treatment increased N-NH_4^+ concentrations by 102-fold and P-PO_4^{3-} concentrations by 56-fold in comparison with the well-oxygenated control treatment. In contrast, the treatment with DO fluctuations did not affect nutrient fluxes in comparison with the control treatment because sediment DO uptake was not high enough to produce anoxic conditions in the water column (DO concentrations never dropped below 5 mg.L^{-1} during the experiment). In consequence, DO fluctuations had no significant effect on P

released from sediment as the desorption of P from Fe, Mn, Al, or Ca only occurs under anoxic conditions (Dahm et al., 1987 in Boulton et al., 1998). Moreover, the Fe:P ratio (by weight) in Puyvalador sediments is around 34.67 (so above 15) and can control internal P loading in the presence of oxygen (Jensen et al., 1992). Moreover, DO fluctuations did not stimulate organic matter mineralization in sediments, a mechanism reported by Aller (2001) in marine sediments. Several studies have highlighted that anaerobic conditions in the water column are a major factor for the release rates of N-NH₄⁺ and P-PO₄³⁻ from sediments (Boström et al., 1988; Hedin et al., 1998; Wetzel, 2001b, c; Beutel, 2006; Ekeröth et al., 2016; Rapin et al., 2019). Effectively, N-NH₄⁺ produced by organic matter mineralization was nitrified into N-NO₃⁻ when DO was available to microorganisms (in the control and fluctuation treatments) whereas N-NH₄⁺ accumulated in anoxic conditions (in the anoxic treatment). Therefore, fluxes of inorganic N from the sediment to the water column were dominated by N-NO₃⁻ fluxes in the control and fluctuation treatments and by N-NH₄⁺ in the anoxic treatment (Supplementary Material 3). P fluxes were linked with adsorption mechanisms modulated by DO concentrations: P-PO₄³⁻ was adsorbed with Fe(OH)₃ and Mn(OH)₂ in aerobic conditions and released when oxygen was limited (Supplementary Material 3). Surprisingly, SiO₂ fluxes from the sediment to the water column were also stimulated by anoxic conditions, whereas the SiO₂ dynamics were not dependent on redox conditions like P or Fe, which precipitated in oxic conditions (Tessenow, 1972 in Graneli, 1979). We can suppose that this increase in SiO₂ fluxes under anoxic conditions was associated with the production and ebullition of CH₄ bubbles produced in sediments during the experiment. Indeed, gas production was observed in the anoxic treatment during the experiment and it has been shown that the ebullition of CH₄ could be a significant driver of water fluxes and the associated dissolved solutes from pore water to water column (Klein, 2006; Cheng et al., 2014). Consequently, such process might have contributed to the release of SiO₂ but also reduced nutrients (N-NH₄⁺ and P-PO₄³⁻) from pore water to the water column.

Conclusion

The present study showed that natural densities of *C. plumosus* larvae could increase N (N-NH₄⁺ + N-NO₃⁻) and P-PO₄³⁻ release rates by 3.7- and 17-fold, respectively, in short-term laboratory experiments. Anoxic conditions in the water column had greater influence on the concentrations of N (x102 in comparison with the control) and P (x56 in comparison with the control) in the water column than the most efficient bioturbator-chironomid larvae (x3.7 for N and x17 for P). These results confirmed the main conclusion of Ekeröth et al. (2016) in marine sediments, which stated that oxygen conditions were a stronger regulator of P fluxes than benthic fauna. The greater influence of anoxia on N release from sediments in comparison with bioturbation was more surprising and could be due to a lack of denitrification in anoxic conditions. Effectively, the stimulating influence of ventilated U-shaped tubes on nitrification-denitrification coupling reported in several studies (Svensson & Leonardson, 1996; Moraes et al., 2018) might have led to N loss from chironomid mesocosms (NH₄⁺ → NO₃⁻ → N₂) and in that way a limitation of inorganic dissolved N accumulated in the water column during the experiment. In contrast, the lack of nitrification in anoxic conditions might have suppressed N-NO₃⁻ denitrification and produced a high accumulation of N-NH₄⁺ in the water column during the experiment. Nevertheless, this explanation needs to be verified by measuring the denitrification potential in each experimental treatment.

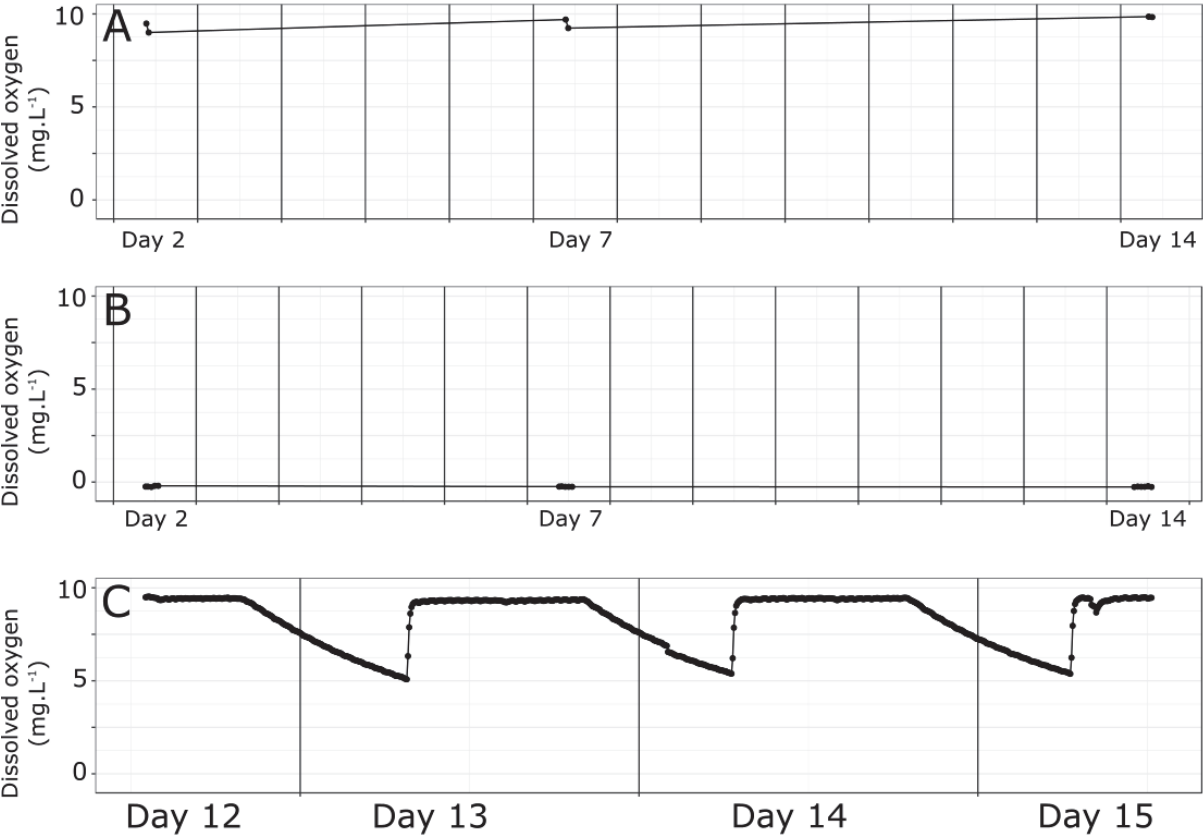
Overall, we can conclude that the presence of efficient bioturbating fauna and anoxia at the sediment–water interface should not be neglected in the evaluation of nutrient dynamics in lake sediments during the warmer season during which algae blooms can occur. This demonstrates the need to consider environmental biogeochemistry when studying the dynamics of benthic invertebrates to provide reliable and ecologically relevant assessments of nutrient cycling in reservoirs. Nevertheless, nutrient dynamics in sediments depend on several factors linked to sediment characteristics such as organic matter concentration and Fe content (e.g., Forsberg, 1989; Jensen et al., 1992). We must extend our experimental approach to several reservoir sediments to evaluate how the effects of bioturbation and anoxia on nutrient dynamics depend on sedimentary characteristics. This is a necessary step to develop a more generalized framework to describe the effects of environmental factors on nutrient dynamics during the warm season in reservoirs that may be subject to algal blooms.

Acknowledgements

The authors thank the ANRT (Association Nationale Recherche Technologie) and EDF (Electricité de France) for Edwige Gautreau's Ph.D. Grant (convention bourse CIFRE- EDF: No. 0733/2016). This study was funded by a partnership between EDF and CNRS (CNRS No. 149389) and by Lyon Metropole through the equipment acquisition on Sedaqua Platform (Contrat Plan Etat Région). This work was performed within the framework of the EUR H2O'Lyon (ANR-17-EURE-0018) of Université de Lyon (UdL), within the program "Investissements d'Avenir" operated by the French National Research Agency (ANR). We are grateful to Félix Vallier, Athos Environnement (Antoine Thouvenot, David Foltier, and Benjamin Legrand), Pierre Rossignol, Laurent Simon, Michel Lafont, and Pierre Marmonier for their support and advice during field and laboratory work. We also wish to thank Jörg Lewandowski and one anonymous referee for their pertinent comments which significantly improved a previous draft of this manuscript.

Supplementary material 1

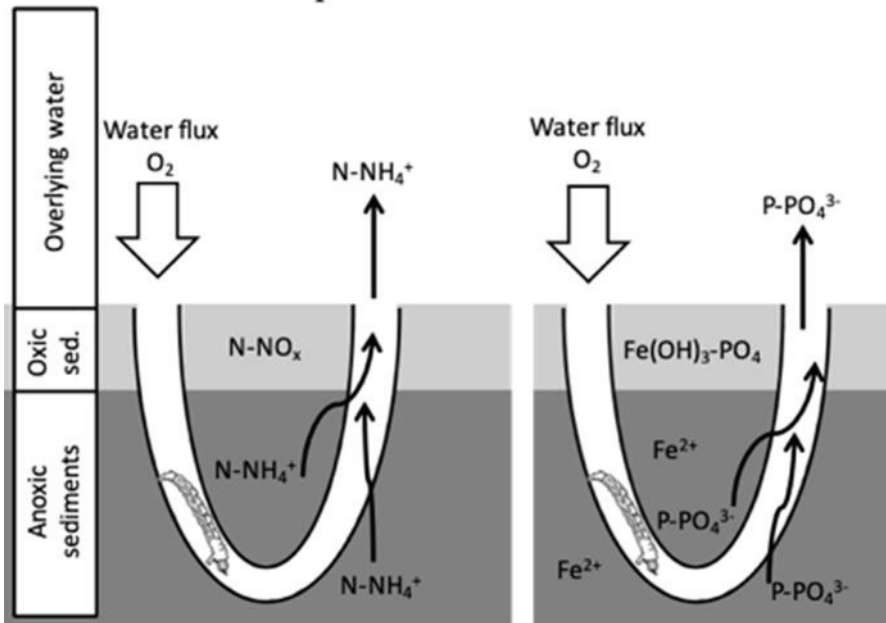
(A) Concentration of dissolved oxygen (mg.L-1) in control treatment from day 2 to day 14, (B) concentration of dissolved oxygen (mg.L-1) in anoxia treatment from day 2 to day 14 and (C) concentration of dissolved oxygen (mg.L-1) monitored in fluctuation treatment from day 12 to day 15



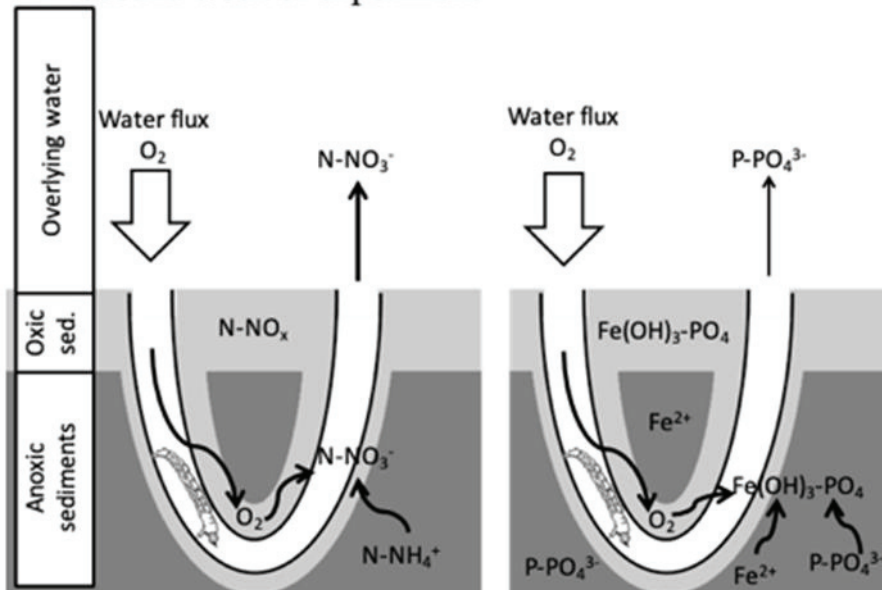
Supplementary material 2

Summary of the main influence of fauna bioturbation processes on water fluxes and associated nutrient fluxes: (A) burrow construction and ventilation by *C. plumosus* during the first week and (B) during the second week. The arrows from the water to the sediment compartment represent the fluxes of water and DO (larger arrow means larger fluxes). Arrows from the sediment to the water compartment show the release of nutrients.

A - First week of experiment

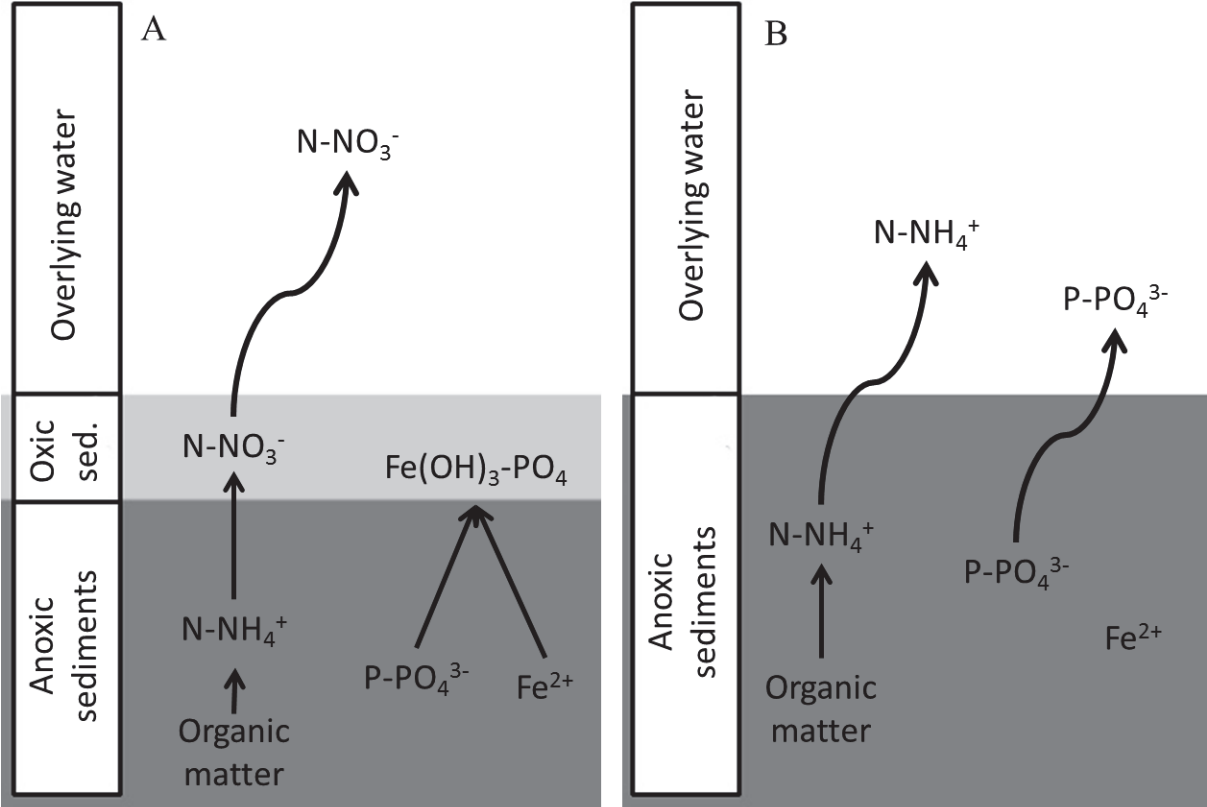


B - Second week of experiment



Supplementary material 3

Summary of the influence of DO conditions in the water column on nutrient fluxes (A) oxic conditions and (B) anoxic conditions.



5. Partie 5 : Interaction entre les sédiments et l'activité de la faune sur le relargage de nutriments dans la colonne d'eau depuis le compartiment sédimentaire

Résumé

Dans la Partie 4, les rôles de la faune et de l'oxygénation ont été testés sur le relargage de nutriments des sédiments provenant d'une seule retenue, celle de Puyvalador. Afin de déterminer si l'influence de la faune est dépendante des caractéristiques des sédiments étudiés, cette Partie visait à tester le rôle de la faune sur des sédiments issus de trois retenues différentes via des expérimentations en laboratoire (Figure 5.1). L'objectif majeur était de déterminer si les interactions entre l'activité de bioturbation de la faune et les caractéristiques des sédiments testés (quantité en N et P dans l'eau interstitielle, activité microbienne...) pouvaient déterminer les flux et l'enrichissement de la colonne d'eau en nutriments dissous.

Pour tester l'importance de cette interaction, des sédiments ont été sélectionnés dans trois retenues (Puyvalador, Villerest et Grangent) présentant des dynamiques en oxygène dissous à l'interface eau-sédiment contrastées, suggérant des métabolismes sédimentaires (activités microbiennes) plus ou moins actifs en fonction de la retenue étudiée. La première hypothèse testée était que l'activité microbienne devrait être la plus élevée dans les sédiments de la retenue caractérisée par les durées d'anoxie les plus longues à l'interface eau-sédiment. Cette hypothèse a été confirmée par les résultats obtenus en mesocosmes car la retenue sur laquelle l'interface eau/sédiment reste jusqu'à 6 mois en anoxie (à Grangent) était caractérisée par les sédiments présentant les plus fortes activités microbiennes parmi les trois sédiments testés ($1,1 \mu\text{mol de FDA utilisé.heure}^{-1}.\text{g de sédiment sec}^{-1}$ pour Grangent contre $0,05$ et $0,3 \mu\text{mol de FDA utilisé.heure}^{-1}.\text{g de sédiment sec}^{-1}$ pour Puyvalador et Villerest, respectivement). Le même gradient entre les trois retenues a été obtenu pour l'activité respiratoire mesurée dans les systèmes expérimentaux.

En lien avec l'objectif général, la deuxième hypothèse était que le flux de nutriments du compartiment sédimentaire vers la colonne d'eau serait stimulé par la présence de la faune et que cet effet serait d'autant plus important que les concentrations en nutriments dans l'eau interstitielle seraient élevées. Plus précisément, cette hypothèse suppose que, 1) les relargages de P-PO_4^{3-} les plus élevés étaient attendus avec les sédiments de Grangent (présentant les plus fortes concentrations en P-PO_4^{3-} dans l'eau interstitielle) et 2) les relargages de N inorganique dissous les plus élevés étaient attendus avec les sédiments de Puyvalador (présentant les plus fortes concentrations en N-NH_4^+ dans l'eau interstitielle). Les résultats ont validé la première partie de l'hypothèse concernant le P-PO_4^{3-} avec des relargages de P-PO_4^{3-} plus élevés avec les sédiments de Grangent en comparaison avec les autres sédiments testés. Pour l'azote inorganique dissous, l'hypothèse n'a pas été validée car les plus forts relargages ont été observés avec les sédiments de Villerest caractérisés par les plus fortes teneurs en N total mais avec des concentrations moyennes en N-NH_4^+ dans l'eau interstitielle. Il semble que les résultats obtenus pour les relargages en N

inorganique dans la colonne d'eau dépendent à la fois des teneurs en N total dans les sédiments mais aussi de l'activité microbienne qui va moduler la minéralisation de la matière organique (et la production de NH_4^+) et les processus de nitrification et dénitrification.

La troisième hypothèse énoncée était que, comme observé dans la Partie 4, les larves de *Chironomus plumosus* devaient avoir un effet plus important que les vers oligochètes sur le relargage des nutriments du compartiment sédimentaire vers la colonne d'eau. Si cette troisième hypothèse a été en partie validée par les résultats obtenus avec les sédiments de Puyvalador, cela n'a pas été le cas pour les autres sédiments pour lesquels les vers tubificidés ont eu une action au moins aussi élevée que les larves de chironomes sur les flux de nutriments. Il semble que les activités microbiennes différentes entre les trois sédiments puissent expliquer ces résultats. En contrôlant les conditions d'oxygénation dans les sédiments, l'activité microbienne détermine les processus impliqués dans le cycle de l'azote (nitrification et dénitrification par exemple) et sur le relargage du P-PO_4^{3-} (réduction des oxydes de fer). Par conséquent, la faune a un effet sur le relargage des nutriments qui dépend complètement des processus biogéochimiques liés aux activités des microorganismes.

En définitive, les résultats obtenus témoignent d'un effet contrasté de la faune dans les trois sédiments dépendants de la quantité de nutriments dissous dans l'eau interstitielle mais aussi des activités microbiennes qui agissent sur la minéralisation de la matière organique, la transformation des composés azotés (nitrification et dénitrification) et sur les conditions d'oxygénation à l'interface sédimentaire.

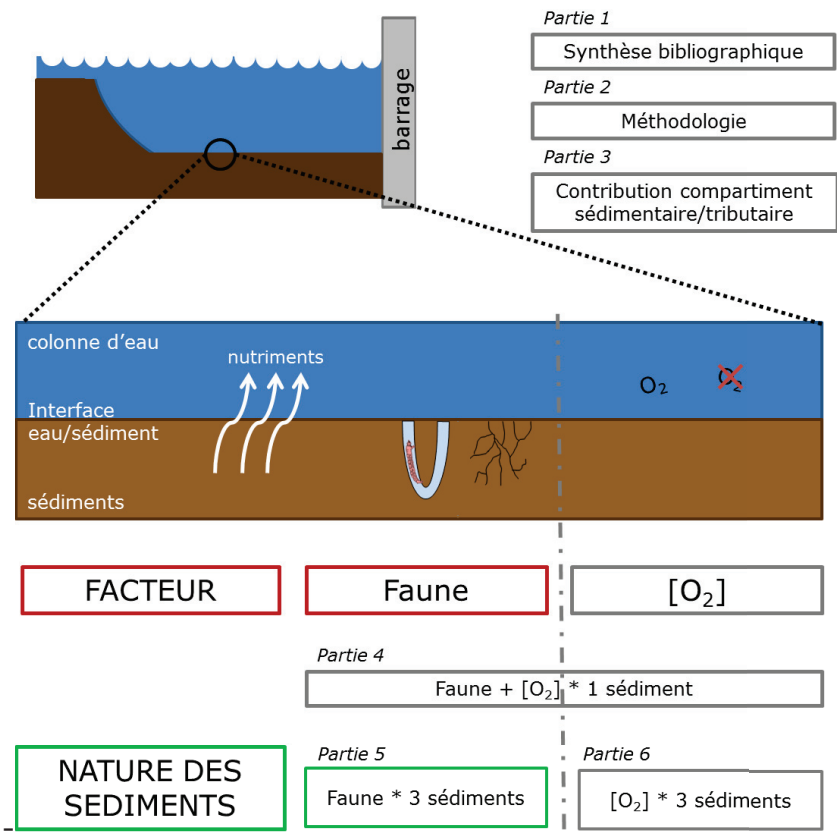


Figure 5.1 : Rappel du schéma synthétisant l'articulation des différentes parties de la thèse

ARTICLE 3: Interactions between sedimentary context and bioturbation mode determine the influence of benthic invertebrates on nutrient dynamics from reservoir sediments compartment to water column

Edwige Gautreau^{1,2}, Laurence Volatier¹, Géraldine Nogaro², Emma Gouze², Florian Mermillod-Blondin¹

¹Université de Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS, ENTPE, UMR5023, Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, 69622 Villeurbanne, France

²EDF R&D, Laboratoire National d'Hydraulique et Environnement, 6 quai Watier, BP49, 78401 Chatou, France

En relecture finale (soumission dans *Freshwater biology*)

Abstract

1. Bioturbating invertebrates, which can be classified according to their bioturbation modes, play key roles in nutrient recycling from sediments to water column in most lentic ecosystems. Nevertheless, the role of bioturbating fauna on nutrient cycling depends on complex interactions with sedimentary conditions including microbial activities in sediments.
2. This study aims to evaluate the effect of two invertebrate species with distinct bioturbating modes in three sediments characterized by contrasting concentrations of nutrients in interstitial water and organic matter mineralization rates.
3. Aquatic mesocosms were setup in the laboratory to test the influence of three fauna treatments with different bioturbation modes (i.e. no fauna, addition of tubificid worms, and chironomids larvae) on the release of nutrients (NH_4^+ , NO_3^- and PO_4^{3-}) from sediments to the water column for three contrasted sediments collected in reservoirs.
4. The presence of bioturbating invertebrates increased the PO_4^{3-} concentrations into water column (from 1.3 to 17-fold higher concentrations with fauna) depending on total and interstitial concentrations of PO_4^{3-} . The PO_4^{3-} enrichments in water column were positively linked with the microbial activities in sediments, total P and PO_4^{3-} concentrations in interstitial water. The influences of the two species on PO_4^{3-} enrichments was not only due to the bioturbation mode of the species but depended on interactions with P dynamics (e.g. adsorption of PO_4^{3-} by iron oxides) at the water-sediment interface.
5. The influence of fauna on the release of dissolved inorganic nitrogen (DIN) was more variable among sediments as N cycling was controlled by microbial processes such ammonification, nitrification and denitrification. In sediments characterized by lower microbial activities, DIN release from sediment compartment to water column was significantly stimulated by invertebrates (from 1.3 to 3.7-fold higher with fauna) whereas, whereas, in sediments characterized by lower microbial activities, no fauna effect was detected.
6. This study demonstrated that the role of two bioturbation groups of invertebrates in nutrient (i.e. PO_4^{3-} and DIN) dynamics at the water sediment interface was largely modulated by microbial activities and biogeochemical processes occurring in sediments.

Keywords

bioturbation, chironomid, tubificid, nutrients, water-sediment interface

Introduction

Bioturbation by benthic fauna (i.e. sediment reworking and bio-irrigation activities) plays a major role in biogeochemical processes at the sediment-water interface (SWI) of lentic ecosystems. Indeed, bioturbation activities can increase sediment hydraulic conductivity as well as water and solute exchanges across the SWI (Kristensen, 2000; Nogaro *et al.*, 2006; Kristensen *et al.*, 2012). Such increased exchanges could result in increased releases of nutrients such as nitrogen (N) and phosphorus (P) from the sediments to the water column (Granéli, 1979). For example, Mermillod-Blondin *et al.* (2005) showed that tubificid worms (e.g., 20,000 individuals.m⁻²) can stimulate both ammonium (NH₄⁺) and phosphate (PO₄³⁻) releases, by 2- and 4-fold, respectively, compared to nutrient fluxes measured in the absence of fauna. Such results have also been demonstrated with larvae of *Chironomus plumosus* (2,000 larvae.m⁻²), which stimulated the release of NH₄⁺ by 5.8-fold (Pelegri & Blackburn, 1994) due to their burrow irrigation activities (Reitzel *et al.*, 2013).

The extent of fauna influence on nutrient and water exchanges across the SWI depends on the specific mode of bioturbation (Mermillod-Blondin *et al.*, 2001; Kristensen *et al.*, 2012). For example, chironomid larvae build and bio-irrigate U-shaped burrows (Walshe, 1950; Brennan & McLachlan, 1979) while tubificid worms build a dense network of galleries that are not actively ventilated (McCall & Fisher, 1980). These differences in burrow construction and bio-irrigation had been recognized to produce contrasting nutrient fluxes across the SWI. Indeed, Nogaro *et al.* (2016) showed that chironomids stimulated P release from the sediment to the water column, whereas tubificid worms increased P retention in sediment due to their contrasting bioturbation activities. Several studies also demonstrated that the effects of fauna on nutrient exchanges across the SWI can depend on organic matter content in sediments (Nogaro *et al.*, 2008, 2016; Michaud, Aller & Stora, 2010). Michaud *et al.* (2010) showed that the density and depth of biogenic structures produced by the marine polychaete *Nephtys incisa* increased along with the organic matter (OM) content in sediments. Similarly, Mermillod-Blondin *et al.* (2005) reported that the presence of tubificid worms stimulated NH₄⁺ and PO₄³⁻ fluxes by 3-fold from sediments containing 20% of organic carbon while the same density of worms had no effect on nutrient fluxes in sediment containing only 4.5% of OM. In contrast, Pignoreret *et al.* (2016) showed that tubificid worms produced comparable stimulation of nutrient fluxes in three sediments characterized by an organic carbon content varying from 1.9 to 14.3 % of sediment dry mass. All these studies highlight large disparities and showed that the influence of bioturbation on nutrient fluxes in sedimentary environments cannot be solely predicted from the bulk of OM in sediments. In addition, OM content alone cannot be used as a predictor of the role of bioturbation on nutrient release rates. This is probably explained by the lack of studies focusing on the combined effects of bioturbation

mode, OM mineralization, and associated nutrient production in sediments on water and solute exchanges across the SWI.

Nutrient fluxes generated by bioturbation may also depend on the interstitial water nutrient concentrations associated with OM mineralization and biogeochemical processes occurring in sediments (Bernier, 1980; D'Angelo & Reddy, 1994). More precisely, the process of OM mineralization could result in high concentration of dissolved nutrients in the interstitial water, which might favor a stimulating effect of bioturbating fauna on nutrient release from sediments to the water column. In contrast, lower mineralization rates of OM might result in lower nutrient concentration in the interstitial water associated with reduced bioturbation-induced nutrient fluxes at the interface.

The present study aims to explore the interactions between benthic fauna and sediment characteristics with a special emphasis on interstitial water chemistry and microbial activities. In comparison with most studies (at the exception of the paper of Nogaro et al. (2016) including several types of sediments and several bioturbating taxa), a factorial experimental approach with bioturbation mode and sediment characteristics as the manipulated factors was used under laboratory-controlled conditions. These features were addressed to determine the role of their interactions in nutrient release from sediments to the water column. Sediments were selected from three reservoirs with contrasted aerobic-anaerobic dynamics at the SWI, as duration of anaerobic conditions being more likely associated with aerobic mineralization of OM by benthic microorganisms (Gautreau *et al.*, 2020). We expected that microbial activities would be the highest in the sediment with the strongest anaerobic conditions at the SWI. Bioturbation influence was investigated by manipulating the presence of chironomid larvae and tubificid worms, two invertebrate groups commonly found in reservoir sediments and having distinct bioturbation modes. We hypothesized that effect of fauna on nutrient release will depend on sediment characteristics (i.e. microbial activities; nutrient concentrations in interstitial water) and microbial activities (i.e. respiration rates, microbial activity associated with OM degradation). We expected nutrient fluxes to be stimulated in the presence of fauna and to be the highest in sediments characterized by the highest nutrient concentration in interstitial water. In addition, because invertebrate influences on nutrient fluxes depend on their ventilation activities (Kristensen *et al.*, 2012), we expected a higher effect of chironomid larvae than tubificid worms on nutrient release rates from sediments.

Methods

Sediments collection and preparation

Sediments were collected in three reservoirs exhibiting contrasted aerobic-anaerobic conditions at the SWI. More precisely, we considered the duration of the anaerobic periods during the warmest seasons (i.e. from May to October) to select three reservoirs for sediment collection: Puyvalador, Villerest and Grangent reservoirs. Indeed, dissolved oxygen monitoring in these three reservoirs showed that no anoxia was measured at the bottom of the Puyvalador reservoir during the year, anoxic conditions were observed from June to the beginning of September (i.e. 3-4 months) in the Villerest reservoir and anoxic conditions occurred from May to October in the Grangent reservoir (i.e. 6 months). Puyvalador reservoir is located in the French Pyrenees Mountains on Aude river (42°38'47.4"N, 2°07'28.9"E) at altitude of 1421 m, Villerest (45°59'07.1"N, 4°02'44.3"E) and Grangent (45°27'58.2"N, 4°14'56.5"E) reservoirs are located on the Loire River at the altitudes of 325 m and 418 m, respectively.

Sediments were collected during the summer season in 2018 with an Ekman grab and stored at -18°C for several weeks to kill fauna. A subsample of fresh sediment was kept at 15°C (temperature at the SWI) to preserve the microbial activities and to be used as an inoculum for the experiments. Fifteen days before mesocosm preparation, this subsample was sieved at 80 µm to remove the ambient fauna and added to defrosted sediments for microbial colonization following the protocol of Gautreau et al. (2020).

Mesocosms and experimental set up

Experiments were performed in laboratory mesocosms consisted of Plexiglas cylinders with an internal diameter of 10 cm and a height of 20 cm. Mesocosms were placed in a 15°C temperature-controlled room and filled with a layer of incubated sediments (10 cm) overlaid with synthetic water (10 cm) (composition of synthetic water: 96 mg.L⁻¹ NaHCO₃; 39.4 mg.L⁻¹ CaSO₄·2H₂O; 60 mg.L⁻¹ MgSO₄·7H₂O; 4 mg.L⁻¹ KCl; pH = 7.5; (US EPA, 1991)). Oxidic conditions (i.e. around 8 mg.L⁻¹ of dissolved oxygen) were maintained in the water column by bubbling water with atmospheric air. Mesocosms were equipped with peristaltic pumps for a continuous recirculation of the water column at a flow rate of 6 mL.min⁻¹ to avoid dissolved oxygen (DO) stratification but also sediment resuspension by applying a gentle water flow rate. Oxygen probes were placed on the recirculation system of peristaltic pumps to measure DO uptakes. These measurements were done to evaluate the role of sediment and fauna on aerobic consumption in mesocosms but also to verify the homogeneity in microbial respiration among mesocosms filled with the same sediment before fauna introduction. After a 14-days period of stabilization, the water column of all mesocosms was gently removed and replaced, with minimum disturbance of sediment, by synthetic water to eliminate the initial flush of nutrient due to

sediment manipulation. A detailed description of mesocosms is provided in Gautreau et al. (2020).

Experimental design

A total of 36 mesocosms was set up to quantify how fauna interact with sediment characteristics to influence nutrient fluxes from the sediment to the water column. We used 9 microcosms to determine initial sediment characteristics (3 tested sediments * 3 replicates per sediment). The 27 remaining mesocosms were used to measure nutrient enrichment in the water column after 15 days of experiment depending on tested sediment and added fauna (3 sediment treatments * 3 fauna treatments*3 replicated mesocosms).

After mesocosm stabilization (day 0), sediments were collected in the 9 mesocosms dedicated to the determination of initial sediment characteristics. Sediment cores were sampled in the central area of the SWI with cut-off syringes (i.e. 1 cm diameter, 9 cm height) and analyzed.

Measurements of microbial hydrolytic activities and total organic carbon (TOC), total nitrogen (TN) and total phosphorus (TP) were coupled to chemical analyses in interstitial water (i.e. concentration of N-NH_4^+ , N-NO_3^- and P-PO_4^{3-}) to reflect OM mineralization. From these analyses, we also calculated the TOC/TN ratio for each sediment because it can be used as an indicator of the biodegradability of the OM: lower is the TOC/TN ratio of OM, higher is its biodegradability (Meyers & Teranes, 2001; Sampei & Matsumoto, 2001). Particle size distributions were also determined, given their influence on hydraulic conductivity and thus on nutrient fluxes.

Bioturbating invertebrates were introduced in 18 mesocosms to obtain three fauna conditions per tested sediment: 1) three control mesocosms without fauna, 2) three mesocosms with addition of 150 tubificid worms *Tubifex tubifex* (Müller, 1774), (Michel Lafond, pers. com), and 3) three mesocosms with addition of 15 larvae of 4th stage *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758). All tested animals were obtained from professional breeders. Tested densities (19,230 individuals per m² for tubificid worms and 1,923 individuals per m² for *Chironomus plumosus*) fitted with natural densities (Svensson & Leonardson, 1996; Svensson, 1997 for chironomids ; Nogaro et al., 2007; Mermillod-Blondin et al., 2008 for tubificid worms). After 14 days of experiment, oxygen uptake was measured in all mesocosms to quantify the role of fauna on microbial respiration in the three sediments. One day later (i.e. day 15 of the experiment), nutrient concentrations were measured in the water column of each mesocosm to quantify nutrient released from sediment depending on fauna activity and tested sediment. Then, sediment cores were collected in each mesocosm with cut-off syringes (i.e. 1 cm diameter; 9 cm height) to measure microbial hydrolytic activity in sediments. The aim of these analyses was to determine the interactions between fauna and microbial activity depending on sediment treatment.

Methods of analyses

Physico-chemical analyses on sediment

Grain size distribution was determined by laser diffractometry (Malvern Mastersizer 2000G) on fresh sediments obtained by coring. The percentage of fine particles (i.e. silt and clay, $< 63\mu\text{m}$) was calculated by using package *rysgran* v2.1.0 (Ronael Gilbert, Garcia de Camargo & Sandrini-Neto, 2014) on R software v3.3.2. Sediment samples were dried (60°C for 72 hours), grinded in a mortar, and analyzed to determine their content (% per sediment dry mass) of TOC, TN and TP. TOC and TN were measured according to the method described by Nieuwenhuize et al. (1994). The method of Murphy & Riley (1962) was used to determine TP.

Chemical analyses on water

Sediment samples obtained by coring at the start (Day 0) of the experiment were centrifuged (2400 g, 20 min) to collect interstitial water. These interstitial water samples and those collected in water column at Day 15 were filtered through a GF/F filter ($0.7\ \mu\text{m}$, Whatman) and stored at 4°C before inorganic nutrient analyses. N-NH_4^+ , N-NO_3^- , P-PO_4^{3-} concentrations were determined by colorimetric methods with a sequential analyzer (SmartChem200, AMS Alliance).

Oxygen uptake

Oxygen uptake measurements made on day 0 and on day 14 were performed according to Gautreau et al. (2020). Briefly, mesocosms were sealed to avoid contact with the atmosphere and the incubation time was limited to 4 hours to avoid the decrease of DO concentrations below $5\ \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ in the water column. DO was measured with a Pocket Oxygen Meter FireStingGO₂ (Pyrosience) every hour during the incubations. DO fluxes in the mesocosms were calculated from the linear decrease of DO over time and expressed as μmol of O₂ consumed per hour and m² of sediment surface.

Microbial hydrolytic activity

Microbial hydrolytic activity was measured on fresh sediment samples collected on day 0 and day 15 of the experiment by the fluorescein diacetate (FDA) hydrolysis method (Battin, 1997; Mermillod-Blondin *et al.*, 2005). Fresh sediment samples (0.5 g) were placed in 3 ml of a pH 7.6 phosphate buffer solution with 0.15 ml of 4.8 mM FDA solution. Incubation was maintained for 30 min in the dark at 15°C until the fluorescein turned green. Then, the reaction was stopped by freezing the samples at -20°C after the addition of 3 ml of acetone. Fluorescein concentration was estimated from the absorbance of the filtered supernatant ($0.45\ \mu\text{m}$, Millipore) measured at 490 nm. Hydrolytic activity was expressed as μmol of FDA hydrolysed per hour and per gram of dry matter.

Data analysis

For sediment characteristics at day 0 of the experiment (i.e. concentrations of nutrients in interstitial water, microbial hydrolytic activity, grain size distribution, TOC, TN, TP concentrations and TOC/TN ratio), the effects of sediment treatments (i.e. Puyvalador, Villerest and Grangent) were determined using one-way analyses of variance (1-way ANOVA) with sediment as the fixed factor. When 1-way ANOVA were significant (i.e. $p < 0.05$), Tukey's post hoc tests were performed to evaluate which sediment treatment differed.

For nutrient concentrations, oxygen uptakes and hydrolytic activity of microorganisms measured at the end of the experiment, the effects of fauna treatments (i.e. controls without fauna, tubificid worms, chironomid larvae), sediment treatments (i.e. Puyvalador, Villerest and Grangent) and their interactions were tested using two-way analyses of variance (2-ways ANOVA) with fauna and sediment as the fixed factors. When 2-ways ANOVA were significant (i.e., $p < 0.05$), Tukey's post hoc tests were performed to evaluate which treatments differed. For all variables and before statistical analyses, the normality and the homoscedasticity of the residues were verified using the Shapiro-Wilk's test and the Bartlett's test, respectively. All statistical analyses were done with the R v.3.3.2 software.

Results

Characteristics of sediments

The volumetric percentages of fine particles (i.e. silt and clay < 63µm) in sediments were significantly different among reservoirs with percentages of 82.4 %, 75.7 % and 79.5 % for Puyvalador, Villerest and Grangent sediments, respectively (1-way ANOVA, $p < 0.001$, Table 1). Moreover, Puyvalador sediments presented an unimodal distribution with a peak around a grain size of 20 µm (Figure 5.2-A). Sediments of Villerest also presented an unimodal distribution with a peak but the distribution of sediment grain sizes was more dispersed around the mean (Figure 5.2-B). Grangent sediments had a more heterogeneous distribution with two main modes: a first mode around 20 µm and a second mode around 300 µm (Figure 5.2-C).

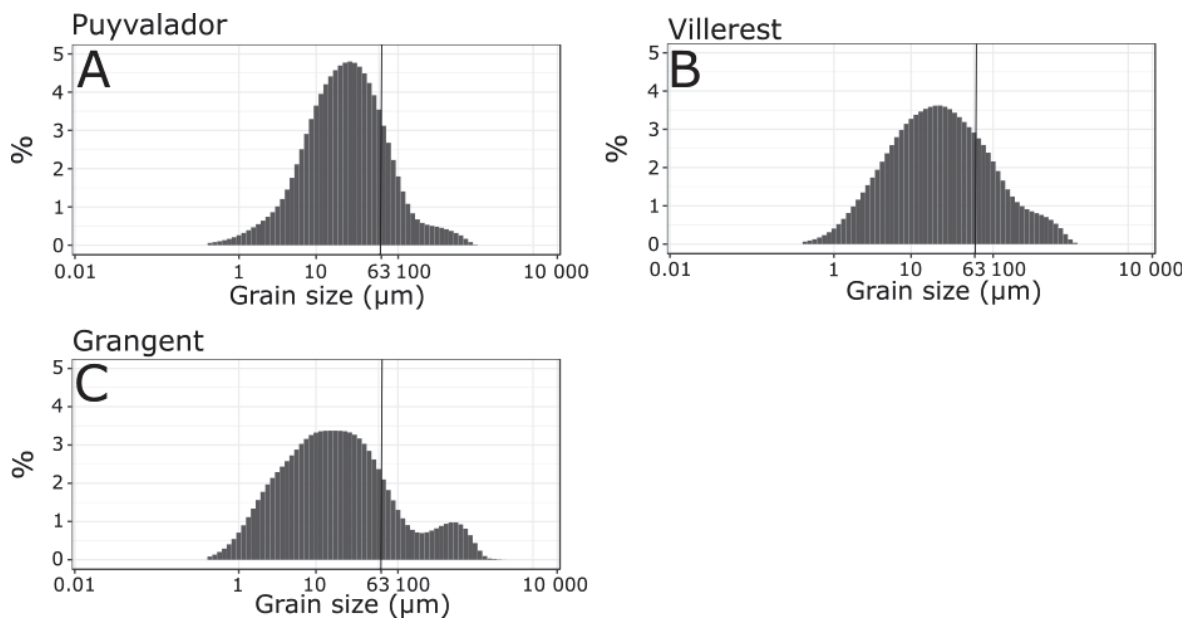


Figure 5.2 : Grain size distribution measured in Puyvalador (A), Villerest (B) and Grangent (C) sediments in percentage volume.

All sediments showed significant differences in TOC and TN contents (1-way ANOVA, * p -value < 0.05) with an increasing gradient from Grangent (4.47 % for TOC and 0.61% for TN) to Villerest (5.90% for TOC and 0.76% for TN). TOC/TN ratios were significantly different among sediments (1-way ANOVA, * p -value < 0.05) with values comprised between 8.48 for Grangent sediments to 10.02 for Puyvalador sediments (Table 1). A significant difference in TP content was also detected among sediments (1-way ANOVA, * p -value < 0.05) with higher values in Grangent (0.126 mg.g⁻¹ dry sediment) than in Puyvalador (0.896 mg.g⁻¹ dry sediment) sediments (Tukey's post-hoc test, $p < 0.05$, Table 1).

N-NH₄⁺ was the main dissolved inorganic N form found in interstitial water from the three reservoir sediments with values higher than 20 mg.L⁻¹ whereas N-NO₃⁻ concentrations did not exceed 0.5 mg.L⁻¹. These N-NH₄⁺ concentrations measured in interstitial water of Puyvalador sediments were more than 20% higher than those measured in Villerest and Grangent sediments (1-way ANOVA, *p < 0.05, Table 1). In contrast, P-PO₄³⁻ concentrations measured in interstitial water of Grangent sediments were around 3-fold higher than in Puyvalador sediments (1-way ANOVA, **p < 0.001, Table 1) and 1.8-fold higher than in Villerest sediments which had intermediate P-PO₄³⁻ concentrations. This increasing gradient in P-PO₄³⁻ concentrations from Puyvalador to Villerest and Grangent sediments was also observed for microbial hydrolytic activity with mean values varying from 0.05 to 1.1 μmol. g⁻¹ dry sediment. hour⁻¹ (1-way ANOVA, **p < 0.001, Table 5.1).

Table 5.1 Characteristics of Puyvalador, Villerest and Grangent sediments before fauna addition (mean \pm standard error, N = 3). Different exponent symbols (#, § and \times) show significant differences among sediments (Tukey post hoc test, $p < 0.05$).

| Sediments | Puyvalador | Villerest | Grangent |
|---|---------------------|----------------------|---------------------------|
| Interstitial water | | | |
| N-NH ₄ ⁺ (mg.L ⁻¹) | 30.9 \pm 5.24 # | 25.7 \pm 2.62 #§ | 21.0 \pm 2.29 § |
| N-NO ₃ ⁻ (mg.L ⁻¹) | 0.5 \pm 0.03 # | 0.1 \pm 0.04 § | 0.4 \pm 0.03 # |
| Dissolved inorganic nitrogen (DIN) (mg.L ⁻¹) | 31.6 \pm 5.24 # | 25.8 \pm 2.63 #§ | 21.4 \pm 2.30 § |
| P-PO ₄ ³⁻ (μ g.L ⁻¹) | 210.2 \pm 25.53 # | 355.2 \pm 43.63 # | 627.1 \pm 52.44 § |
| Microbial hydrolytic activity (μ mol.g ⁻¹ dry sediment.hour ⁻¹) | | | |
| | 0.05 \pm 0.005 # | 0.3 \pm 0.07 § | 1.1 \pm 0.02 \times |
| Sediments | | | |
| Grain size (<63 μ m) (% in volume) | 82.4 \pm 0.41 # | 75.7 \pm 0.58 § | 79.5 \pm 0.86 \times |
| TOC (% in mass of dry sediment) | 5.65 \pm 0.02 # | 5.90 \pm 0.01 § | 4.47 \pm 0.07 \times |
| TN (% in mass of dry sediment) | 0.66 \pm 0.008 # | 0.76 \pm 0.007 § | 0.61 \pm 0.007 \times |
| TOC/TN (molar ratio) | 10.02 \pm 0.03 # | 9.10 \pm 0.03 § | 8.48 \pm 0.01 \times |
| TP (mg.g ⁻¹ dry sediment) | 0.896 \pm 0.090 # | 0.957 \pm 0.138 #§ | 1.260 \pm 0.149 § |

Influence of bioturbating fauna in the three sediments

Released nutrients in the water column after 15 days of experiment (Day 15)

N-NH₄⁺ concentrations did not exceed 0.9 mg.L⁻¹ in the water column (Figure 5.3-A) whereas they were comprised between 21 to 31 mg.L⁻¹ in the interstitial water (Table 5.1). N-NH₄⁺ concentrations in the water column at the end of the experiment differed between sediment treatments, with higher values in presence of Villerest and Grangent sediments compared to Puyvalador sediments (2-ways ANOVA, "sediment" effect, *p < 0.05, Figure 5.3-A). The presence of fauna significantly increased N-NH₄⁺ released from sediments with higher N-NH₄⁺ concentrations measured in the tubificid treatment compared to the chironomid or control treatments (2-ways ANOVA, "fauna" effect, *p < 0.01). For example, N-NH₄⁺ concentrations in water column of mesocosms with Grangent sediments were around 5-fold higher in the tubificid worms treatment (almost 1 mg.L⁻¹) than in other treatments (around 0.2 mg.L⁻¹, Tukey's tests, *p < 0.05 for pairwise comparisons).

N-NO₃⁻ concentrations in the water column were above 1.1 mg.L⁻¹ in all mesocosms whereas they did not exceed 0.5 mg.L⁻¹ in the interstitial water (Table 5.1). N-NO₃⁻ concentrations measured in the water column were significantly influenced by the sediment and fauna treatments (2-ways ANOVA, "fauna" effect, "sediment" effect **p < 0.001, Figure 5.3-B). In the controls, N-NO₃⁻ concentrations measured in the water column showed an increasing gradient from Puyvalador, Grangent and Villerest (i.e., around 1.1, 4.5 and 7.2 mg.L⁻¹, respectively) (Figure 5.3-B). The effects of tubificid worms and chironomid larvae significantly depended on the studied sediment (2-ways ANOVA, "sediment * fauna" effect, **p < 0.01). Tubificid worms only had a significant effect on N-NO₃⁻ concentration in mesocosms filled with Villerest sediments compared to control treatment (Tukey's post-hoc test, *p < 0.05). Chironomids also increased N-NO₃⁻ concentrations in mesocosms with Puyvalador and Villerest sediments compared to control treatment (Tukey's post-hoc tests, *p < 0.05) whereas they had no effect on this variable in mesocosms with Grangent sediments (Tukey's post-hoc tests, p > 0.05, Figure 5.3-B).

P-PO₄³⁻ concentration in the interstitial water showed a clear increasing gradient from Puyvalador to Grangent sediments. We did not observe a similar gradient in P-PO₄³⁻ concentrations measured in the water column of control treatments: P-PO₄³⁻ concentrations significantly increased from Puyvalador to Grangent and Villerest (i.e., 1.9, 37.6, and 55.4 µg.L⁻¹, respectively) sediments (2-ways ANOVA, "sediment" effect, **p < 0.001, Figure 5.3-C). P-PO₄³⁻ concentrations significantly increased with the presence of bioturbating fauna (2-ways ANOVA, "fauna" effect, **p < 0.001) but the influence of tubificid worms and chironomids depended on the studied sediment (2-ways ANOVA, "sediment * fauna" effect, **p < 0.001).

fauna" effect, $**p < 0.001$). Indeed, the effect of fauna was only significant in mesocosms filled with Grangent sediments (Figure 5.3-C) where $P-PO_4^{3-}$ concentrations with tubificid worms and chironomids were respectively 3- and 4-fold higher than in the control treatment (Tukey's tests, $**p < 0.001$).

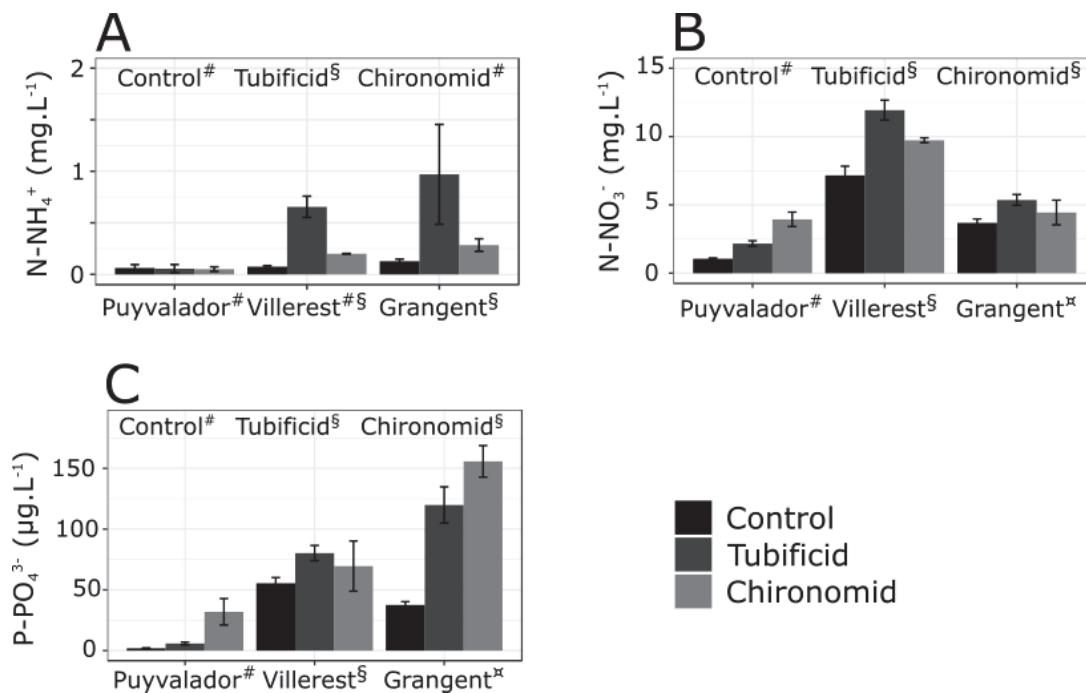


Figure 5.3 : Concentrations of N-NH₄⁺ (A), N-NO₃⁻ (B), P-PO₄³⁻ (C) measured in the water column of mesocosms at the end of the experiment (Day 15) for the three treatments and the three sediments (mean \pm standard error, N=3). Different exponent symbols (#, § and x) show significant differences among sediments and fauna treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.05$). Caution, scales are not the same for the three panels.

DO uptake rates after 14 days of experiment (Day 14)

DO uptake rates measured in the water column of controls were comparable among the three tested sediments (2-ways ANOVA, "sediment" effect, $p > 0.05$). Bioturbating fauna had a significant influence on DO uptake rates (2-ways ANOVA, "fauna" effect, $*p < 0.05$). No significant difference in fauna effects was detected among sediment treatments (2-ways ANOVA, "sediment * fauna" effect, $p > 0.05$) (Figure 5.4). However, tubificid worms tended to increase mean oxygen uptakes in mesocosms filled with Puyvalador (+40% compared with the control treatment) and Villerest (+80% compared with the control treatment) sediments whereas they had no effect in Grangent sediments. Similarly, chironomids tended to stimulate oxygen uptake in mesocosms with Puyvalador (+120% compared with the control treatment) and Villerest (+75% compared with the control treatment) sediments and had no influence in Grangent sediments (Figure 5.4).

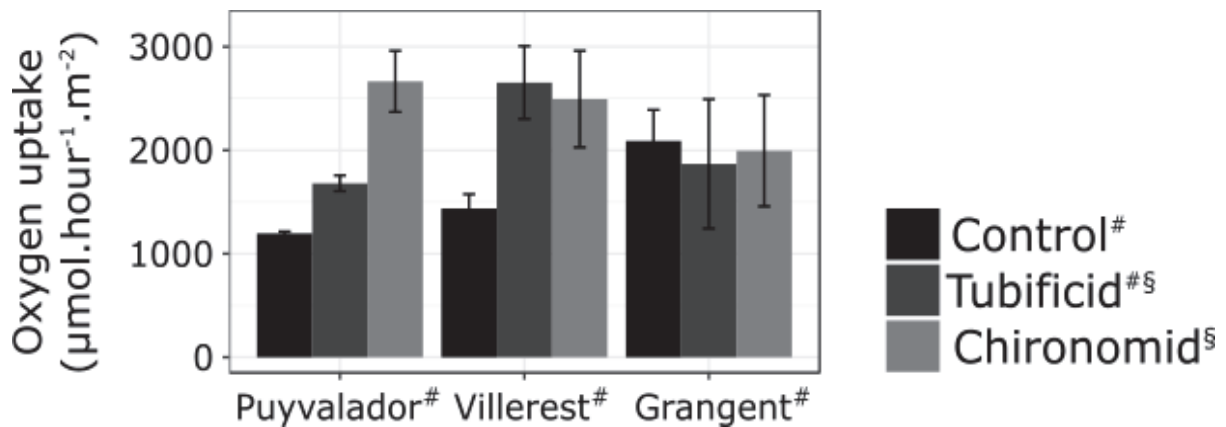


Figure 5.4 Oxygen uptake rates (fluxes from water column to sediment in $\mu\text{mol}\cdot\text{hour}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$) measured on Day 14 of the experiment for the fauna treatments and the three sediments (mean \pm standard error, $N=3$). Different exponent symbols ($\#$, \S and \times) show significant differences among sediments and treatments (Tukey post hoc test, $p<0.05$).

Hydrolytic activity in sediments at the end of the experiment (Day 15)

As observed at the start of the experiment (Table 5.1), microbial hydrolytic activity remained significantly different among sediments on day 15: around 0.05, 0.35, and 1.13 μmol of FDA hydrolyzed per gram of dry sediment and hour in Puyvalador, Villerest and Grangent sediments, respectively (Figure 5.5) (2-ways ANOVA, "sediment" effect, $**p < 0.001$).

In presence of Puyvalador sediments and Villerest sediments, no significant difference was found in hydrolytic activity among fauna treatments (2-ways ANOVA, "fauna" effect, $p > 0.05$). Nevertheless, in Grangent sediments, significant differences were measured among control, chironomid and tubificid worm treatments (Tukey's tests, $*p < 0.01$). Mean hydrolytic activity was more than 60% higher in tubificid worm treatment (2.27 μmol of FDA hydrolyzed per gram of dry sediment and hour) than in control (1.13 μmol of FDA hydrolyzed per gram of dry sediment and hour) and chironomid (1.36 μmol of FDA hydrolyzed per gram of dry sediment and hour) treatments.

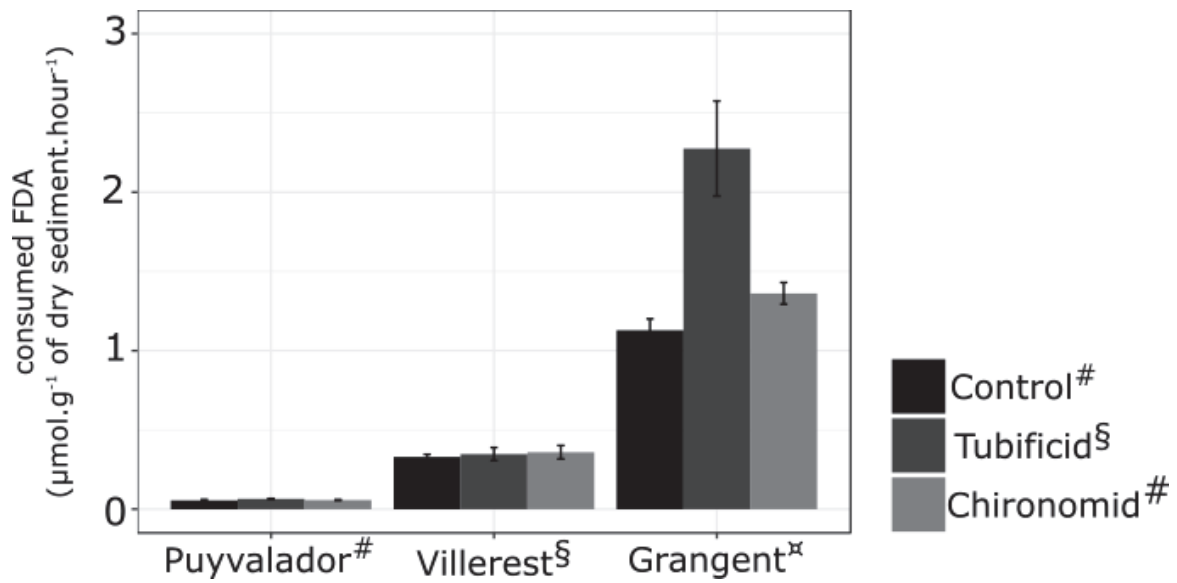


Figure 5.5: FDA hydrolysed per gram of dry sediment and hour measured at the end of the experiment for the three fauna treatments for Puyvalador sediment, Villerest sediment and Grangent sediment (mean \pm standard error, N=3). Different exponent symbols (#, § and x) show significant differences among sediments and treatments (Tukey post hoc test, $p < 0.05$).

Discussion

Sediment characteristics at the start of the experiment (Day 0)

Studied sediments from three reservoirs were selected by considering that anaerobic/aerobic conditions at the SWI during the warmest seasons (i.e. from May to October) could be used as a proxy of OM mineralization in sediments. Data obtained from water monitoring within the context of reservoir management showed that the SWI of Puyvalador was always in aerobic conditions while Villerest and Grangent exhibited anaerobic period. This seasonal anaerobic period was longer in Grangent (6 months) than in Villerest (3 months). According to our hypothesis suggesting that these aerobic-anaerobic conditions were determined by differences in OM mineralization associated with DO consumption, the gradient in microbial hydrolytic activities (Grangent > Villerest > Puyvalador) followed the exact opposite pattern to the gradient of DO conditions from May to October (Grangent < Villerest < Puyvalador). In addition, microbial hydrolytic activities were the highest in sediments having the lowest TOC/TN ratios (i.e. Grangent sediments). As noticed by several authors (e.g. Meyers & Teranes, 2001; Sampei & Matsumoto, 2001; Ramaswamy et al., 2008), TOC/TN ratios can be used as proxies of OM biodegradability. OM with low TOC/TN ratios is more biodegradable than OM with high TOC/TN ratios. Thus, the lowest TOC/TN ratios measured for Grangent sediments suggests that the highest biodegradability of OM in these sediments determined the high microbial hydrolytic activity and DO uptake rates measured in these sediments in comparison with other sediments.

The highest mineralization rate in Grangent sediments was also partially confirmed by the highest concentrations of P- PO_4^{3-} measured in the interstitial water of Grangent sediments ($627.1 \mu\text{g.L}^{-1}$ of P- PO_4^{3-}) compared to Puyvalador and Villerest sediments ($210.2 \mu\text{g.L}^{-1}$ and $355.2 \mu\text{g.L}^{-1}$, respectively). More precisely, the concentrations of P- PO_4^{3-} in interstitial water of Grangent sediments were around 3-fold higher than those measured for Puyvalador sediments whereas total P in Grangent sediments was only 40% higher than total P in Puyvalador sediments. Such results highlighted that sediments characterized by moderate differences in P content did not necessarily lead to comparable PO_4^{3-} concentrations in interstitial water as nutrient recycling is controlled by microbial activities.

In addition, the gaps between the stocks of N in sediments and their dissolved inorganic forms in the interstitial water may also reflect differences in OM mineralization and sediment biogeochemistry. This point was well illustrated by N results from Villerest sediments which had the highest TN concentrations (i.e., 0.76 % in mass of dry sediment) but not the highest DIN concentrations in the interstitial water (i.e. 25.8 mg.L^{-1} for Villerest and 31.6 mg.L^{-1} for Puyvalador) from the three tested sediments. As mentioned above, this was partly explained by higher mineralization rates but our results also suggested an influence of the biogeochemical processes occurring in sediments. For example, more severe

anaerobic conditions at SWI associated to high microbial activities in Grangent reservoir probably enhanced the dissolution of iron-bound phosphate resulting in P-PO₄³⁻ release. Several studies highlighted that anaerobic condition at the SWI was a major factor for the release rates of P-PO₄³⁻ and also N-NH₄⁺ from sediments into water (Boström *et al.*, 1988; Hedin *et al.*, 1998; Wetzel, 2001b a; Beutel, 2006; Ekeröth, Blomqvist & Hall, 2016; Rapin *et al.*, 2019). P adsorption mechanisms are known to be modulated by DO concentrations: P-PO₄³⁻ is adsorbed with Fe(OH)₃ and Mn(OH)₂ in aerobic conditions and released when DO is depleted. According to authors like Søndergaard *et al.* (1996) in their study on sediments from 32 lakes, total Fe concentration of 20-30 g.kg⁻¹ in dry sediment can make a retention of high TP concentration (i.e. 3 mg.g⁻¹ in dry sediment). In our studied sediments, mean total Fe concentrations were 30.86, 29.76 and 36.64 g.kg⁻¹ in dry sediment for Puyvalador, Villerest and Grangent, respectively. Thus, these concentrations were high enough for retaining TP adsorbed on iron oxides under aerobic conditions.

Nutrient enrichment in water column at the end of the experiment

We expected nutrient fluxes to be stimulated in presence of fauna and to be the highest in sediments characterized by the highest nutrient concentrations in the interstitial water. Based on nutrient results measured in the interstitial water (see previous paragraph), it was thus expected that (1) released P-PO₄³⁻ induced by bioturbating fauna would be the highest in mesocosms with Grangent sediments; (2) released dissolved inorganic nitrogen (DIN) induced by bioturbating fauna would be the highest in mesocosms with Puyvalador sediments.

This hypothesis was validated for P-PO₄³⁻ because both chironomids larvae and tubificid worms produced the highest P-PO₄³⁻ enrichments in mesocosm water column with Grangent sediments. Indeed, we observed the same gradient of interstitial water P-PO₄³⁻ concentrations and water column P-PO₄³⁻ concentrations (Grangent > Villerest > Puyvalador) in presence of bioturbating fauna.

However, the relation between interstitial water and nutrient fluxes did not occur when only control treatments, for the three sediments, were considered. P-PO₄³⁻ concentrations measured in the water column of control mesocosms on day 15 were higher with Villerest sediments than with Grangent sediments. Nutrient fluxes were not proportional to the interstitial water nutrient concentrations, suggesting that the rates of diffusive transport from sediment to water column were not comparable in the three sediments. Nutrient fluxes were probably mostly controlled by molecular diffusion in the absence of bioturbating fauna (Fenchel, King & Blackburn, 2012), which could produce advective transport of solutes at the SWI (Pelegri & Blackburn, 1994; Svensson & Leonardson, 1996; Lewandowski & Hupfer, 2005; Lewandowski, Laskov & Hupfer, 2007; Moraes *et al.*, 2018). Thus, differences in rates of diffusive transport of solutes at the SWI of control

mesocosms among sediment treatments were probably due to contrasting hydrodynamic properties of the sediments (i.e. porosity and both pore connectivity and tortuosity) (Boudreau, 1996; Shen & Chen, 2007) associated with differences in particle grain size distribution among sediments.

The hypothesis stating a link between DIN in interstitial water and DIN enrichment in the water column was not validated regardless of the treatments (treatments with added fauna and control treatments). For example, Puyvalador sediments, which had the highest concentrations of DIN in interstitial water (Table 1), produced lower enrichments in DIN into water column than the two other sediments. This gap was probably due to biogeochemical processes involved in N cycle, such as NH_4^+ production from OM -ammonification-, nitrification and denitrification. More precisely N-NH_4^+ releases from sediments were largely dependent on N-NH_4^+ production linked to OM mineralization. As microbial activities measured in Puyvalador sediments were more than 5-fold lower than in the other two sediments, N-NH_4^+ production was probably the lowest in Puyvalador sediments, explaining the gap between the flux of N-NH_4^+ from sediments and the stock of N-NH_4^+ measured in interstitial water.

At the end of the experiment, N-NH_4^+ was the most dominant form of DIN in the interstitial water while N-NO_3^- the dominant form of DIN in the water column, highlighting the occurrence of the nitrification process (i.e. transformation from N-NH_4^+ to N-NO_3^- in presence of DO) in the water column of all mesocosms. As shown by Gautreau et al. (2020) with Puyvalador sediments, N-NH_4^+ released from sediment to the water column was nitrified into N-NO_3^- during the course of the experiment.

As nutrient fluxes were linked to OM mineralization in sediments that produced NH_4^+ which was nitrified in the water column, the significant effects of chironomid larvae and tubificid worms on N-NO_3^- concentrations in the water column were also observed on DO uptake rates. Chironomids larvae increased N-NO_3^- enrichments in the water column and DO uptake rate in mesocosms filled with Puyvalador and Villerest sediments compared to control treatment. Significant effects of tubificid worms on N-NO_3^- dynamics associated with a marked increase in DO uptake rates (double with worms compared with the control treatment) were only measured in mesocosms filled with Villerest sediments. These results suggest that the role of fauna on DIN enrichment in the water column might have been associated with a stimulation of mineralization processes in sediments. Increased mineralization of OM in the presence of fauna might have increased DO uptake rates and increased produced DIN, which was released into the water column (Svensson and Leonardson, 1996).

In comparison with Puyvalador and Villerest sediments, we did not measure any effect of chironomids and tubificids on NO_3^- concentrations of mesocosms filled with Grangent sediments. These results were more likely due to differences in OM processing among sediments, the bioturbating animals being more prone to

stimulate microbial activities in sedimentary environments where microorganisms are limited by nutrient and electron acceptor supplies (Mermillod-Blondin, 2011). In the present experiment, DO uptake rates measured in Grangent sediments without fauna were significantly higher (2090 $\mu\text{mol per h and m}^{-2}$) than those measured in Puyvalador and Villerest sediments without fauna (1196 $\mu\text{mol per h and m}^{-2}$ for Puyvalador and 1437 $\mu\text{mol per h and m}^{-2}$ for Villerest). DO uptakes measured in Puyvalador and Villerest sediments were in the range of values reported from literature on lake sediments (between 300 $\mu\text{mol.h}^{-1}.\text{m}^{-2}$ and 1250 $\mu\text{mol.h}^{-1}.\text{m}^{-2}$, Hargrave, 1972; Svensson & Leonardson, 1996), while DO uptake rates measured in Grangent sediments were surprisingly higher. Under these conditions, bioturbating invertebrates were less prone to stimulate aerobic microbial activity in Grangent sediments because the process rate was already really high. Thus, the lack of fauna effect on DIN enrichments of the water column in mesocosms with Grangent sediments could be explained by the higher DO uptake rates and microbial hydrolytic activities (around 1 $\mu\text{mol of consumed FDA per hour and dry mass of sediment}$) in this sediment in comparison with values measured in control mesocosms of Puyvalador and Villerest sediments (less than 0.4 $\mu\text{mol of consumed FDA per hour and dry mass of sediment}$ for control mesocosms of Puyvalador and Villerest sediments). The high DO uptake rates measured in mesocosms with Grangent sediments might have also favored anaerobic processes in comparison with the two other sediments. Consequently, we could expect that higher denitrification rates in Grangent sediments compared to Villerest sediments might explain the lower N-NO_3^- enrichments measured in control mesocosms with Grangent sediments than in mesocosms with Villerest sediments. Indeed, DIN released to the water column as N-NO_3^- might have been subsequently transformed into gaseous nitrogen (N_2) through denitrification in Grangent mesocosms, reducing the concentrations of N-NO_3^- in the water column (Svensson & Leonardson, 1996). Therefore, the DIN enrichment measured in water column after 15 days of experiment was the result of N-NH_4^+ accumulation in interstitial water (OM mineralization and ammonification, N-NH_4^+ fluxes to water column and N-NH_4^+ microbial transformations - e.g. nitrification and denitrification processes -). However, our interpretations must be taken with precaution and specific experimental works aiming at quantifying ammonification, nitrification and denitrification processes are needed to understand biogeochemical processes associated with N cycles in the three tested sediments.

Influence of bioturbation mode on oxygen uptake rates and nutrient release in the water column

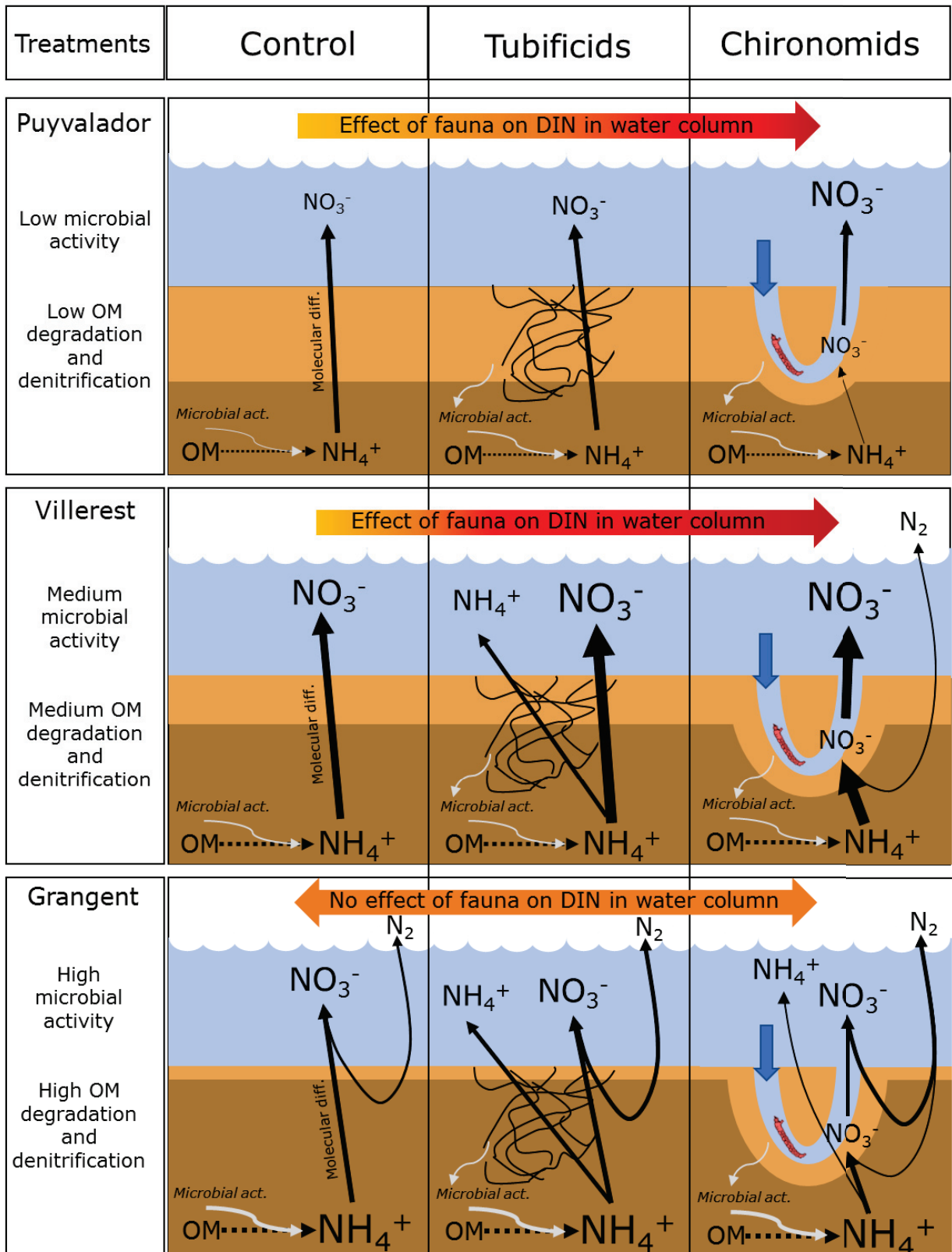
The hypothesis stating that the two groups of fauna would have different effects in sediments because of their distinct bioturbating modes was only verified for Puyvalador sediments. As expected, the chironomids larvae had higher influence on nutrient enrichment in the water column than tubificid worms in mesocosms with Puyvalador sediments. In this sediment, the irrigation of biogenic structures by chironomid larvae increased microbial processes and water sediment

exchanges across the SWI, which induced increased DO uptake rates, and N-NO_3^- and P-PO_4^{3-} releases in the water column. In contrast, the influence of tubificid worms on DO rates and nutrient release was lower in comparison with chironomids. These contrasting fauna effects on nutrient dynamics and DO uptake rates by stimulating OM mineralization in sediments has been already demonstrated in many studies (Svensson and Leonardson, 1996; Michaud et al., 2005; Baranov et al., 2016; Murniati et al., 2017; Saaltink et al., 2018). Tubificid worms produce deep biogenic structures in the sediment but they do not ventilate their galleries to the same extent as chironomids larvae (Wood, 1975; Leuchs, 1986 *in* Svensson et al., 2001), which build and ventilate U-shaped tubes (e.g. Nogaro et al., 2016). These contrasting bioturbation activities can also explain why tubificid worms produced higher N-NH_4^+ concentrations in water column than chironomid larvae for all sediments. Indeed, deep worm galleries increased the release rate of N-NH_4^+ accumulated in interstitial water whereas ventilated U-shaped tubes of chironomids increased aerobic zone at the SWI, stimulating the nitrification process and the release of N-NO_3^- rather than the release of N-NH_4^+ from sediments (as illustrated in Figure 5.6-A). Despite these results, chironomids larvae and tubificid worms showed comparable effects for most variables in mesocosms with Villerest sediments (for DO uptake rate and N-NO_3^- enrichment in water column) and with Grangent sediments (for P-PO_4^{3-} enrichment in water column), which did not validate our hypothesis. These surprising results suggest that the biogenic structures produced by tubificid worms had a comparable effect than those of chironomids larvae in these two sediments. The literature showed that the dense network of burrows produced by tubificid worms increased the exchange surface between the water column and the sediment, stimulating microbial activities and nutrient released from sediment to the water column (e.g. Fukuhara and Sakamoto, 1987; Mermillod-Blondin et al., 2005; Nogaro et al., 2007). The significant role of tubificid worms on nutrient enrichment in water column and microbial activities (DO uptake rate in Villerest sediments and hydrolytic activity in Grangent sediments) was thus consistent with previous studies (Fukuhara and Sakamoto, 1987; Pelegri and Blackburn, 1994; Mermillod-Blondin et al., 2005; Nogaro et al., 2007). Therefore, the fact that chironomid larvae did not have a higher influence than tubificid worms on nutrient enrichment and DO uptake rate in Villerest and Grangent sediments whereas it was the case in Puyvalador sediments was due to contrasting effects of chironomid bioturbation on nutrient dynamics in the three tested sediments. If the bioirrigation activities of chironomid larvae were expected to create higher N and P releases from sediments than worm activities (as observed in Puyvalador sediments), the influence of chironomids on nutrient fluxes was probably modulated by microbial activities determining biogeochemical processes and aerobic-anaerobic conditions in sediments. Indeed, Pelegri & Blackburn (1996) showed that the effects of chironomids on N cycling (NO_3^- uptake) increased with anaerobic conditions in sediment treatments. For DIN, we can thus hypothesize that high microbial activities leading to anaerobic conditions in Villerest and Grangent sediments might

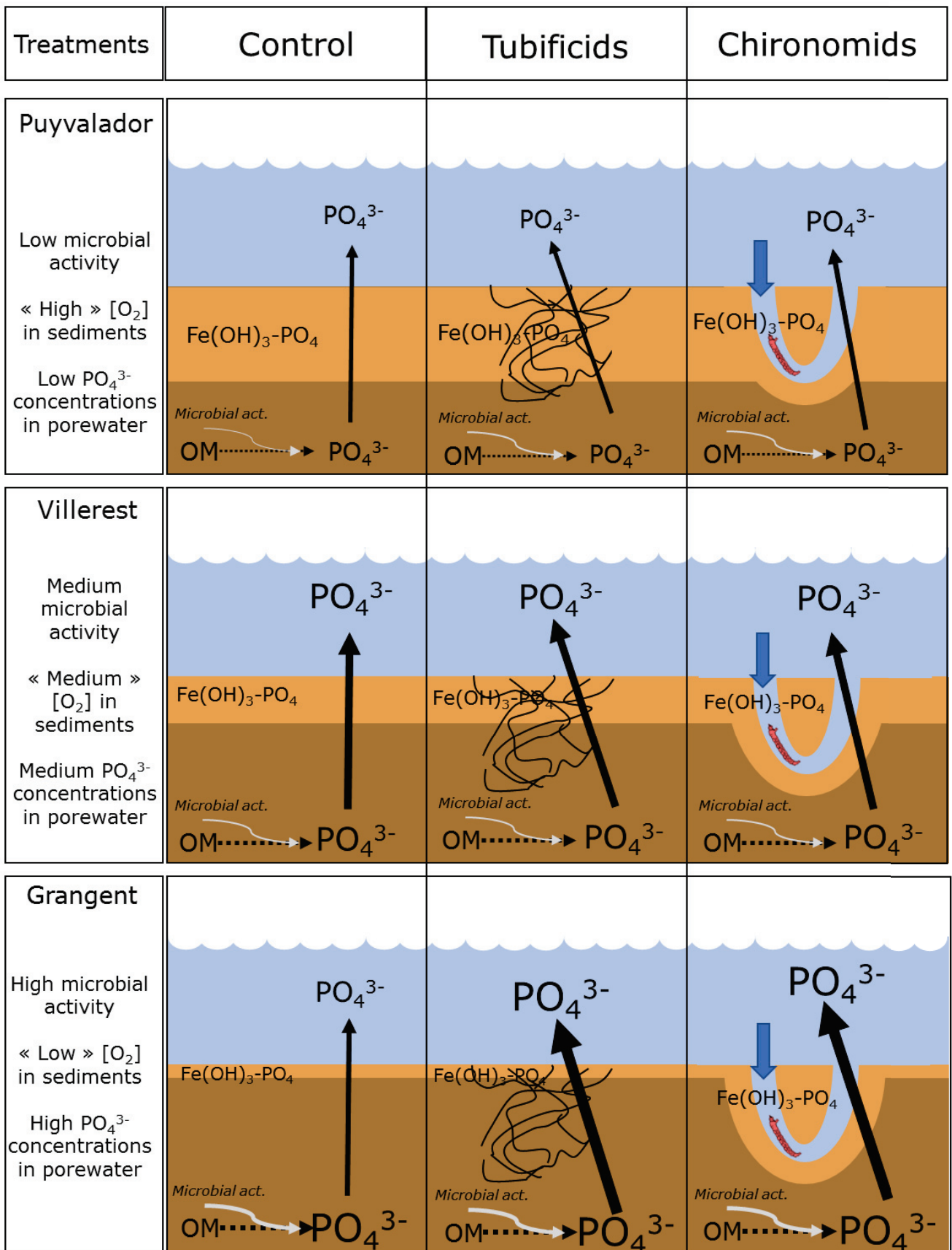
have favored the stimulation of denitrification process by ventilation activities of chironomids as ventilated U-shaped tubes are known to be active nitrification-denitrification zones (Svensson, 1997; Stief & De Beer, 2006, illustrated in Figure 5.6-A). In contrast, this denitrification stimulation was less expected in Puyvalador sediments characterized by lower microbial activities. Then, the comparable effects of tubificid worms and chironomid larvae on DIN enrichment in water column for Villerest and Grangent sediments might have been due to a higher stimulation of denitrification process by chironomids than by tubificid worms, limiting the accumulation of DIN in mesocosms with chironomids (gaseous N_2 produced from NO_3^- being exported out of the mesocosms, Samuiloviene et al. (2019)). For P dynamics, the lack of contrasting effects of tubificid worms and chironomid larvae on P- PO_4^{3-} enrichment of the water column in Villerest and Grangent sediments could be also due to the complex interactions between the sedimentary environment and the bioirrigation activities of chironomid larvae. While chironomids had a higher effect than tubificid worms in Puyvalador sediments by pumping water and increasing exchanges between the aerobic and anaerobic zones of the sediment, chironomid larvae might have a more mitigated effect in more anaerobic sediments by increasing aerobic zones of PO_4^{3-} adsorption. Indeed, the aerobic zone created within chironomid burrows favors the adsorption of PO_4^{3-} by iron oxides as $Fe(OH)_3-PO_4$ and reducing the concentration of P- PO_4^{3-} in the water column (e.g. Søndergaard et al., 2003; Lewandowski et al., 2007; Hupfer et al., 2019) (Figure 5.6-B).

In conclusion, the influence of chironomid larvae on DIN and PO_4^{3-} was modulated among sediments depending on the redox conditions and biogeochemical processes affected by ventilated U-shaped burrows (Figure 5.6-A-B). The effects of chironomid larvae on nutrient dynamics at the SWI was then more variable than those of tubificid worms, which did not actively ventilate their dense and deep network of burrows (Lagauzère *et al.*, 2009).

A) Hypotheses of DIN fluxes for each experimental condition



B) Hypotheses of P fluxes for each experimental condition



Keys

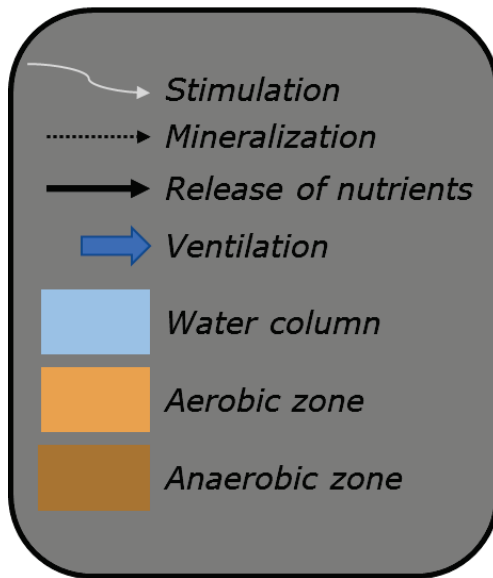


Figure 5.6: Summary of influence of fauna on dissolved inorganic N (A) and dissolved inorganic P (B) in Puyvalador, Villerest and Grangent sediments.

Main conclusions

The present study clearly highlighted that the role of bioturbating fauna on nutrient enrichment in the water column was dependent on the sedimentary context and more especially on the rates of microbial processes occurring in sediments. Indeed, the influence of bioturbation on P dynamics was controlled by total P and interstitial PO_4^{3-} concentrations but also by microbial activities in sediments that determines aerobic-anaerobic conditions at the SWI. For N dynamics, the role of bioturbation played by organisms such as chironomid larvae, was more complex. For example, biogeochemical processes involved in N cycle (e.g., nitrification and denitrification processes) can be mediated by bioturbating fauna, leading to contrasting dynamics of DIN and PO_4^{3-} (soluble reactive phosphorus). Further experiments including isotopic tracers are clearly needed to quantify biogeochemical processes (as in Pelegri & Blackburn (1994)) and finely determine the complex dynamics of nutrients at the SWI of reservoirs in presence of bioturbating fauna.

Acknowledgements

The authors thank the ANRT (Association Nationale Recherche Technologie) and EDF (Electricité de France) for Edwige Gautreau's Ph.D. grant (convention bourse CIFRE- EDF: n° 0733/2016). This study was funded by a partnership EDF-CNRS (CNRS n°149389) and Lyon Metropole within the framework of Sedaqua Platform (Contrat Plan Etat Région). This work was performed within the framework of the EUR H2O'Lyon (ANR-17-EURE-0018) of Université de Lyon (UdL), within the program "Investissements d'Avenir" operated by the French National Research Agency (ANR). We also thank Athos Environnement (Antoine Thouvenot, David Foltier and Benjamin Legrand), Pierre Rossignol, Laurent Simon, Michel Lafont, Pierre Marmonier, Simon Navel, Valérian Estragnat, Yohan Lebon, Antoine Alonzo, Ellen Feunteun and Colin Issartel for their support and advices during field sampling and laboratory works.

6. Partie 6 : Interaction entre les sédiments et l'oxygénation sur le relargage de nutriments dans la colonne d'eau depuis le compartiment sédimentaire

Résumé

Cette étude basée sur la même sélection de trois sédiments que la partie précédente (Partie 4) a été utilisée afin de tester l'influence de l'oxygénation à l'interface eau/sédiment sur les relargages de nutriments en fonction des caractéristiques sédimentaires (Figure 6.1).

La première hypothèse testée était que les relargages de N-NH_4^+ et de P-PO_4^{3-} devaient être plus élevés dans les conditions anaérobies par rapport aux deux autres conditions d'oxygénation (condition aérobie et fluctuation d'oxygène). Les résultats obtenus en mésocosmes ont permis de valider cette hypothèse pour les trois sédiments testés. Par exemple, les sédiments de Villerest incubés dans des conditions anaérobies ont produit des relargages 2 fois plus importants en N inorganique dissous et 66 fois plus élevés en P-PO_4^{3-} vers la colonne d'eau que les mêmes sédiments incubés en conditions aérobie.

En comparaison avec les conditions anaérobies, il a été émis l'hypothèse que des relargages de N-NO_3^- étaient attendus dans la colonne d'eau des mésocosmes en aérobie du fait de la nitrification. Néanmoins, du fait de la potentielle transformation de ce N-NO_3^- produit en N_2 par dénitrification, les concentrations en N inorganique dissous ($\text{N-NH}_4^+ + \text{N-NO}_2^- + \text{N-NO}_3^-$) dans la colonne devaient être moins élevées en condition aérobie qu'en conditions anaérobies. Cette hypothèse a été validée car (1) la forme majoritaire de N inorganique dissous en conditions aérobie était le N-NO_3^- et (2) les concentrations en N inorganique dissous total étaient plus faibles dans le traitement aérobie que celles mesurées dans le traitement anaérobie. Comme stipulé dans l'hypothèse, le processus de nitrification ($\text{N-NH}_4^+ \rightarrow \text{N-NO}_3^-$) ayant lieu en milieu aérobie suivi du processus de dénitrification ($\text{N-NO}_3^- \rightarrow \text{N}_2$ gazeux) liés aux échanges à l'interface entre la colonne d'eau et les zones anaérobies du sédiment peuvent expliquer ces résultats du fait d'une perte de N inorganique dissous sous forme de N_2 dans les systèmes en conditions aérobie. L'hypothèse associée à l'effet des fluctuations en oxygène dissous sur les relargages de N inorganique dissous supposait une stimulation des processus de nitrification (en conditions aérobie) et de dénitrification (en conditions anaérobies) limitant l'accumulation de N inorganique dissous dans la colonne d'eau. Cette hypothèse n'a pas été validée pour les sédiments pour lesquels les fluctuations en O_2 générées en partie par l'activité microbienne ne permettaient pas d'atteindre des conditions de faible oxygénation (O_2 dissous < 1 mg/L). Au contraire, pour les sédiments de Grangent, les plus fortes fluctuations en O_2 dissous liées à la forte activité microbienne dans ces sédiments a permis de stimuler le processus de dénitrification, validant ainsi l'hypothèse émise.

Cette étude a permis de démontrer l'importance des interactions entre la disponibilité en oxygène dissous, l'activité microbienne ainsi que les teneurs en P et N dans les sédiments sur l'enrichissement en nutriments de la colonne d'eau.

Ainsi, l'utilisation d'un modèle linéaire prenant en compte l'activité respiratoire des microorganismes et les teneurs en N total des sédiments comme variables explicatives a permis de prédire les concentrations de N inorganique dissous retrouvées dans la colonne d'eau en condition anoxique. Cette étape est prometteuse dans l'objectif de considérer pleinement l'activité microbienne comme un facteur essentiel dans l'évaluation de la qualité des sédiments de retenues et de leur propension à produire des enrichissements en nutriment de la colonne d'eau.

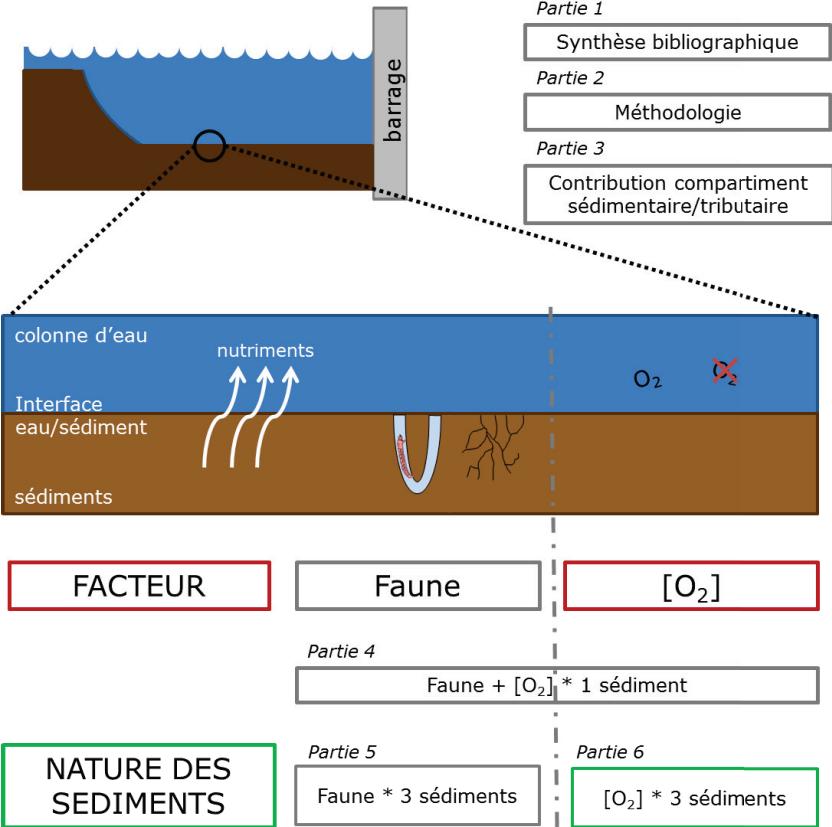


Figure 6.1 : Rappel du schéma synthétisant l'articulation des différentes parties de la thèse

ARTICLE 4: Dissolved oxygen conditions affect nutrient fluxes at the sediment-water interface of reservoir sediments depending on the sediment characteristics (nutrient content and microbial activity)

Edwige Gautreau^{1,2}, Laurence Volatier¹, Géraldine Nogaro², Emma Gouze², Félix Vallier¹, Florian Mermillod-Blondin¹

¹Université de Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, CNRS, ENTPE, UMR5023, Ecologie des Hydrosystèmes Naturels et Anthropisés, 69622 Villeurbanne, France

²EDF R&D, Laboratoire National d'Hydraulique et Environnement, 6 quai Watier, BP49, 78401 Chatou, France

En relecture par les co-auteurs

Abstract

Nitrogen (N) and phosphorus (P) fluxes from the sediment to the overlying water can contribute to the eutrophication of water bodies. Dissolved oxygen (DO) level at the sediment-water interface (SWI) is one key factor controlling these nutrient fluxes and driving redox-sensitive processes such as organic matter (OM) mineralization, nutrient cycling, N chemical speciation, and P mobilization/retention. In the present study, laboratory aquatic mesocosms were used to quantify the influence of water column oxygenation (using aerobic, anaerobic and oxygen fluctuation conditions) on nutrient fluxes from three reservoir sediments exhibiting contrasting characteristics (e.g. microbial activities, total nitrogen –TN- and total phosphorus –TP- contents). A factorial design was applied to quantify how DO conditions and sediment characteristics might interact to determine nutrient fluxes and chemical speciation at the SWI. Bioassays were also performed using the freshwater green microalgae *Pseudokirchneriella subcapitata* to determine which treatment (i.e. "oxygen*sediment") produced the most favorable growth conditions. Results showed that for all tested sediments, anaerobic conditions at the SWI significantly increased the concentrations of dissolved inorganic nitrogen (DIN) mainly as ammonium (NH_4^+) and phosphates (PO_4^{3-}) in the water column in comparison with the other oxygen treatments. These increases were up to 2-fold for DIN and 66-fold for P- PO_4^{3-} in the presence of the sediment showing the highest contents of TN. Such effects of anaerobic conditions were due to (1) an inhibition of the nitrification process by the lack of DO in the water column, which inhibited N loss from mesocosms by denitrification, and (2) a reductive dissolution of iron (Fe)-oxides leading to the release of PO_4^{3-} from sediments to the water column. Consequently, anaerobic conditions favored algal growth in the water column by increasing nutrient availability. For all oxygen conditions, microbial OM mineralization and sedimentary TN contents were also considered as main variables controlling DIN fluxes at the SWI. Our results highlighted that redox measurements and sediment characteristics such as microbial activity and nutrient contents should be considered in future field studies to provide a better assessment of the role of lake and reservoir sediments on eutrophication problems.

Keywords

sediment-water interface, anaerobic conditions, aerobic conditions, nitrogen, phosphorus

Introduction

Oxygenation at the sediment-water interface (SWI) is one of the most important factors controlling the eutrophication process in freshwater reservoirs and lakes (Kristensen, 2000). In many studies, fluctuations from aerobic to anaerobic conditions have been observed at the SWI, which can increase the availability of phosphates (PO_4^{3-}) in the water column by phosphorus (P) desorption from iron (Fe) and/or manganese (Mn) oxides (Reddy et al., 1999; Reddy & DeLaune, 2008a). As P is often the limiting nutrient for phytoplankton in freshwater environments (Correll, 1998; Elser, 2012), this P release from sediments to the water column can stimulate phytoplanktonic growth (Glibert et al., 2016). However, this functional scheme seems too simple for two main reasons. First, N availability at the SWI also plays a key role on phytoplankton growth (Sterner & Elser, 2002). Aerobic/anaerobic fluctuations driving biogeochemical processes involved in N cycling may then strongly influence N availability in the water column. Secondly, oxygen conditions may strongly influence the mineralization processes of organic matter (OM) accumulated at the SWI (Fenchel et al., 2012b) and the microbial recycling of P and N (Hupfer & Lewandowski, 2008). OM mineralization occurs in the presence of DO in the aerobic zone, which is limited to the top few mm of sediments in stagnant systems. OM mineralization mainly occurs under anaerobic conditions using other electron acceptors than DO (e.g. NO_3^-) and producing ammonium (NH_4^+) by ammonification into the interstitial water (Mermillod-Blondin et al., 2005). The resulting decreasing gradient of NH_4^+ concentrations from the interstitial water to the water column can produce NH_4^+ release into the water column by molecular diffusion (Boudreau, 1996). Released NH_4^+ can also be nitrified into NO_2^- and NO_3^- under aerobic conditions (top mm of sediments and water column). Produced NO_3^- can diffuse in the anaerobic zones of the sediment to be denitrified (i.e. NO_3^- to gaseous N_2) by bacteria. Under oxygenated conditions in the water column, the accumulation of DIN (Dissolved Inorganic Nitrogen as $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$) in the water column will depend on the equilibrium between several biological processes involved in N cycle (e.g. ammonification, nitrification, denitrification). As DO concentrations in the water column regulate oxygen penetration depth into the sediment and the co-occurrence of nitrification/ denitrification (Revsbech et al., 1980), the nitrification process can be inhibited under anaerobic conditions with associated NH_4^+ accumulation in the water column (Mermillod-Blondin et al., 2005). Aerobic/anaerobic fluctuations at the SWI may then determine the total concentrations of DIN as well as the relative proportions of main DIN forms (NO_3^- or NH_4^+) in the water column.

DO concentrations at SWI can also influence the availability of PO_4^{3-} through a coupling with Fe and Mn cycling. Aerobic conditions favor the formation of insoluble Fe(III) and Mn(IV) oxides with high PO_4^{3-} sorption capacity and limited P availability in the water column (Bortleson & Lee, 1974; Giles et al., 2016). At the opposite, the reductive dissolution of oxides under anaerobic conditions can induce

the release of PO_4^{3-} . Hupfer & Lewandowski (2008) reported that the mineralization rate of particulate organic P increased with DO availability resulting as a negative feedback in the reduction of the penetration depth of DO in sediments. P dynamics under aerobic and anaerobic conditions may be particularly complex due to both chemical and microbial influences on PO_4^{3-} fluxes.

The aim of this study was to address the DO influence on nutrient fluxes at the SWI depending on sedimentary characteristics (*e.g.*, TN and TP content, grain size distribution, and microbial activity). A factorial experimental approach was used using three DO conditions (aerobic, anaerobic, DO fluctuations) and three contrasted reservoir sediments to quantify how sediment characteristics may interact to determine fluxes of DIN and PO_4^{3-} at the SWI and the resulting influence of these fluxes on algal growth (using growth bioassays).

Anaerobic conditions at the SWI were expected to increase NH_4^+ and PO_4^{3-} releases in the water column in comparison with other DO treatments in all tested sediments. DIN concentrations (mainly as NH_4^+) should be the highest under anaerobic conditions because nitrification of NH_4^+ into NO_3^- should be reduced/inhibited under low DO availability (Gilbert et al., 2016) compared to aerobic and DO fluctuation conditions. Under anaerobic conditions, NH_4^+ should also be accumulated in the water column without any denitrification loss as this process should be limited by NO_3^- availability compared to the other DO treatments. We also expected that higher NO_3^- concentrations in water column would be measured in the aerobic conditions compared to anaerobic conditions. Under daily fluctuations of DO, nitrification was expected to start rapidly after oxygen re-introduction (Pett-Ridge et al., 2013) and denitrification should be stimulated during low oxygenated conditions, reducing the accumulation of DIN in the water column in comparison with the other treatments. Algal growth in the water column should be the highest under anaerobic conditions since higher DIN and PO_4^{3-} concentrations in water column were expected compared to the aerobic and DO fluctuation treatments.

We also expected that sediment characteristics would mediate DIN and PO_4^{3-} at the SWI. Based on literature (*e.g.* Kristensen, 2000; Glud, 2008), N and P contents of OM and associated microbial activity were expected to increase DIN and PO_4^{3-} releases in the interstitial water and subsequent releases to the water column. Highest DIN and PO_4^{3-} fluxes were expected from sediments characterized by the highest nutrient contents and microbial activity.

Material and method

Sediment collection and preparation

Sediments were collected in three French reservoirs (Puyvalador, Villerest and Grangent reservoirs) exhibiting contrasted aerobic/anaerobic conditions at the SWI. More precisely, the three reservoirs had contrasted durations of the anaerobic periods ($< 0.1 \text{ mg.L}^{-1}$ of DO at the SWI) during the warmest seasons (i.e. from May to October) in 2017, the year before sampling. Data obtained from reservoir monitoring showed that no anaerobic conditions occurred at the SWI of Puyvalador reservoir during the warm season whereas anaerobic conditions were observed during 3-4 months (from June to the beginning of September) in Villerest reservoir and during around 6 months (from May to October) in Grangent reservoir. Puyvalador reservoir was located in the French Pyrenees Mountains on Aude river ($42^{\circ}38'47.4''\text{N}$, $2^{\circ}07'28.9''\text{E}$) at altitude of 1421 m, Villerest ($45^{\circ}59'07.1''\text{N}$, $4^{\circ}02'44.3''\text{E}$) and Grangent ($45^{\circ}27'58.2''\text{N}$, $4^{\circ}14'56.5''\text{E}$) reservoirs were located on the Loire River at the altitudes of 325 m and 418 m, respectively.

Sediments were collected in September 2017 for Puyvalador sediments and during the summer season in 2018 for Villerest and Grangent sediments with an Ekman grab and stored at -18°C for several weeks to kill the fauna that could influence nutrient fluxes (see Gautreau et al., 2020 for Puyvalador sediments). A subsample of fresh sediment was kept at 15°C (temperature at the SWI) to preserve the microbial activities and to be used as an inoculum for the experiments. Fifteen days before mesocosm preparation, this subsample was sieved at $80 \mu\text{m}$ to remove the ambient fauna and added to unfrozen sediments for microbial colonization following the procedure of Gautreau et al. (2020).

Mesocosms and experimental set up

Experiments were performed in laboratory mesocosms which consisted of Plexiglas cylinders with an internal diameter of 10 cm and a height of 20 cm. Mesocosms were placed in a 15°C temperature-controlled room and filled with a layer of incubated sediments (10 cm) overlaid with synthetic water (10 cm) (composition of synthetic water: $96 \text{ mg.L}^{-1} \text{ NaHCO}_3$; $39.4 \text{ mg.L}^{-1} \text{ CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$; $60 \text{ mg.L}^{-1} \text{ MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$; $4 \text{ mg.L}^{-1} \text{ KCl}$; $\text{pH} = 7.5$; (US EPA, 1991)). Aerobic conditions were maintained in the water column by bubbling water with atmospheric air. Mesocosms were equipped with peristaltic pumps for a continuous recirculation of the water column at a flow rate of 6 mL.min^{-1} to avoid DO stratification but also sediment resuspension due to a gentle flow rate. Oxygen probes were placed on the recirculation system of peristaltic pumps to allow DO consumption measurements. Moreover, DO uptake rate was measured to verify that similar aerobic microbial activities were occurring in mesocosms filled with the same sediment. After a 14-days period of stabilization, the water column of all mesocosms was gently removed and replaced, with minimum disturbance of

sediment, by synthetic water to eliminate the initial flush of nutrients due to sediment manipulation. A detailed description of mesocosms was provided in Gautreau et al. (2020).

Mesocosm experimental design

A total of 36 mesocosms was set up to quantify how DO interacted with sediment characteristics to influence nutrient dynamics from the sediment to the water column. A number of 9 microcosms were used to determine initial sediment characteristics (3 tested sediments * 3 replicates per sediment). The 27 remaining mesocosms were used to measure nutrient concentrations during the experiment to test the influence of DO concentrations on nutrient dynamics (3 tested sediments * 3 replicates per sediment * 3 treatments to test the influence of DO): 1) mesocosms with a water column saturated in DO named aerobic treatment, 2) mesocosms experiencing DO decrease every 12 hours (aeration turn on and off every 12 hours) named DO fluctuation treatment (according to Gautreau et al. 2020) , 3) mesocosms experiencing anaerobic conditions in the water column named anaerobic treatment.

After mesocosm stabilization (day 0), DO uptake rates were measured in the 9 mesocosms dedicated to the determination of initial conditions to evaluate the aerobic mineralization of OM in each reservoir sediment. Afterwards, three sediment cores were sampled in the central area of the SWI with cut-off syringes (*i.e.* 1 cm diameter, 9 cm height) and analyzed as follows. In addition to oxygen uptake rates, microbial hydrolytic activity associated with OM mineralization was measured on fresh sediments from each reservoir during the 12 hours following core sampling. Total organic carbon (TOC), TN and TP were measured on dried sediments to evaluate the stocks of nutrients in sediments. Total content in iron (Fe), manganese (Mn) and aluminum (Al) were also measured in sediments because of their roles on phosphate mobilization/immobilization (Reddy & DeLaune, 2008a). Particle size distributions were also determined for each reservoir sediment because they could have an influence on hydraulic conductivity and thus on nutrient fluxes (Fenchel et al., 2012a).

Nutrient (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^- , and PO_4^{3-}) dynamics were measured during the 15 days of the experiment to study the effects of DO conditions on biogeochemical processes. Nutrient dynamics were evaluated by collecting water samples from the water column at 7 times: on day 0 just before oxygen treatment application and on days 3, 6, 8, 10, 13 and 15 after treatment application. At each sampling date, 30 mL of water column was collected from the top of the water column, filtered through GF/F filters (0.7 μm , Whatman) and kept at 4°C before chemical analyses. During the experiment, the sampled volume of water for analyses (30 mL) was replaced with 30 mL of synthetic water to keep a constant volume of water column. To prevent the oxygenation of anaerobic mesocosms during sampling, the water collected from the mesocosms was replaced with synthetic water without

introducing air into the mesocosms. In addition, all volume of water column of each mesocosm was collected on day 15, filtered through GF/F filters (0.7 µm, Whatman), and kept at 4°C. This volume of water from each mesocosm was used to evaluate its capacity to support algal growth (see below "Algal growth bioassays").

Methods of analyses

DO uptake rates and concentrations

DO uptake measurements performed on day 0 followed the procedure of Gautreau et al. (2020). Briefly, oxygen uptake rates were determined from the decrease of DO concentrations measured in each mesocosm with a Pocket Oxygen Meter FireStingGO2 (Pyroscience) during closed incubations (without contact with atmospheric air). DO concentrations were also recorded every 10 minutes in mesocosms during 24 h to monitor daily fluctuations of DO concentrations in each sediment treatment (aerobic, DO fluctuation and anaerobic conditions). This was especially needed for the DO fluctuation treatment to evaluate whether anaerobic conditions were reached at the end of the period without oxygen supply (12h after aeration turn off).

Microbial hydrolytic activity

Microbial hydrolytic activity was measured on fresh sediment samples collected on day 0 of the experiment by the fluorescein diacetate (FDA) hydrolysis method (Battin, 1997; Mermillod-Blondin et al., 2005). Fresh sediment samples (0.5 g) were placed in 3 ml of a pH 7.6 phosphate buffer solution with 0.15 ml of 4.8 mM FDA solution. Incubation was maintained for 30 min in the dark at 15°C until the fluorescein turned green. Then, the reaction was stopped by freezing the samples at -20°C after the addition of 3 ml of acetone. Fluorescein concentration was estimated from the absorbance of the filtered supernatant (0.45 µm, Millipore) measured at 490 nm. Hydrolytic activity was expressed as µmol of FDA hydrolysed per hour and per gram of dry matter.

Physico-chemical analyses on sediment

Grain size distribution was determined by laser diffractometry (Malvern Mastersizer 2000G) on fresh sediments obtained by coring. The percentage of fine particles (*i.e.* silt and clay, < 63µm) was calculated by using package rysgran v2.1.0 (Ronael Gilbert et al., 2014) on R software v3.3.2. Sediment samples were dried (60°C for 72 hours), grinded in a mortar, and analyzed to determine their content (% per sediment dry mass) of TOC, TN and TP. TOC and TN were measured according to the method described by Nieuwenhuize et al. (1994). The method of Murphy & Riley (1962) was used to determine TP. Fe, Mn, Al contents per sediment dry mass were measured by optic Inductively Coupled Plasma (ICP) after sediment mineralization with nitric acid and hydrochloric acid.

Nutrient analyses in water samples

Water samples collected in mesocosms, filtered and stored at 4°C during the course of the experiment were used for inorganic nutrient analyses. NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , PO_4^{3-} concentrations were determined by colorimetric methods using a sequential analyzer (SmartChem200, AMS Alliance). Thereafter, nutrients were presented as DIN, NH_4^+ and NO_3^- (where NO_3^- corresponded to $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ because NO_3^- concentrations $\gg \text{NO}_2^-$ concentrations).

Estimation of nutrient release rates

A period of 15 days was chosen for following the treatment effects on biogeochemical processes, so nutrient release rates from sediment to water column were estimated on the 15 days of the experiment. Release rate of P- PO_4^{3-} in the anaerobic treatment was calculated with results from day 13 for Puyvalador due to an analytical problem. Nutrient release rates ($\text{mg}\cdot\text{day}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$) were calculated using the following formula (Steinman et al., 2004):

$$\text{Nutrient release rate} = ((C_{D15} - C_{D0}) * V) / (A * (D15 - D0))$$

where:

C_{D0} and C_{D15} are nutrient concentrations ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$) in the water column at the initial time (Day 0) and the final time (Day 15).

V is the volume of the water column (0.785 L);

A is the sediment surface area in the mesocosms (0.00785 m^2);

D15 -D0 is the time interval between the initial time (Day 0) and the final time (Day 15)

Algal growth bioassays

The algae *Pseudokirchneriella subcapitata* (Korshikov) F.Hindák (also formerly known as *Raphidocelis subcapitata* Korshikov or *Selenastrum capricornutum* Prinz) was selected to evaluate the ability of the overlying water collected in each mesocosm on day 15 to sustain phytoplanktonic growth. This planktonic unicellular green algae from freshwater was easily maintained in laboratory under reproducible conditions and widely used in bioassays. *P. subcapitata* specimens were acquired from the Culture Collection of the French National Natural History Museum and maintained in batch cultures in Chu growth medium (composition of Chu #10 medium: 40 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$; 5 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ K_2HPO_4 ; 25 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{MgSO}_4\cdot 7\text{H}_2\text{O}$; 20 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Na_2CO_3 ; 25 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ Na_2SiO_3 ; 0.8 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ FeCl_3 (Chu, 1942; Andersen, 2005). Cultures were maintained in temperature-controlled room at 21°C with artificial day/night cycle of 16h/8h (60 $\mu\text{mol photons}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) and were continuously agitated at a speed sufficient to prevent sedimentation. New cultures were started from an inoculum obtained by harvesting algae in the exponential growth phase (day 7). Cultures were kept under these conditions several months before their use for bioassays.

Growth bioassays were performed in cotton-stoppered Nalgene Erlenmeyer flasks of 120 mL with 30 mL of medium and an inoculum of 10^6 cell.mL⁻¹ of algae harvested in culture medium on day 5. Bioassays were performed under the same conditions (light, temperature and shaking) than cultures. A total of 30 growth tests was set up for testing in triplicates 9 column waters (3 reservoir sediments * 3 oxygen conditions) collected from the experiment and 1 positive control corresponding to Chu growth medium. On day 4, samples were collected and fixed with glutaraldehyde (0.25% final concentration) and Pluronic® F- 68 0.01% final concentration). Algal cell concentrations were then determined by flow cytometry using an Attune NxT cytometer (ThermoFisher) equipped with an air-cooled argon laser (488 nm, 50 mW). To avoid coincidences, samples were diluted (1/10000) in focusing fluid and analyzes were performed at low flow speed (12.5 μ L.min⁻¹). Algal populations were distinguished from cytometric and sample noises using light scattering (SSC) and red florescence from chlorophyll-a (550-735 nm, BL3). Algal concentrations measured in mesocosm water columns were expressed in relationship with algal concentrations measured in the Chu medium used for algal cultivation to determine the significance of algal growth in the mesocosm water compared to the culture medium. Proportions of algae concentration in mesocosm water (*i.e.* aerobic, DO fluctuation, anaerobic) over algae concentration in positive control medium (*i.e.* Chu medium) were determined on day 4 of the algal growth bioassays.

Data analysis

Sediment characteristics measured on day 0 of the experiment (*i.e.* grain size distribution, TOC, TN, TP, Fe, Mn, Al and Ca concentrations, microbial hydrolytic activity and DO uptake rates) were compared among the three reservoir sediments (*i.e.* Puyvalador, Villerest and Grangent sediments) using one-way analyses of variance (1-way ANOVA) with sediment treatment as the main factor. When 1-way ANOVAs were significant (*i.e.* $p < 0.05$), Tukey's post hoc tests were performed to evaluate which sediment treatment differed.

For chemical (NH_4^+ , NO_3^- , DIN and PO_4^{3-}) variables measured at different times, the effects of DO and sediments were tested by two-ways RM-ANOVAs (2-ways RM-ANOVA) with time (days 3, 6, 10, 13 and 15) as the repeated factor and DO treatment (*i.e.*, aerobic, DO fluctuation and anaerobic conditions) and sediment treatment (*i.e.* Puyvalador, Villerest and Grangent sediments) as the fixed factors. When 2-ways RM-ANOVAs were significant (*i.e.*, $p < 0.05$), Tukey's post hoc tests were performed on the last day of the experiment to evaluate which treatments ("DO * sediment" treatments) differed. For nutrient release rates, we performed two-ways ANOVA with DO treatment and sediment treatments as the fixed factor. Tukey's post hoc tests were performed when significant two-ways ANOVA results were obtained. For all variables and before statistical analyses, the normality and homoscedasticity of the residues were verified using the Shapiro-

Wilk's test and the Bartlett's test, respectively. Sphericity assumption for RM-ANOVA was verified using Mauchly's sphericity test.

For the proportions of algae concentration measured on day 4 of culture, the effects of DO condition (*i.e.*, aerobic, DO fluctuation and anaerobic conditions) and sediment (*i.e.* Puyvalador, Villerest and Grangent sediments) were tested using a 2-ways ANOVAs. Before analysis, proportions were logit transformed to normalize data (verified by the Shapiro-Wilk's test). The homoscedasticity of the residues was also verified using the Bartlett's test. When 2-ways ANOVAs were significant (*i.e.*, $p < 0.05$), Tukey's post hoc tests were performed to determine which treatments ("DO * sediment" treatments) differed.

Linear regressions were performed to determine the significance of the correlations among DIN and PO_4^{3-} measured in water column at day 15 under anaerobic conditions and OM characteristics (TN and TP) and microbial activities (oxygen uptake rates and microbial hydrolytic activity) in sediments. The assumption of normality was verified for all variables using Shapiro-Wilk tests. All statistical analyses were done with R v.3.3.2 software.

Results

Sediment characteristics

The percentages of fine particles (silt and clay < 63 μ m) in the studied sediments were ranged between 75% and 83% (Table 1). A significant difference among sediments was detected with mean percentages of 82.4 %, 75.7 % and 79.5 % for Puyvalador, Villerest and Grangent sediments, respectively (1-way ANOVA, $p < 0.001$, Table 6.1).

TOC, TN and TP contents were significantly different among sediments (Table 6.1, 1-way ANOVAs, p -value < 0.05). For TOC and TN, an increasing gradient was observed from Grangent sediment (4.47 % for TOC and 0.61% for TN) to Villerest sediment (5.90% for TOC and 0.76% for TN) with intermediate values for Puyvalador sediment (5.65% for TOC and 0.66% for TN).

TP contents were significantly higher in Grangent (1.260 mg.g⁻¹ dry sediment) than in Puyvalador (0.896 μ g.g⁻¹ dry sediment) sediments (Tukey's post-hoc test, $p < 0.05$). Villerest sediments had TP concentrations that were not significantly different with those measured in the two other reservoir sediments (Table 6.1). Concentrations in Fe, Al, and Mn were significantly higher in Grangent sediments than in Puyvalador and Villerest sediments (Tukey's post-hoc tests, $p < 0.05$, Table 6.1). No significant difference was found between Puyvalador and Villerest for Fe and Al concentrations (Tukey's post-hoc test, $p > 0.05$, Table 6.1) whereas concentrations in Mn were significantly higher in Villerest than in Puyvalador (292 mg.kg⁻¹ for Puyvalador and 668 mg.kg⁻¹ for Villerest).

Microbial hydrolytic activities were significantly contrasted among the three reservoir sediments (1-way ANOVAs, p -value < 0.001). Grangent sediments exhibited hydrolytic activity more than 3-fold and 20-fold higher than those measured in Villerest and Puyvalador sediments, respectively (Table 6.1). A similar gradient among sediments was measured for DO uptake rates (1-way ANOVAs, p -value < 0.01, Table 6.1) with values increasing from Puyvalador (around 1406.53 μ mol per h and m⁻²) and Villerest (around 1847.99 μ mol per h and m⁻²) to Grangent (2022.39 μ mol per h and m⁻²) sediments.

Table 6.1: Characteristics of Puyvalador, Villerest and Grangent sediments before application of aerobic, anaerobic and DO fluctuations treatments (mean \pm standard error, N = 3). Different exponent letters (#, § and \times) show significant differences among sediments (Tukey post hoc test, $p < 0.05$).

| Sediments | Puyvalador | Villerest | Grangent |
|---|-----------------------|----------------------|----------------------------|
| Fine particles $<63\mu\text{m}$ (%) | 82.4 \pm 0.41 # | 75.7 \pm 0.58 § | 79.5 \pm 0.86 \times |
| TOC (%) | 5.65 \pm 0.02 # | 5.90 \pm 0.01 § | 4.47 \pm 0.07 \times |
| TN (%) | 0.66 \pm 0.008 # | 0.76 \pm 0.007 § | 0.61 \pm 0.007 \times |
| TP (mg.g ⁻¹ dry sediment) | 0.896 \pm 0.090 # | 0.957 \pm 0.138 #§ | 1.260 \pm 0.149 § |
| Fe (g.kg ⁻¹ dry sediment) | 30.86 \pm 0.41 # | 29.76 \pm 0.13 # | 36.64 \pm 0.32 § |
| Mn (mg.kg ⁻¹ dry sediment) | 292.40 \pm 3.36 # | 668.04 \pm 3.10 § | 767.43 \pm 2.64 \times |
| Al (g.kg ⁻¹ dry sediment) | 35.72 \pm 0.42 # | 40.78 \pm 0.06 # | 55.88 \pm 2.09 § |
| Microbial hydrolytic activity (μmol per hour and g of dry sediment) | 0.05 \pm 0.005 # | 0.3 \pm 0.07 § | 1.1 \pm 0.02 \times |
| DO uptake rate (μmol per hour and m ²) | 1406.53 \pm 56.84 # | 1847.99 \pm 0.43 § | 2022.39 \pm 7.75 § |

Aerobic, anaerobic and DO fluctuation conditions in mesocosms

The experimental design allowed to generate contrasting DO conditions in the water column depending on the treatment. DO concentrations were maintained between 7 and 9 mg.L⁻¹ in the water column for the aerobic treatment and were below 0.05 mg.L⁻¹ for the anaerobic treatment during the whole experiment in all tested sediments. In the DO fluctuation treatment, daily variations of DO concentrations differed among sediment treatments with values comprised between 7 and 9 mg.L⁻¹ at the end of the aeration period and between 0.4 and 5 mg.L⁻¹ at the end of the no-oxygen supply period (Supplementary Material 1). After 12h without oxygen supply, the water column of mesocosms experienced

minimal DO concentrations of 0.44 mg.L⁻¹, 1.11 mg.L⁻¹ and 5 mg.L⁻¹ for Grangent, Villerest and Puyvalador sediment treatments, respectively.

Influences of DO and sediment treatments on DIN dynamics

Under aerobic and DO fluctuation conditions, N-NH₄⁺ and N-NO₃⁻ concentrations in the water column of all mesocosms varied during the course of the experiment to stabilize after 8 days of experiment (Figure 6.2, 2-way RM ANOVAs, "time" effect, $p < 0.001$ for N-NH₄⁺ and N-NO₃⁻). Under anaerobic conditions, N-NH₄⁺ concentrations had continuously increased during the course of the experiment in all sediment treatments (Figure 6.2). The DO conditions in mesocosms had a significant influence on the main forms of DIN measured in the water column (2-way RM ANOVAs, "oxygen" effect, $p < 0.001$ for N-NH₄⁺ and N-NO₃⁻): N-NO₃⁻ was the dominant form in the aerobic treatments whereas N-NH₄⁺ was the dominant form in the anaerobic treatments (Figure 6.2). The effects of the DO fluctuation treatment on DIN dynamics depended on the sediment treatment (2-way RM ANOVAs, "sediment" effect, $p < 0.001$ for DIN). N-NH₄⁺ and N-NO₃⁻ concentrations in the DO fluctuation treatment were comparable to those measured in the aerobic treatment with Puyvalador and Villerest sediments (Figure 6.2). In contrast, N-NO₃⁻ concentrations measured with Grangent sediment were significantly lower under the DO fluctuation conditions (0.81 mg.L⁻¹ on day 15) than under aerobic conditions (3.7 mg.L⁻¹ on day 15). Under DO fluctuations, these Grangent sediments produced the lowest DO concentrations (0.44 mg.L⁻¹) among the three sediments after stopping the aeration of the water column during 12 h.

For all DO treatments, mesocosms filled with Villerest sediments exhibited significantly higher DIN (mainly as N-NO₃⁻ under aerobic and DO fluctuation conditions and mainly as N-NH₄⁺ under anaerobic conditions) in the water column than the two other sediments at the end of the experiment (2-way RM ANOVAs, "sediment" effect, $p < 0.001$). For example, under aerobic conditions, N-NO₃⁻ concentrations measured in the water column on day 15 were around 2-fold and 7-fold higher in Villerest treatment (7.2 mg.L⁻¹) compared to Grangent (3.7 mg.L⁻¹) and Puyvalador (1.1 mg.L⁻¹) treatments, respectively (Figure 6.2). At the opposite, Puyvalador sediments produced the lowest concentrations of N-NO₃⁻ under aerobic conditions and N-NH₄⁺ under anaerobic conditions (Figure 6.2). DIN concentrations in the water column under both aerobic and anaerobic conditions increased from Puyvalador to Grangent and Villerest sediments (2-way RM ANOVAs, "sediment" effect, $p < 0.001$ for DIN). No significant difference in DIN concentration was detected between Puyvalador (1.58 mg.L⁻¹) and Grangent (1.47 mg.L⁻¹) treatments under the DO fluctuation treatment (Tukey post hoc test, $p > 0.05$). DIN enrichment in the water column was also significantly influenced by oxygen treatments (2-way RM ANOVAs, "oxygen" effect, $p < 0.001$ for DIN). Higher concentrations of DIN were measured in the water column in the presence of anaerobic treatment compared to the aerobic and DO fluctuation treatments in all tested sediments (Figure 6.2). DIN concentrations measured on day 15 with

the anaerobic conditions were 5.5-fold, 2.3-fold and 1.9-fold higher compared to the aerobic conditions for Puyvalador, Grangent and Villerest sediments, respectively.

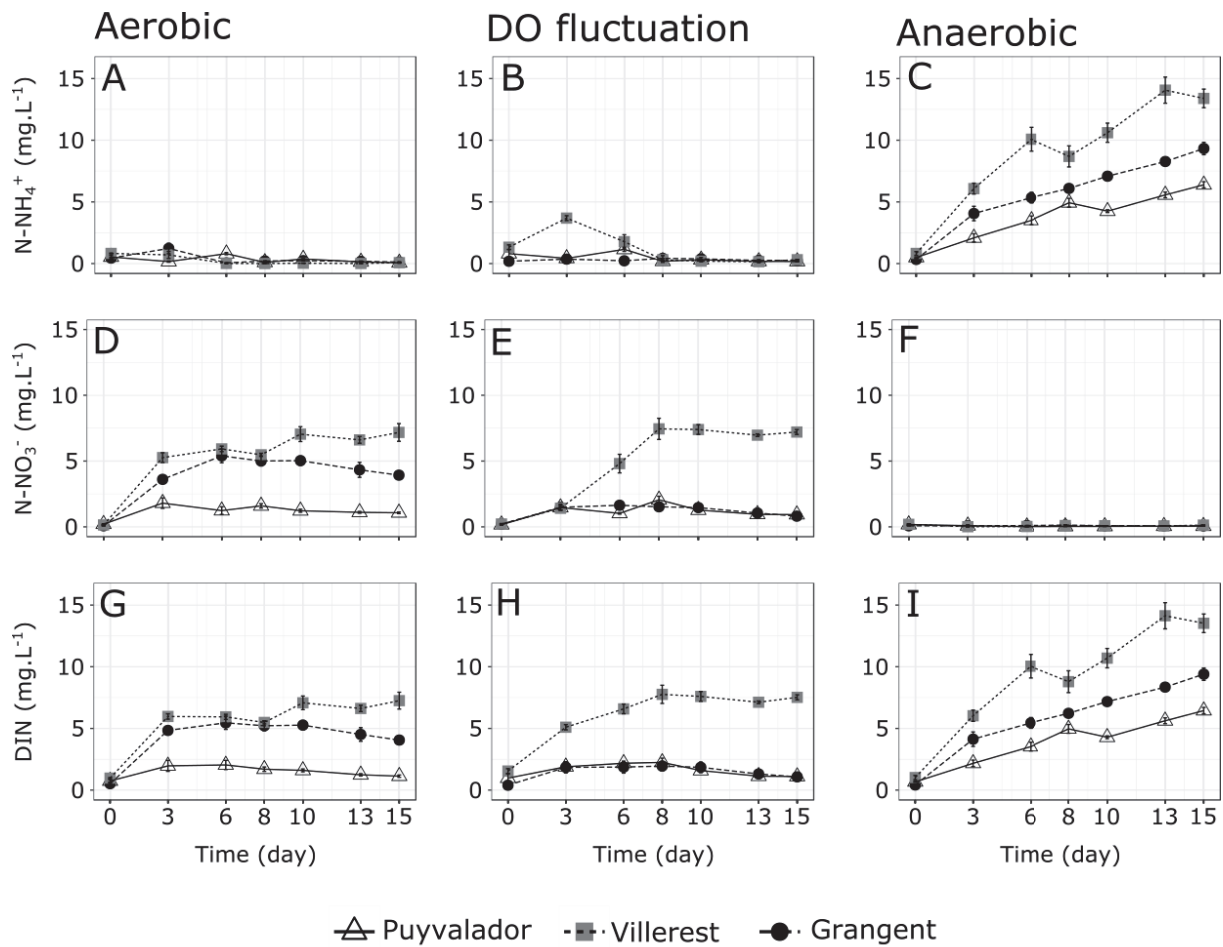


Figure 6.2 : Concentration of N-NH₄⁺ (A, B, C), N-NO₃⁻ as sum of N-NO₃⁻ and N-NO₂⁻ concentrations (D, E, F) and DIN (N-NH₄⁺ + N-NO₂⁻ + N-NO₃⁻) (G, H, I) in the water column during the experimentations for aerobic, DO fluctuation and anaerobic treatments of Puyvalador, Villerest and Grangent sediments (mean \pm standard error, N=3).

Influences of oxygen and sediment treatments on P-PO₄³⁻ dynamics

P-PO₄³⁻ concentration in the water column significantly varied during the course of the experiment in all conditions (2-way RM ANOVA, "time" effect, $p < 0.001$) but in the aerobic and DO fluctuation treatments they remained lower than 100 $\mu\text{g.L}^{-1}$ throughout the experiment (Figure 6.3). In contrast, P-PO₄³⁻ concentration in the water column of the anaerobic treatment continuously increased over time up to values higher than 1 mg.L^{-1} at the end of the experiment. Anaerobic conditions significantly increased P-PO₄³⁻ concentrations in the water column in comparison with the other oxygen treatments (2-way RM ANOVA, "oxygen condition" effect, $p < 0.001$). In the presence of Villerest sediments, P-PO₄³⁻ concentrations reached 3.66 mg.L^{-1} on day 15 in the anaerobic treatment, which were higher by 66-fold (55.43 $\mu\text{g.L}^{-1}$) and 100-fold (36.17 $\mu\text{g.L}^{-1}$) compared to the aerobic and DO fluctuation treatments, respectively. Significant differences among sediment treatments were also observed (2-way RM ANOVA, "sediment" effect, $p < 0.001$) with Villerest sediments producing higher P-PO₄³⁻ concentrations in the water column under anaerobic conditions than the two other sediments (Figure 6.3). For instance, P-PO₄³⁻ concentrations measured on day 13 under anaerobic conditions in mesocosms with Villerest sediments (3.24 mg.L^{-1}) were more than 2.5-fold higher than those measured with Puyvalador (1.03 mg.L^{-1}) and Grangent sediments (1.17 mg.L^{-1}).

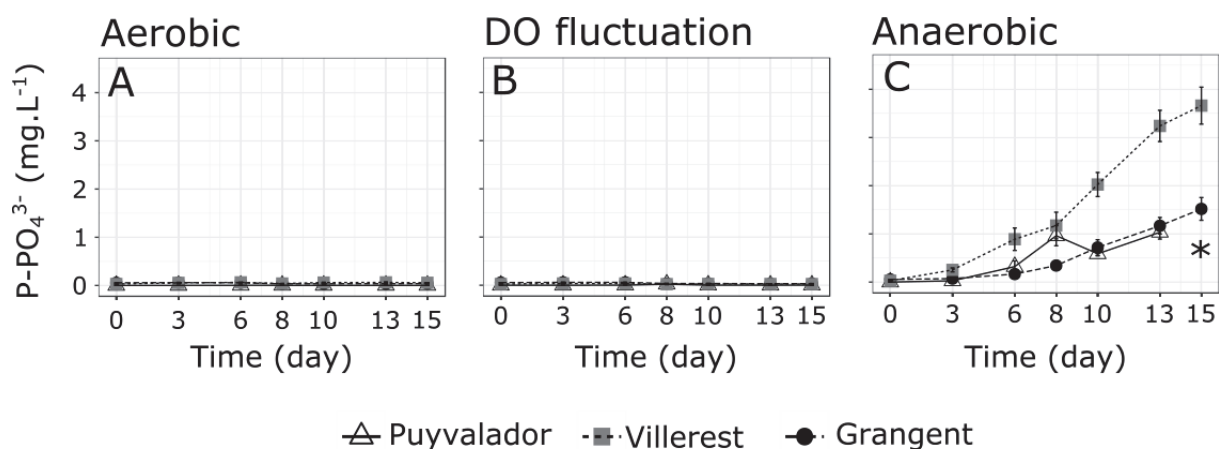
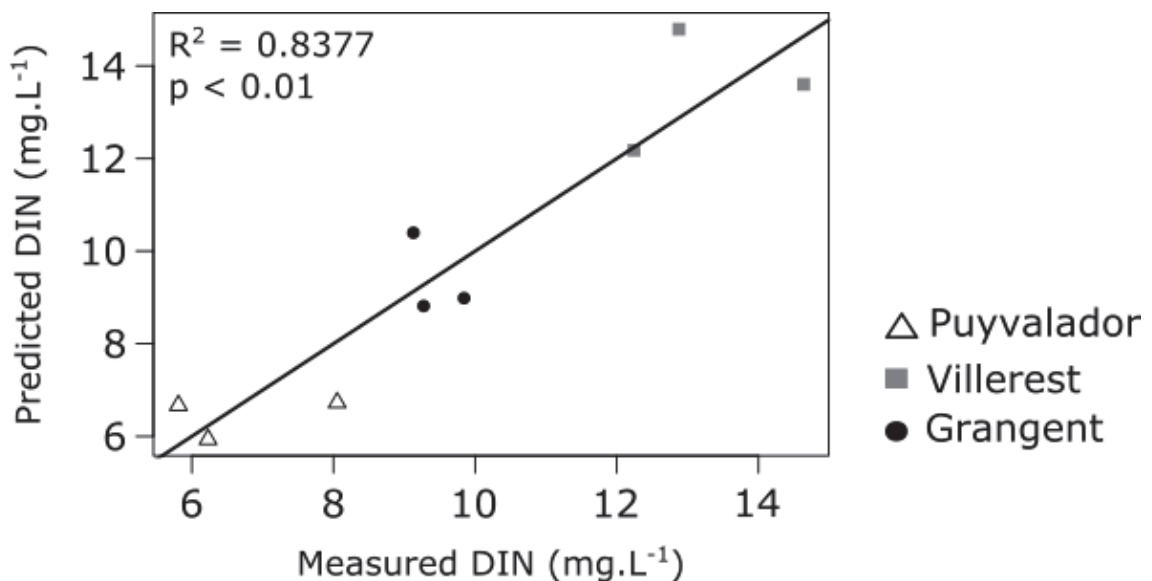


Figure 6.3 : Concentration in P-PO₄³⁻ in water column during the experimentation for aerobic (A), DO fluctuation (B) and anaerobic (C) treatments for the three sediments Puyvalador, Villerest and Grangent (mean \pm standard error, N=3). * Concentrations of P-PO₄³⁻ in the anaerobic treatment at day 15 for Puyvalador are lacking due to an analytical problem.

Linear regressions and release rates of N and P

Multiple linear regression showed that the significant predictors of DIN concentrations in the water column of day 15 in the anaerobic treatment were TN and DO uptake rates (see significant adjustment of predicted DIN to observed DIN concentrations, Figure 6.4, $p < 0.01$). In contrast, we did not detect significant predictors of $P\text{-PO}_4^{3-}$ concentrations in the water column of day 13 in the anaerobic treatment because the highest concentrations were measured with Villerest sediments which was not characterized by the highest TP content and/or microbial activities (Table 6.1).



$$\text{DIN} = (35.4981 * \text{TN}) + (0.0069 * \text{oxygen uptake rate}) - 26.3532$$

Figure 6.4 : Multiple regression analysis showing the adjustment of measured DIN (in mg.L^{-1}) on day 15 in anaerobic conditions and predicted DIN from DO uptake rates (in $\mu\text{mol per h and m}^2$) and TN (in % of dry mass of sediment)

Calculated N-NH_4^+ release rates from sediments were positive only under anaerobic conditions (Figure 6.5-A, 2-ways ANOVA, "oxygen condition" effect, $p < 0.001$). Significant differences in N-NH_4^+ release rates were found between sediments with mean releases of 3.98 ; 8.38 and $5.99 \text{ mg.day}^{-1}.\text{m}^{-2}$ for Puyvalador, Villerest and Grangent sediments, respectively (2-way ANOVA, "sediment" effect, $p < 0.001$; Figure 6.5-A). On the opposite for N-NO_3^- , only aerobic and DO fluctuation conditions showed some releases into the water column (2-ways ANOVA, "oxygen condition" effect, $p < 0.001$). For Puyvalador and Villerest sediments, mean release rates of N-NO_3^- were comparable in aerobic and DO fluctuation conditions with $0.57 \text{ mg.day}^{-1}.\text{m}^{-2}$ in aerobic conditions and $0.51 \text{ mg.day}^{-1}.\text{m}^{-2}$ in DO fluctuation conditions for Puyvalador sediment, and $4.69 \text{ mg.day}^{-1}.\text{m}^{-2}$ and $4.66 \text{ mg.day}^{-1}.\text{m}^{-2}$ for Villerest sediment. For Grangent sediment,

N-NO₃⁻ release rate was lower in DO fluctuations conditions (0.40 mg.day⁻¹.m⁻²) than in aerobic conditions (2.57 mg.day⁻¹.m⁻²) (2-way ANOVA, "sediment * DO conditions" effect, p < 0.001; Figure 6.5-B). For release rates of DIN, significant differences were found between sediments and DO conditions (2-way ANOVA, "sediment * DO conditions" effect, p < 0.05; Figure 6.5-C). Release rates from Villerest sediments exhibited the most important release for all DO conditions (4.19 mg.day⁻¹.m⁻² for aerobic conditions, 3.98 mg.day⁻¹.m⁻² for DO fluctuation conditions and 8.34 mg.day⁻¹.m⁻² for anaerobic conditions) compared to Puyvalador (maximum release rate of 3.85 mg.day⁻¹.m⁻² for anaerobic conditions) and Grangent sediments (maximum release rate of 5.99 mg.day⁻¹.m⁻² for anaerobic conditions). The most important releases of P-PO₄³⁻ occurred in anaerobic conditions, compared to aerobic and DO fluctuations conditions and showed significant differences among sediments and tested DO conditions (2-way ANOVA, "sediment * DO conditions" effect, p < 0.001 ; Figure 6.5-D). Release rates from Villerest sediments in anaerobic conditions was the most important (2.42 mg.day⁻¹.m⁻²) compared to Puyvalador (0.69 mg.day⁻¹.m⁻²) and Grangent (0.95 mg.day⁻¹.m⁻²) sediments (2-way ANOVA, "sediment" effect, p < 0.001).

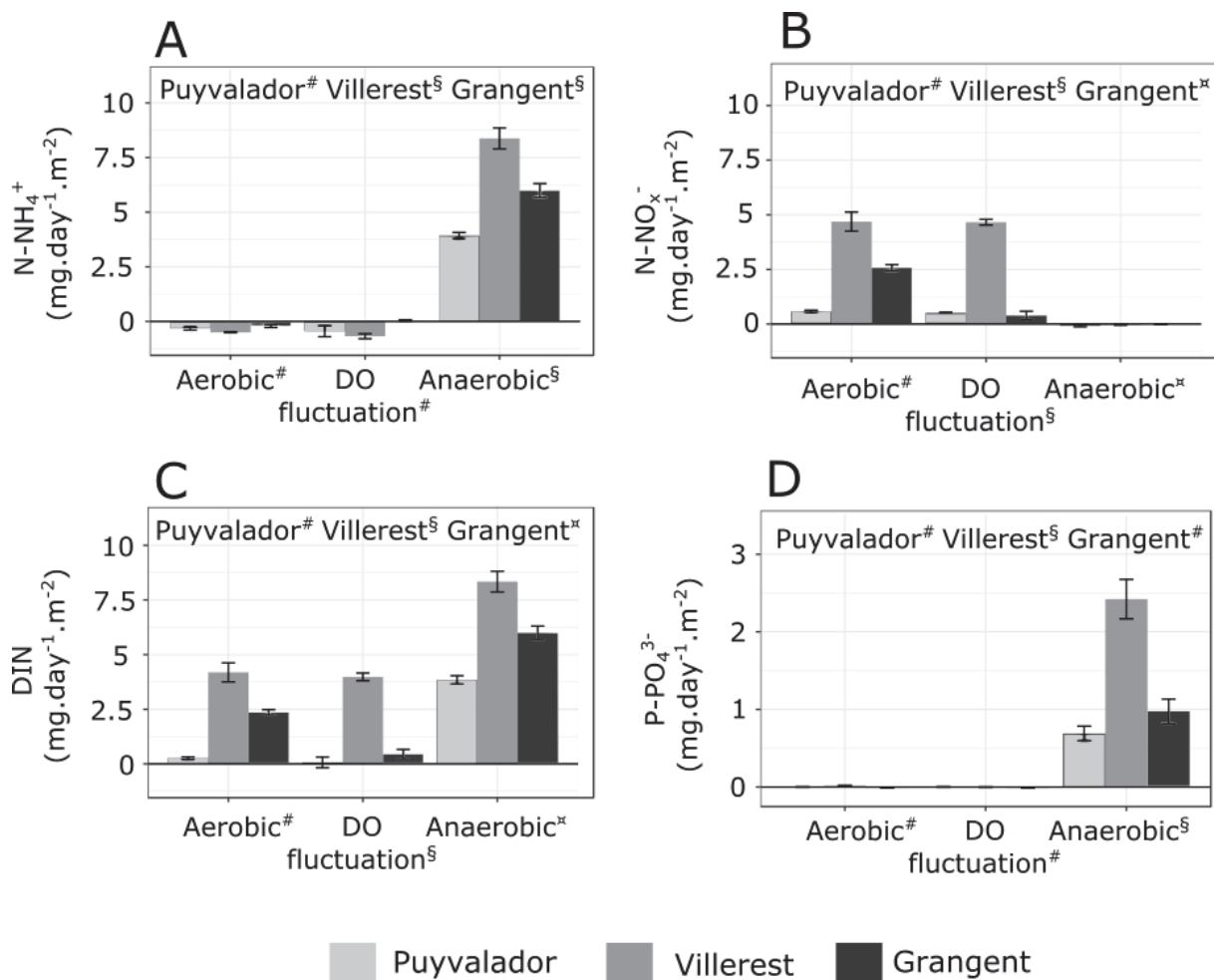


Figure 6.5: Release rates (day 0 to day 15, day 0 to day 13 for Puyvalador) of N-NH₄⁺ (A), N-NO_x⁻ (B), DIN (C), and P-PO₄³⁻ (D) from the sediment to the water

column for the three treatments (mean \pm standard error, N=3). For each panel, different symbols (#, § and \times) show significant differences among treatments (see axis label, Tukey post hoc test, $p < 0.05$). Release rate of P-PO₄³⁻ in the anaerobic treatment was calculated at day 13 for Puyvalador are lacking due to an analytical problem.

Interactions among DO and sediment treatments, nutrient releases in the water column and algal growth

As for nutrient concentrations in the water column at the end of the experiment (day 15), algal growth bioassays showed higher growth rates in the water column of the anaerobic treatment compared to the aerobic and DO fluctuation treatments (2-ways ANOVA, "oxygen condition" effect, $p < 0.001$). Algal growth rates were around 2-fold higher in the water column of Puyvalador and Grangent sediments in the anaerobic conditions compared to the aerobic and DO fluctuation conditions (Figure 6.6). Such influence of the anaerobic conditions on algal growth was even more important in the presence of Villerest sediments showing increased growth rates by 9-fold and 4.5-fold compared to the aerobic and DO fluctuation treatments, respectively. Consequently, significant differences among sediment treatments were observed (2-ways ANOVA, "oxygen condition" effect, $p < 0.001$) as algal growth in the water column of Villerest sediments was higher compared to the other sediment treatments in all DO treatments (Figure 6.6). Such difference among sediment treatments was especially observed in the anaerobic treatment since algal growth rates in the water column of Villerest sediments were 4-fold and 3-fold higher compared to Puyvalador and Grangent sediment, respectively. Algal growth measured in the water column of Villerest mesocosms in the anaerobic conditions was even higher ($\times 1.9$) than algal growth measured in algal cultures (*i.e.*, in Chu medium).

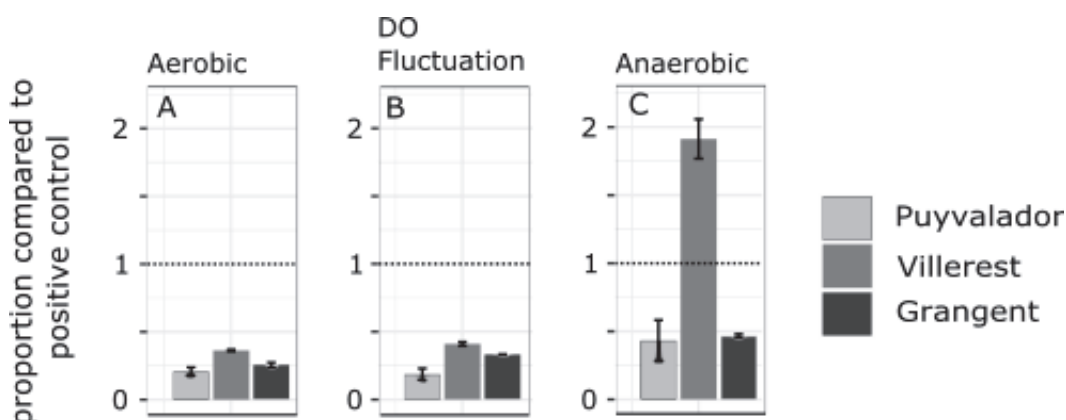


Figure 6.6: Algae concentration proportion compared to positive control (Chu medium) for growth rate tests performed in the water column of the three sediment treatments (*i.e.*, Puyvalador, Villerest and Grangent sediments) for the

three oxygen treatments (*i.e.*, aerobic, DO fluctuation and anaerobic conditions) (mean \pm standard error, N=3).

Discussion

The prediction that anaerobic conditions would produce higher concentrations of NH_4^+ and PO_4^{3-} and lower concentrations of NO_3^- in the water column than aerobic conditions was verified by the experimental results. As classically observed (e.g., Carignan et al., 1985; Fenchel et al., 2012a), NH_4^+ produced by OM mineralization via ammonification in the sedimentary environment diffused into the water column of mesocosms for all oxygen and sediment treatments. However, biogeochemical processes involved in the N cycling were different in aerobic and anaerobic conditions. Aerobic conditions favored the nitrification process at the SWI (i.e., transformation of NH_4^+ into NO_2^- then NO_3^-) whereas nitrification was inhibited in anaerobic conditions (Rysgaard et al., 1994; Malecki et al., 2004). Consequently, the accumulation of NH_4^+ in the water column was favored in anaerobic conditions whereas NO_3^- was the dominant form of DIN in the water column in aerobic conditions. Nutrient release rates led to the same conclusions: release rates of NH_4^+ were the highest in anaerobic conditions (between 3.9 and 8.4 $\text{mg}\cdot\text{day}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ for Puyvalador and Villerest, respectively) than in aerobic conditions for all three sediments. These results in anaerobic conditions were comparable to release rates of NH_4^+ in meso/eutrophic lakes (between 5.5 and 10 $\text{mg}\cdot\text{day}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$) measured under anaerobic conditions while they were negligible in aerobic conditions (Beutel, 2006). For P dynamics, PO_4^{3-} concentrations in the water column were higher in anaerobic than in aerobic conditions (x 550 for Puyvalador, x 66 for Villerest, and x 40 for Grangent sediments). Anaerobic conditions probably caused the reductive dissolution of Fe/Mn/Al oxides and the release of associated PO_4^{3-} (e.g. Sleiman et al., 2016). This reduction mechanism increased PO_4^{3-} concentration into the interstitial water and consequently the molecular diffusion of PO_4^{3-} from the interstitial water to the water column (Mortimer, 1941; Boström et al., 1988; Boudreau, 1996; Rapin et al., 2019). This influence of anaerobic conditions was also illustrated by the release rates of PO_4^{3-} , which were significantly higher in anaerobic conditions than those measured under aerobic conditions (between x 87 for Grangent and x 811 for Puyvalador sediments). These values were comparable to those reported in the review of Nürnberg (1988) for meso/eutrophic lakes (from 0.8 to maximum release rate of 32 $\text{mg}\cdot\text{day}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$). In contrast, the microbial mineralization of organic P had a low influence on PO_4^{3-} fluxes at the SWI. If a significant influence of mineralization process occurred on PO_4^{3-} fluxes in our experimental systems, higher PO_4^{3-} concentrations would be observed in the water column in aerobic conditions than under anaerobic conditions, as OM mineralization by microorganisms is more efficient under aerobic than anaerobic conditions (Forsberg, 1989; Moore Jr et al., 1992; Hupfer & Lewandowski, 2008; Navel et al., 2011). The influence of DO availability on P fluxes at the SWI of the tested sediment was mainly due to PO_4^{3-} adsorption/desorption mechanisms with Fe/Mn/Al oxides than to OM mineralization processes. This explanation was in accordance with the measured concentrations of Fe in sediments (Table 1) that might have adsorbed P

in aerobic conditions. Sediment Fe:TP ratios (i.e., 34.67, 31.52, and 29.39 g:g for Puyvalador, Villerest, and Grangent sediments, respectively) were largely higher than 15, which is the Fe:TP ratio index proposed by Jensen et al. (1992) above which Fe content is expected to control PO_4^{3-} release from aerobic sediments.

While DIN forms measured in the water column depended on the oxygen treatment (NH_4^+ and NO_3^- in anaerobic and aerobic conditions, respectively), total DIN concentrations measured on day 15 in the anaerobic conditions were 5.5-fold, 2.3-fold and 1.9-fold higher compared to the aerobic conditions for Puyvalador, Grangent and Villerest sediments, respectively. These differences in DIN fluxes between aerobic and anaerobic treatments were probably linked to contrasted microbial activities involved in N cycles depending on oxygen availability. Under aerobic conditions, NH_4^+ released in water column was successively nitrified (transformation of NH_4^+ to NO_3^-) and then denitrified (transformation of NO_3^- to gaseous N_2) after diffusion from aerobic water column to anaerobic zones of the sediment compartment. This denitrification process resulted in a net loss of N in all aerobic treatments. Under anaerobic conditions, NH_4^+ concentrations continuously increased in the water column, suggesting that NH_4^+ transformation into NO_2^- and NO_3^- was limited in the absence of oxygen. Consequently, denitrification process was inhibited under anaerobic conditions, limiting the loss of DIN from water column by gaseous N_2 production. No volatilization of NH_3 associated with $\text{NH}_4\text{-NH}_3$ equilibrium could occur because pH (~ 7.2) was markedly lower than 10 in mesocosms under anaerobic treatment (Reddy & DeLaune, 2008b). Moreover, NO_2^- concentrations measured in water column were very low (mean between $14.99 \mu\text{g.L}^{-1}$ for Puyvalador and $26.03 \mu\text{g.L}^{-1}$ for Villerest on day 15) in anaerobic treatments, leading to no or very low anammox activity (transformation of N- NH_4^+ and N- NO_2^- to gaseous N_2) (Mulder et al., 1995; Thamdrup et Dalsgaard, 2002). Consequently, differences in N loss by denitrification between anaerobic (inhibition of denitrification) and aerobic (nitrification of released NH_4^+ from sediment followed by a denitrification of the produced NO_3^-) treatments could explain the lower concentrations of DIN measured in water column of mesocosms under aerobic conditions than under anaerobic conditions. As demonstrated by Jenkins & Kemp, (1984) in estuarine sediments, oxygen availability had control over nitrification process and associated denitrification process in the present study.

Under daily fluctuation of DO, we expected that nitrification and denitrification at the SWI would be stimulated alternately of high and low oxygen concentrations in the water column, reducing the accumulation of NO_3^- in the water column in comparison with the aerobic treatment. This prediction has been validated for mesocosms filled with Grangent sediments in which NO_3^- concentrations in water column were around 3-fold lower in the DO fluctuation treatment than in the aerobic treatment. The microbial activity and oxygen uptake rate measured in Grangent sediment were high enough to produce DO fluctuations at the SWI that favored nitrification process during aeration ($7\text{-}8 \text{ mg.L}^{-1}$ of DO)

and denitrification process after turn off air source for 12 hours (0.44 mg.L^{-1} of DO). However, this stimulation of nitrification and denitrification alternately of low and high DO concentrations was not observed in the two other sediments characterized by lower oxygen uptake rates (-40% for Puyvalador sediments and -30% for Villerest sediments) than in Grangent sediments. Because of these lower respiration rates, DO concentrations never dropped below 1 mg.L^{-1} under DO fluctuation treatments for Puyvalador (5.08 mg.L^{-1}) and Villerest (1.11 mg.L^{-1}) sediments. Consequently, DO fluctuations did not stimulate denitrification process and DIN dynamics were comparable in the DO fluctuation and aerobic treatments for these two sediments. The DO fluctuation treatment with 12h-12h cycles of aeration/no aeration showed that the microbial respiration rate in sediment might regulate N cycling by determining aerobic/anaerobic conditions in the water column. This conclusion fitted well with several works (Kemp et al., 2009; Howarth et al., 2011; Steinsberger et al., 2019) indicating that biogeochemical feedbacks associated with OM mineralization and oxygen uptake rates in sediments determined the availability of N in aquatic ecosystems.

Experimental results obtained from Villerest sediments supported the prediction that TN contents in sediments determined N released to water column. Villerest sediment, which had the highest contents of TN from the three sediments (Table 1) produced the highest releases in DIN (at least + 100% under aerobic conditions) to the water column from the three sediments. This relationship between TN content in sediment and released DIN in water column could not be applied for Puyvalador and Grangent sediments. DIN concentrations in water column were higher with Grangent sediments than with Puyvalador sediments for all oxygenation treatments while TN contents were significantly higher (around + 10 % for TN) in Puyvalador than in Grangent sediments. According to many studies (e.g., Komatsu et al. (2006), Kowalczywska-Madura & Gołdyn (2012) and Kowalczywska-Madura et al. (2017), measurements of TN contents alone were not precise enough to inform about the dynamics of nutrients at the SWI. DIN releases in the water column could be more precisely predicted if the respiration rate in sediments (as an index for OM mineralization) was used as explaining variable in addition with TN in sediments. Aerobic oxygen uptake and microbial hydrolytic activity were 1.75-fold and 22-fold higher, respectively, in the presence of Grangent sediments compared to Puyvalador sediments. This could explain why Grangent sediments produced significant higher DIN releases in the water column than Puyvalador sediments, despite lower TN contents. Multiple regression analyses showed that DIN released from sediments under anaerobic conditions could be predicted from both oxygen uptake rates and TN contents in sediments ($R^2 > 0.6$), which supported these explanations of a significant role of microbial OM mineralization on nutrient cycling from sediments. For PO_4^{3-} released from sediments, we did not find such kind of relationship using TP in sediments and microbial activities as predictors. Although very uncertain, it is probable that the release of PO_4^{3-} from sediment to the water column was due to complexity of P forms in sediments. A sequential analysis of TP from sediments (e.g., Ruttensberg,

195

1992) would be necessary to characterize the different forms of P (water-extractable P, Na-OH extractable P, apatitic P, organic P) and their influences on P dynamics measured in our mesocosm experiment

Algal bioassays performed on the water column collected from our experimental mesocosms clearly showed that algal growth rate was the highest in the presence of the highest concentrations of PO_4^{3-} , (*i.e.* water column from mesocosms in anaerobic conditions). This result was explained by P limitation in the water columns of mesocosms on the DO fluctuation and aerobic conditions (Redfield, 1958). The Redfield ratio of 16 is considered as the optimal molar N:P ratio for algal growth (Redfield, 1958; Goldman, 1980). Calculations from DIN and PO_4^{3-} measured in the water column at the end of the experiment indicated that N:P ratios in the anaerobic treatment mesocosms were not P-limited whereas N:P ratios suggested a P limitation was expected in mesocosms of DO fluctuation and aerobic treatments. Ratios were lower than 16 with values comprised between 8.25 (for Villerest mesocosms) and 14 (14.16 and 14.08 for Puyvalador and Grangent mesocosms, respectively) in mesocosms under anaerobic conditions. In contrast, molar N:P ratios in water column of mesocosms in aerobic and DO fluctuation treatments were comprised between 65 and 1450, indicating a strong P-limitation for algal growth. As observed in many eutrophic lakes during the summer and early autumn (Kowalczywska-Madura & Gołdyn, 2012; Søndergaard et al., 2017), our results confirmed that anaerobic conditions at the SWI produced a comparatively higher release of PO_4^{3-} than a release of DIN from sediments to water column, stimulating phytoplankton growth by relaxing P limitation.

The comparisons of algal growths in water columns from mesocosms with those in Chu medium highlighted the importance of DIN forms. Water columns from Puyvalador and Grangent mesocosms under anaerobic conditions contained comparable concentrations of DIN (6.44 and 9.40 mg.L^{-1}) and PO_4^{3-} (1.03 and 1.52 mg.L^{-1}) than Chu medium (6.8 mg.L^{-1} of DIN and 0.9 mg.L^{-1} of PO_4^{3-} for a molar N:P ratios of 16.79) but produced 2-fold lower algal growth. Such gap might have been due to difference in DIN forms available. NH_4^+ could be considered as the unique significant form of DIN under anaerobic conditions (NO_3^- concentrations were negligible on day 15, Figure 6.2-F) whereas NO_3^- was the unique N source in Chu medium. Under these conditions, *Pseudokirchneriella subcapitata* acclimated for NO_3^- source in the laboratory culture was probably less efficient to grow on NH_4^+ than on NO_3^- source. However, despite a dominance of NH_4^+ in DIN released from Villerest sediments under anaerobic conditions, water column from this treatment produced a 1.9-fold higher stimulation of algal growth than the Chu medium. This result was probably due to the 4-fold higher concentrations of DIN and PO_4^{3-} measured in this treatment in comparison with values reported from Chu medium. Therefore, despite an acclimation to a NO_3^- source in cultures, *Pseudokirchneriella subcapitata* was also able to efficiently use NH_4^+ source (as observed in Claesson, 1980; Vanlerberghe et al., 1990; van Wijk et al., 1998). Differences in algal growth between water column from mesocosms and Chu

medium might also be due to the occurrence of dissolved humic compounds in water columns of mesocosms filled with sediments. Waters collected from mesocosms were colored in yellow-brown (personal observations) indicating the occurrence of dissolved humic compounds, which might have reduced light availability but also Fe availability (by binding iron) for algae (Guildford et al., 1987), limiting algal growth. The main mechanisms explaining contrasting algal growths between waters from mesocosms and Chu medium need further work to (1) determine light penetration and the concentrations of available Fe in all experimental conditions, and (2) test the influence of N sources (NO_3^- and NH_4^+) on the growth rate of the culture of *Pseudokirchneriella subcapitata*.

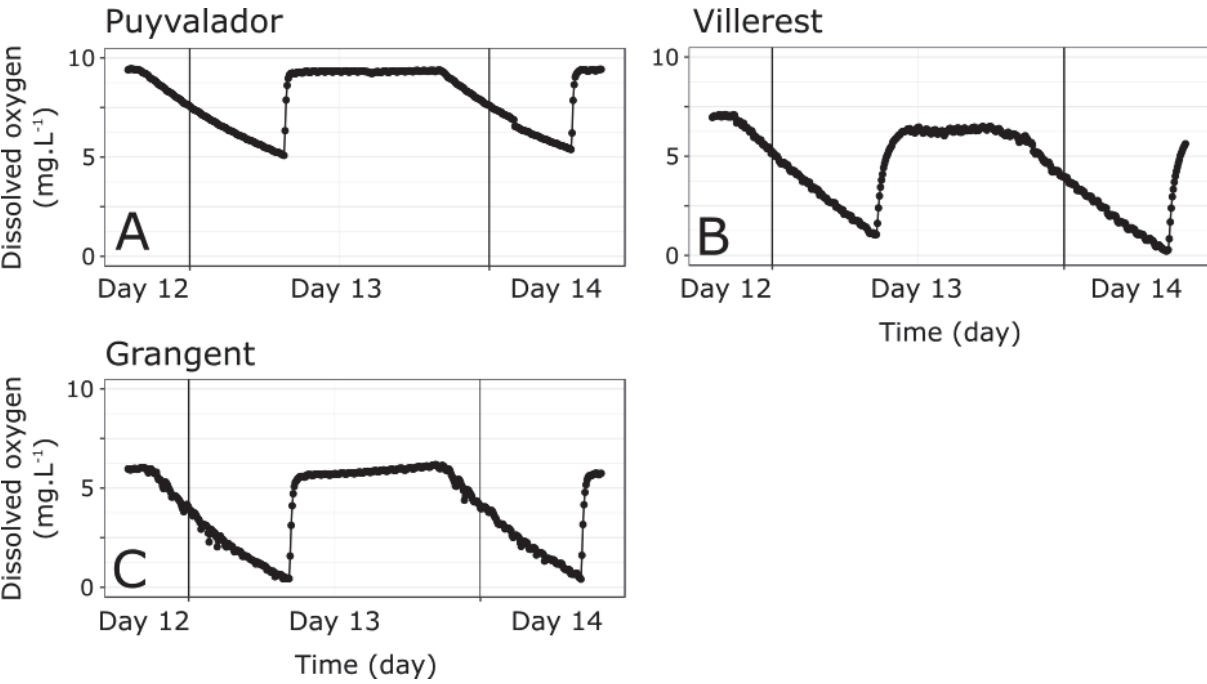
Main conclusions

The first main conclusion of this study was that anaerobic conditions at the SWI had a major influence on the release of DIN and PO_4^{3-} from sediments to the water column. In all tested sediments, the anaerobic treatment showed the most important release of DIN, as NH_4^+ , and PO_4^{3-} , compared to the aerobic and DO fluctuation treatments. The second main conclusion was that TN contents, and microbial OM mineralization had to be taken into consideration in future studies because of their key roles in DIN and PO_4^{3-} fluxes at the SWI in all DO conditions. A better understanding of the internal sources of nutrients in lakes and reservoirs is essential to determine their potential impacts on water bodies exposed to eutrophication problems. The third conclusion was that DO depletion at the SWI could enhance P mobilization from Fe-rich sediments, and changed the resource ratios in the water column to make them more favorable to algal growth. Our results suggested that sediments characteristics such as nutrient content and microbial activity could help to better predict N release mechanisms but P dynamics seemed more influenced by specific P forms (water-extractable P, Na-OH extractable P, apatitic P, organic P) in sediments. All these findings suggested to develop field works on a wide range of lakes and reservoirs to determine whether redox changes at the SWI and sediment characteristics (TN, TP, forms of P, and microbial activities) could be used as early-warning indicators of algal blooms in eutrophic freshwater ecosystems.

Acknowledgments

The authors thank the ANRT (Association Nationale Recherche Technologie) and EDF (Electricité de France) for Edwige Gautreau's Ph.D. Grant (convention bourse CIFRE- EDF: No. 0733/2016). This study was funded by a partnership between EDF and CNRS (CNRS No. 149389) and by Lyon Metropole though the equipment acquisition on Sedaqua Platform (Contrat Plan Etat Région). This work was performed within the framework of the EUR H2O'Lyon (ANR-17-EURE-0018) of Université de Lyon (UdL), within the program "Investissements d'Avenir" operated by the French National Research Agency (ANR). We also thank Athos Environnement (Antoine Thouvenot, David Foltier and Benjamin Legrand), Pierre Rossignol, Laurent Simon, Michel Lafont, Pierre Marmonier, Simon Navel, Valérian Estragnat, Yohan Lebon, Antoine Alonzo, Ellen Feunteun, Colin Issartel, Pauline Barbe, Thérèse Bastide, Antoine Gosset and Myriam Hammada for their support and advices during field sampling and laboratory works.

Supplementary Material 1



Supplementary material 1: Concentration of DO in water column in fluctuation treatment for the three sediments Puyvalador (A), Villerest (B) and Grangent (C) measured on days 12, 13 and 14 of the experiment.

7. Partie 7 : Synthèse et perspectives

Cette thèse s'inscrit dans la thématique du rôle des interfaces sédimentaires dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques. Dans la littérature, le compartiment sédimentaire a été moins pris en compte que les tributaires dans la quantification des apports de nutriments pouvant mener à une eutrophication des masses d'eau, telles que les retenues de barrage (Burger et al., 2008). Or, en fonction des conditions physico-chimiques à l'interface eau/sédiment, le compartiment sédimentaire peut agir comme un puits (e.g. Hupfer et al., 2019) mais aussi comme une source de nutriments (e.g. Søndergaard et al., 2003, 2013 ; Roy et al., 2012), et ainsi contribuer à l'enrichissement de la colonne d'eau en nutriments N et P. La synthèse bibliographique (Partie 1) montre clairement que plusieurs facteurs influencent le relargage des nutriments depuis le compartiment sédimentaire : la diffusion moléculaire, l'activité de la faune, la présence ou l'absence d'oxygène à l'interface eau/sédiment ou encore la remise en suspension des sédiments.

Parmi ces facteurs principaux, l'objectif de la thèse était de mieux comprendre l'influence de la faune et de l'oxygène sur les flux de nutriments aux interfaces eau/sédiment. L'originalité principale de ce travail consistait à évaluer dans quelle mesure ces facteurs interagissaient avec les caractéristiques intrinsèques des sédiments, telles que le contenu total en nutriments ou l'activité microbienne, pour conduire aux flux de nutriments. En effet, la large majorité des études teste un des facteurs mais uniquement sur un seul type de sédiment. Par exemple, il existe de nombreux articles sur l'effet de plusieurs organismes bioturbateurs sur le relargage de nutriments vers la colonne d'eau dans un seul sédiment (e.g. Matisoff et al., 1985; Fukuhara et Sakamoto, 1987). Lorsque plusieurs sédiments sont testés, un seul type de faune est en général utilisé (e.g. Nogaro et al., 2007, 2008 ; Pigneret et al., 2016). Une seule étude s'est intéressée à l'influence de plusieurs groupes faunistiques (*i.e.* larve de *Chironomus plumosus* et vers Oligochètes) sur trois types de sédiments, provenant tous de lacs connectés au lac Michigan (Nogaro et al., 2016). De même que pour la faune, l'influence de la présence ou de l'absence d'oxygène dans les relargages de nutriments fait le plus souvent l'objet d'expérimentations sur un seul sédiment (e.g. Moore Jr et al., 1992 ; Malecki et al., 2004 ; Müller et al., 2016).

Afin de combler ces lacunes dans la littérature, cette thèse s'intéressait à des sédiments provenant de trois retenues différentes marquées par des blooms chroniques de cyanobactéries. Ces trois retenues présentaient des durées d'anaérobie à l'interface eau/sédiment qui différaient en période estivale : absence d'anaérobie (Puyvalador), 3 mois d'anaérobie (Villerest) et 6 mois d'anaérobie (Grangent). Par ailleurs, les sédiments se différenciaient plus particulièrement par les activités microbiennes (activités respiratoire et hydrolytique) dont ils étaient le siège.

Ce travail de thèse contribuait donc à compléter les connaissances sur la dynamique des nutriments à l'interface eau/sédiment en fonction de facteurs tels

que la présence de la faune et l'oxygénation en s'aidant, de façon inédite, d'une sélection de plusieurs sédiments.

7.1 Influences de la faune et de l'oxygénation sur les flux de nutriments des sédiments vers la colonne d'eau

Le principal résultat mis en évidence dans cette thèse portait sur l'influence prépondérante des conditions d'oxygénation sur les flux de N et P : en condition anaérobie, les flux de N et P étaient très significativement supérieurs aux flux générés en présence de faune (chironomes ou oligochètes) et ceci, quel que soit le sédiment testé.

Dans un premier temps, les expérimentations en colonnes effectuées sur les sédiments de Puyvalador montraient clairement un relargage plus important de nutriments lorsque les sédiments étaient en conditions anaérobies par comparaison aux conditions aérobies, que ce soit en présence ou en absence de faune. Ainsi pour les formes de N inorganique dissous, les conditions anaérobies à l'interface eau/sédiment avaient une influence jusqu'à 56 fois plus importante que l'aérobie seule (c'est-à-dire en absence de faune) et jusqu'à 15 fois plus en présence de larves de *Chironomus plumosus* (Partie 4).

Cette tendance a été confirmée dans un second temps par les résultats présentés en Partie 5 (interactions sédiments * faune) et Partie 6 (interactions sédiments * oxygénation) provenant de 3 sédiments. Quel que soit le sédiment testé, une influence prépondérante des conditions d'oxygénation a été observée sur les flux de nutriments : 1) pour le N inorganique dissous, les concentrations mesurées à la fin des expérimentations dans la colonne d'eau étaient jusqu'à 1,5 fois plus importante en conditions anaérobies par rapport aux effets de la faune, 2) pour le P- PO_4^{3-} , les concentrations mesurées en fin d'expérimentation en conditions anaérobies étaient de 10 à 45 fois plus importantes que celles des traitements faune en fonction du sédiment considéré, c'est-à-dire Grangent et Villerest, respectivement. Cette compréhension dans la quantité et la qualité des nutriments qui vont être transférés vers la colonne d'eau vient compléter la connaissance sur les phénomènes d'eutrophication, en particulier sur les ratios N:P et $\text{NH}_4^+:\text{NO}_3^-$ qui rentrent en jeu dans le développement des cyanobactéries, la présence de NH_4^+ favorisant le développement de cyanobactérie (Glibert, 2017; Glibert et al., 2016).

7.1.1 Influence de la faune

Pour les trois sédiments sélectionnés, la présence de faune entraînait des flux de nutriments plus importants que la diffusion moléculaire seule, c'est-à-dire par comparaison avec les flux mesurés dans les mésocosmes témoins en l'absence de faune.

Dans la Partie 4 (Gautreau et al., 2020) concernant les sédiments de Puyvalador, les résultats montraient une influence positive de la faune, en particulier des larves de *Chironomus plumosus*, sur les relargages de N-NO_3^- et de P-PO_4^{3-} . Par exemple, les relargages de nutriments des sédiments vers la colonne d'eau étaient 3,7 et 17 fois plus importants respectivement pour le N inorganique dissous (principalement du N-NO_3^-) et le P-PO_4^{3-} en présence de larves de chironomes par rapport aux colonnes témoins (sans faune). Ce rôle significatif de la bioturbation par la faune sur les flux de nutriments a été confirmé par les résultats présentés en Partie 5 (interactions sédiments * faune). Il a également été démontré que les caractéristiques des sédiments, et en particulier l'activité microbienne, jouaient un rôle déterminant dans ces relargages de nutriments à l'interface eau/sédiment. Ainsi, les sédiments de Grangent montrent une activité microbienne hydrolytique relativement élevée ($1,1 \mu\text{mol FDA} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1} \text{ séd. sec}$) et une consommation d'oxygène ($2022,39 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$) beaucoup plus forte que celles mesurées sur les sédiments de Puyvalador et Villerest en absence de faune (1407 et $1848 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$, respectivement). Dans ces conditions, l'influence de la faune apparaît comme négligeable sur les relargages de nutriments provenant des sédiments de Grangent où l'activité microbienne semblait jouer un rôle prépondérant. Cependant, les concentrations les plus élevées de N-NO_3^- dans la colonne d'eau étaient mesurées avec les sédiments de Villerest et non avec ceux de Grangent. Ces résultats pouvaient s'expliquer par les plus fortes activités microbiennes mesurées dans les sédiments de Grangent (i.e., $1,1 \mu\text{mol FDA} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ vs $0,05$ et $0,3 \mu\text{mol FDA} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ respectivement pour Puyvalador et Villerest) qui favorisaient le processus de dénitrification à l'interface sédimentaire et ainsi la diminution du N-NO_3^- dans la colonne d'eau, par transformation du N-NO_3^- en N_2 gazeux. Les différences de processus microbiens entre les sédiments semblaient donc jouer un rôle primordial sur la dynamique du N à l'interface eau/sédiment.

Ces résultats mettent en avant le rôle de l'activité microbienne, en particulier appuyé par la Partie 4 (avec deux groupes faunistiques et l'utilisation des sédiments de Puyvalador) et la Partie 5 (interactions sédiments * faune). Il apparaît clairement que l'activité microbienne dans les sédiments devrait être un élément bien plus considéré dans les suivis de retenues du fait de son influence sur la dynamique des nutriments à l'interface eau/sédiment. Dans le cadre de la DCE où le suivi des diverses masses d'eau est essentiel afin de participer à l'atteinte ou au maintien de la bonne qualité des masses d'eau, le compartiment sédimentaire est peu pris en compte (mesure de nutriments) alors que cela se

révèle nécessaire (Ministère de la Transition écologique et solidaire, 2019). S'il existe déjà des suivis avec des mesures de nutriments (NH_4^+ , NO_3^- et P total) dans l'eau de la colonne, une mesure de la turbidité par disque de Secchi pour la DCE, ainsi que des indices comme l'Indice Phytoplancton Lacustre (IPLAC, Laplace-Treytore & Feret, 2016 ; norme AFNOR XP T90-719), Indice Biologique Macrophytique en Lac (IBML, Boutry et al., 2015 ; norme AFNOR XP T 90-328) et l'Indice Ichtyofaune Lacustre (IIL, Logez et al., 2015) et deux autres indices en cours de développement sur les invertébrés et les diatomées (Ministère de la Transition écologique et solidaire, 2019), les seules exceptions prenant en compte le compartiment sédimentaire sont l'Indice Oligochètes de Bio-indication Lacustre (IOBL, AFNOR NF T90-391) qui s'intéresse à la communauté des oligochètes présents dans le sédiment et l'Indice Biotique Lacustre (IBL, Verneaux et al., 2004 ; mais nécessitant un grand effort d'échantillonnage avec prélèvements en zone littorale et zone profonde et avec peu d'experts). Il n'existe donc pas d'indice normalisé qui prend en compte l'activité microbienne dans le compartiment sédimentaire. La mise en place d'un indice basé sur l'activité microbienne dans les sédiments viendrait donc compléter ceux existant et en cours de création.

7.1.2 Influence de l'oxygénation

Pour les trois sédiments testés, l'influence de l'oxygénation a été plus importante que celle de la faune sur le relargage de nutriments vers la colonne d'eau, que cela soit pour le N ou le P, comme le montrait l'étude de la Partie 6 (interactions sédiments * oxygénation). Par exemple, pour les sédiments de Villerest, les relargages de N inorganique dissous et de P- PO_4^{3-} étaient respectivement 2 fois et 66 fois plus importants en conditions anaérobies par rapport aux conditions aérobies. Comme expliqué dans le paragraphe précédent sur l'influence de la faune, l'activité microbienne, en présence ou en absence d'oxygène, jouait un rôle essentiel sur la dynamique du N inorganique dissous (Figure 7.1).

La Figure 7.1 est un schéma théorique indiquant la concentration en N inorganique dissous mesurée dans la colonne d'eau en présence ou en absence d'oxygène en fonction de l'activité microbienne des trois sédiments. La concentration de N inorganique dissous dans la colonne d'eau résulte de la différence entre deux processus : (1) la minéralisation de la MO sédimentaire suivi de la diffusion de N inorganique dissous des sédiments vers la colonne d'eau et (2) la dénitrification du N inorganique dissous (sous forme de NO_3^-) en N_2 gazeux et donc perdu par la colonne d'eau. Pour toutes les conditions d'oxygénation, la minéralisation de la MO entraîne la production de N inorganique dissous (sous forme de NH_4^+) dans l'eau interstitielle du compartiment sédimentaire. Un gradient de concentration est alors créé entre l'eau interstitielle et la colonne d'eau ce qui entraîne un transport du NH_4^+ vers la colonne d'eau par diffusion moléculaire (Figure 7.1, courbes vertes). En présence d'oxygène, le NH_4^+ transféré dans la colonne d'eau est transformé via le processus de nitrification en NO_3^- . En cas de forte activité microbienne dans les sédiments (e.g., sédiments de Grangent), le NO_3^- produit va diffuser vers des zones anoxiques des sédiments où la dénitrification du NO_3^- en N_2 peut se produire. Au final, la dénitrification qui serait beaucoup plus présente dans les sédiments avec une forte activité microbienne conduirait à une réduction significative du N inorganique dissous dans la colonne d'eau (Figure 7.1-A, courbe rouge) par transformation du NO_3^- en N_2 gazeux (Figure 7.1-A, courbe bleue). En absence d'oxygène, ce processus de nitrification, suivi du processus de dénitrification n'a pas lieu par du fait du manque d'oxygène et le NH_4^+ s'accumule dans la colonne d'eau, menant à une augmentation de la concentration en N inorganique dissous sous forme de NH_4^+ (Figure 7.1-B).

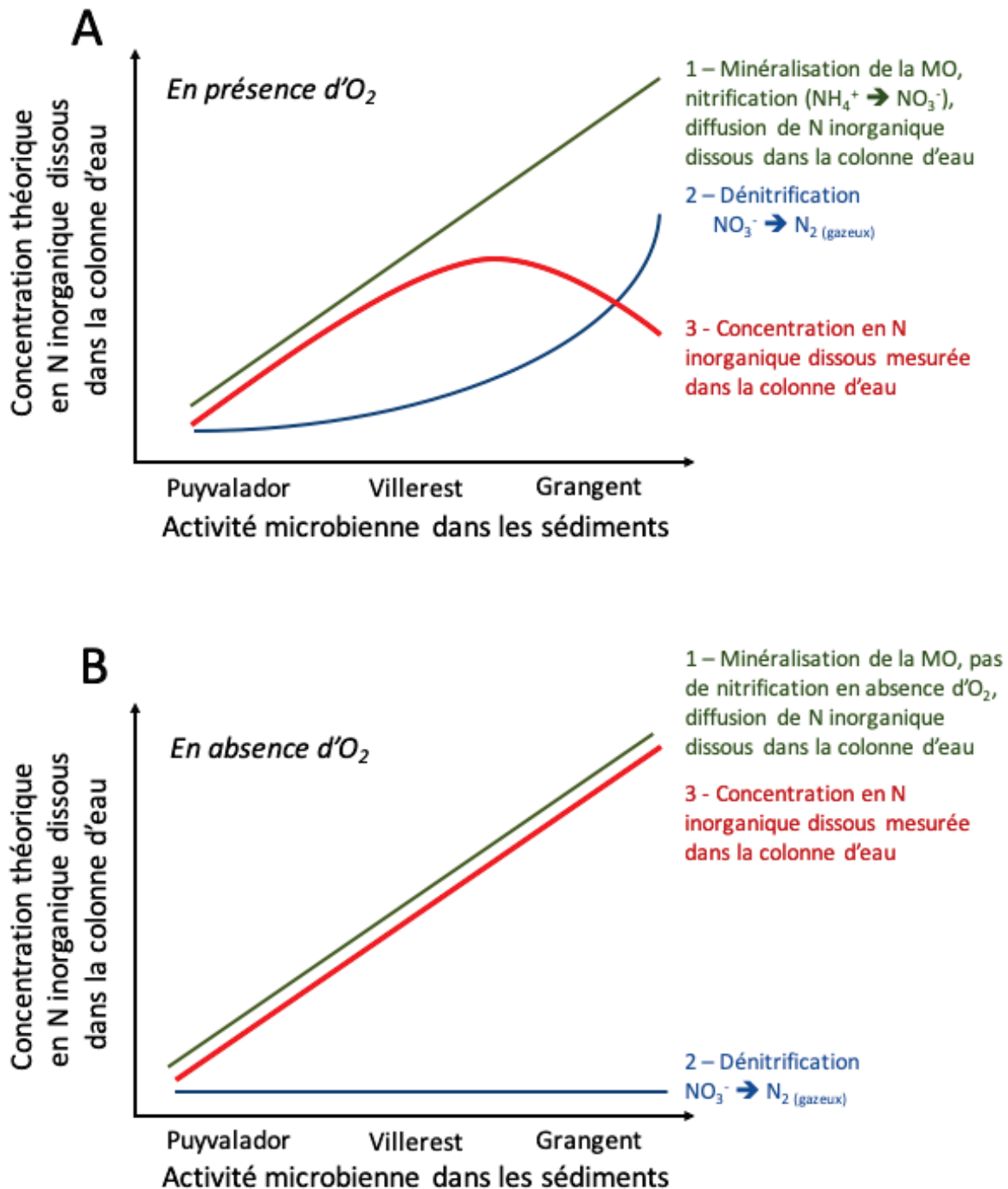


Figure 7.1 : Influence de l'activité microbienne des sédiments sur les relargages de N inorganique dissous dans la colonne d'eau en présence d'oxygène (A) ou absence d'oxygène (B).

En comparaison, si le relargage du P des sédiments vers la colonne d'eau est fortement dépendant de la concentration en oxygène dissous, ce relargage n'a pu être relié directement avec l'activité microbienne dans les sédiments. Il semble que la dynamique du P soit clairement associée aux formes de P associées, lesquelles sont plus ou moins facilement remobilisables vers la colonne d'eau.

Néanmoins, les résultats montrent l'influence déterminante de l'oxygène dans les processus de relargage de nutriments (flux et spéciation chimique). Comme indiqué précédemment le couplage entre activité microbienne, forme du P et oxygénation à l'interface eau/sédiment nécessite d'être considéré *in situ* afin d'évaluer les capacités des sédiments de retenues à participer à enrichir la colonne d'eau en nutriments.

7.1.3 A l'échelle de la retenue

Les résultats précédents indiquaient clairement que les sédiments de retenues pouvaient contribuer à l'eutrophisation des masses d'eau et que cette contribution était d'autant plus forte que des périodes d'anaérobie sont présentes à l'interface eau/sédiment. Néanmoins, il faut replacer ces résultats dans leur contexte car le recyclage interne des nutriments au sein du compartiment sédimentaire n'est pas le seul acteur de l'eutrophisation des masses d'eau. A ce titre, les premières estimations réalisées sur la retenue de Puyvalador dans le cadre de la thèse (Partie 3) suggéraient une contribution plus importante des tributaires que du compartiment sédimentaire sur les apports de nutriments dissous (10,32 kg.ha⁻¹.mois⁻¹ contre 0,27 kg.ha⁻¹.mois⁻¹ de N inorganique dissous, et 0,32 kg.ha⁻¹.mois⁻¹ contre 0,01 kg.ha⁻¹.mois⁻¹ de P-PO₄³⁻ pour les tributaires et le compartiment sédimentaire, respectivement). Ces résultats indiquaient un effet relativement faible du compartiment sédimentaire sur l'enrichissement de la colonne d'eau en nutriments. Or, ces flux estimés par la loi de Fick ne prenaient pas en compte la présence de faune ou des phases d'anaérobie à l'interface eau/sédiment. Les contributions relatives entre tributaires externes et compartiment sédimentaire sur les flux de nutriments vers la colonne d'eau peuvent évoluer en fonction de ces deux facteurs. En considérant qu'un phénomène d'anaérobie peut multiplier jusqu'à 56 fois les flux de P à l'interface eau/sédiment par rapport à des conditions oxiques dans le cas des sédiments de Puyvalador (Partie 4), l'anaérobie du fond de la retenue conduirait à des flux de P issus des sédiments du même ordre (0,56 kg.ha⁻¹.mois⁻¹ de P-PO₄³⁻) que les flux estimés provenant des tributaires (0,32 kg.ha⁻¹.mois⁻¹ de P-PO₄³⁻). Il apparaît donc comme primordial de bien replacer les résultats obtenus dans le cadre de cette thèse à l'échelle des retenues, cela afin d'avoir une estimation de la contribution du compartiment sédimentaire sur l'eutrophisation des retenues en fonction de différents facteurs environnementaux.

7.2 Perspective de recherche

Les principales perspectives découlant de ce travail se déclinent en deux parties.

Le premier objectif de celles-ci s'inscrit dans un contexte de gestion des retenues où la question de l'eutrophisation des masses d'eau vient à se poser. En effet, l'impact d'opérations de gestion, mettant en jeu l'abaissement de la côte, sur le relargage des nutriments des sédiments vers la colonne d'eau est mal connu. Parmi ces opérations, les vidanges de retenues sont clairement à prendre en compte dans la considération du rôle du compartiment sédimentaire dans les flux de nutriments vers la colonne d'eau. L'exondation, l'assèchement puis la remise en eau des sédiments ont une influence sur la structure des sédiments et sur la pénétration de l'oxygène dissous, ce qui réduit ou augmente la disponibilité en nutriments selon la phase considérée (assèchement ou remise en eau des sédiments). Par exemple, McComb et Qiu (1998) montrent qu'un assèchement provoque une augmentation de la pénétration de l'oxygène dissous, qui vient intensifier la minéralisation de la MO, menant à une libération des nutriments dans l'eau interstitielle. Lors d'une vidange de retenue, la phase d'assèchement est fortement variable en durée et en intensité ce qui va influencer le relargage de nutriments lors de la remise en eau.

Le second objectif est d'apporter des éléments de réponses aux questions apparues lors de l'interprétation des résultats, notamment celles concernant l'influence de facteurs, telle que l'activité microbienne par exemple. Certains facteurs n'ayant pas été pris en compte lors de cette thèse pourraient également être testés afin de mesurer leurs impacts sur le relargage de nutriments et leurs interactions avec les autres facteurs : en particulier, l'influence de la température dans un contexte de réchauffement climatique global (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2018).

7.2.1 Perspectives en lien avec la gestion des retenues

Dans un contexte de différents modes de gestion tel qu'un abaissement du niveau d'eau de la retenue de barrage lors d'une vidange partielle ou totale, l'assèchement du compartiment sédimentaire peut se traduire par des marnages et se prolonger sur des durées plus ou moins longues. Ces assèchements, comme le montrent McComb et Qiu (1998), vont mener à une augmentation de la pénétration en oxygène dissous dans l'eau interstitielle du sédiment et provoquer une augmentation du taux de minéralisation de la MO dans les sédiments. La minéralisation de la MO va mener à l'accumulation de NH_4^+ dans l'eau interstitielle restante (Qiu et McComb, 1996). De nombreux auteurs tels que Baldwin et Mitchell (2000) ; Dieter et al. (2015) ; Qiu et McComb (1994) ou Twinch (1987) montrent que l'oxygène dissous peut réduire la disponibilité en P dans l'eau interstitielle. Cependant, en fonction de la durée et de l'intensité de l'assèchement, cela peut réduire l'affinité des oxy-hydroxydes de fer (FeOOH) avec le P, le rendant ainsi plus disponible.

Lors d'une opération de vidange, cet assèchement plus ou moins long en durée et en intensité est suivi par une remise en eau de la retenue. Comme le montre Birch (1960), un flush de nutriments est attendu lors de la remise en eau des sédiments ayant subi un assèchement. Cependant, ces relargages dépendent grandement de la nature des sédiments et des conditions physico-chimiques dans ces sédiments telles que le pH et les conditions redox. Pour les formes de N, Qiu et McComb (1996) indiquent que la remise en eau provoque le relargage de N sous forme de NH_4^+ qui s'est accumulé dans l'eau interstitielle suite à la minéralisation de la MO par la communauté microbienne. L'activité microbienne reprend dès que les cellules en dormance se retrouvent dans des conditions favorables. La croissance des communautés microbiennes est par ailleurs largement stimulée par une augmentation de la disponibilité en MO du fait de l'« aggregate disrupting » provoqué par la remise en eau des sédiments. La lyse des cellules microbiennes s'étant développées durant la période d'assèchement relargue de la MO utilisable par la communauté microbienne (Baldwin et Mitchell, 2000).

L'étude des effets d'un assèchement et d'une remise en eau s'avère nécessaire face à l'eutrophisation des masses d'eau dans le contexte de prise en compte du compartiment sédimentaire. Comme indiqué dans la synthèse bibliographique (Partie 1, § 2.3), les études sur le relargage de P suite à un assèchement et une remise en eau de sédiments peuvent être contradictoires. Par exemple, l'assèchement suivi d'une remise en eau peut favoriser le relargage de P dans la colonne d'eau (Dieter et al., 2015 ; Twinch, 1987 ; Gilbert et al., 2014), ou au contraire, réduire la concentration en P dans la colonne d'eau (Barman et Baarda, 1978 *in* McComb et Qiu, 1998 ; Jacoby et al., 1982). Cela semblerait dépendre de l'intensité de l'assèchement (si les sédiments sont restés humides, il y aurait moins de relargage de P) et également du type de sédiments.

Avec peu d'études disponibles dans la bibliographie dans un contexte de vidanges de retenues de barrage et les contradictions trouvées dans la littérature, il est difficile de prévoir les effets d'un assèchement et d'une remise en eau (suite à une baisse de la cote ou une vidange partielle ou totale sur le relargage de nutriments vers la colonne d'eau) pouvant provoquer et/ou contribuer à l'eutrophication de la retenue. Comme montré dans cette thèse, la prise en compte du compartiment sédimentaire est indispensable dans la compréhension de la retenue ainsi que dans les phénomènes d'eutrophication de celle-ci.

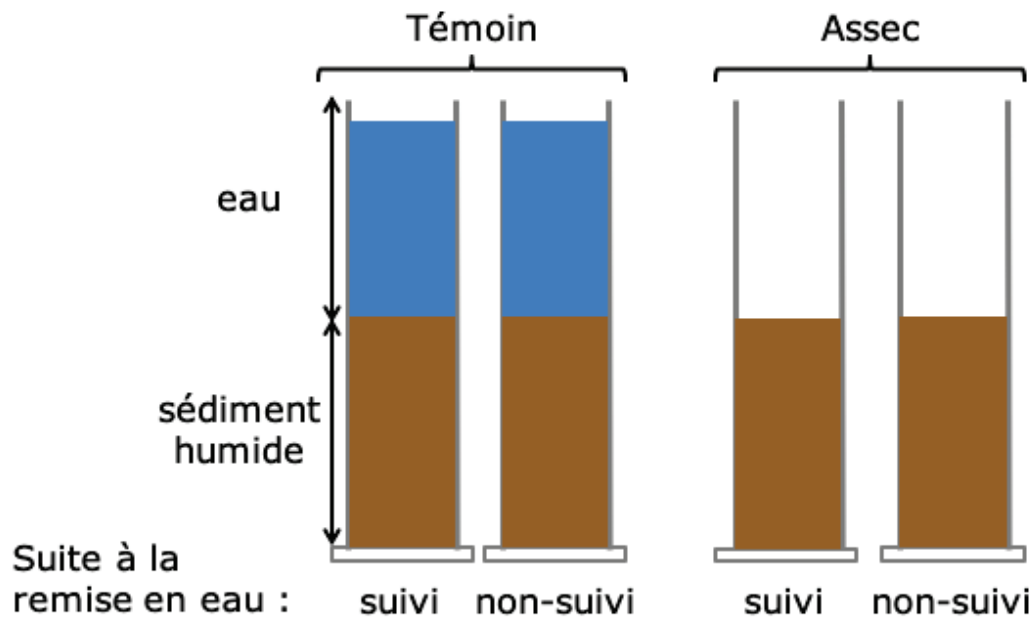
Une première perspective de recherche consiste à évaluer l'impact de l'intensité de l'assèchement de sédiments issus de différentes retenues sur la dynamique des flux de nutriments (des sédiments vers la colonne d'eau) suite à une remise en eau du milieu. Par exemple, une expérimentation à l'aide de microcosmes en laboratoire pourrait permettre de tester trois intensités d'assèchement (en fonction du pourcentage d'humidité restante dans le compartiment sédimentaire, 70%, 50% et 25%) sur les trois sédiments étudiés dans cette thèse (Puyvalador, Villerest et Grangent).

Le plan expérimental proposé est le suivant : une série de 54 microcosmes afin de tester 3 sédiments, 2 conditions hydrologiques (1 condition « témoin » toujours en eau et 1 condition « assec » avec une période d'assèchement suivie d'une période de remise en eau, nommés « suivis »), 3 durées d'assèchement (correspondant à des degrés d'assèchement, c'est-à-dire des pourcentages d'humidité résiduelle) et 3 réplicats par condition expérimentale. Une série de 54 microcosmes supplémentaires (3 sédiments x 3 durées x 3 réplicats x 2 conditions hydrologiques, nommés « non-suivis ») sont ajoutés pour caractériser, juste avant la remise en eau, les sédiments asséchés et ceux restés en eau pour un total de 108 colonnes. Au sein de chaque intensité d'assèchement, les traitements sont divisés en quatre : les « témoins » suivis, les « témoins » non-suivis, les « assecs » suivis et les « assecs » non-suivis (Figure 7.2). Les microcosmes sont des éprouvettes en plastique de 500 mL (diamètre linéaire de 5,5 cm et hauteur de 36 cm) contenant une couche de sédiments, et dans le cas des colonnes « témoins » (sédiments restant en eau en permanence), ceux-ci seraient recouverts d'une couche d'eau synthétique (composition de l'eau synthétique : 96 mg L⁻¹ NaHCO₃, 39,4 mg L⁻¹ CaSO₄·2H₂O, 60 mg L⁻¹ MgSO₄·7H₂O, 4 mg L⁻¹ KCl, pH = 7,5 ; US EPA (1991)).

Les sédiments sont traités de la même manière que lors des expérimentations précédentes dans le cadre de cette thèse (congélation pour supprimer la faune, mélange avec un sédiment frais tamisé pour réensemencement avec une microflore non congelée) afin de permettre des comparaisons possibles entre les facteurs testés. Après la phase de décongélation/réensemencement, 350 g de sédiments (soit une couche de 15 cm) sont placés dans chaque microcosme et 190 mL d'eau synthétique sont ensuite

ajoutés pour permettre une bonne homogénéisation et une sédimentation naturelle des sédiments durant une nuit. Ces conditions rejoignent celles de Dieter et al. (2015) et de Steinman et al. (2012). Après cette phase d'homogénéisation et de sédimentation, l'eau surnageante est siphonnée délicatement pour ne pas perturber et déstructurer l'interface dans l'ensemble des microcosmes. Dans les microcosmes « témoins » (sédiments restant en eau en permanence), 190 mL d'eau synthétique sont de nouveaux ajoutés et les évaporations sont compensées régulièrement durant la totalité de l'essai (Olila et al., 1997). Dans les microcosmes « assecs », après avoir atteint une teneur en eau résiduelle de 70%, 50% et 25% dans le compartiment sédimentaire, la remise en eau des sédiments est réalisée par l'ajout de 190 mL d'eau synthétique. Dans les microcosmes « témoins » (sédiments restant en eau en permanence), les 190 mL d'eau présente sont également siphonnés puis remplacés par 190 mL d'eau synthétique, afin que les microcosmes « témoins » et « assecs » puissent être comparés. Les trois durées d'assèchement ont été choisies en fonction du pourcentage d'humidité restant dans les sédiments, c'est-à-dire 70%, 50% et 25%. Ces pourcentages d'humidité sont suivis par des pesées régulières des colonnes au cours de l'expérimentation.

A la fin de la durée d'assèchement, seules les colonnes expérimentales « assecs » suivis et « témoins » suivis sont remises en eau. Les colonnes expérimentales « témoins » suivis sont siphonnées de leur colonne d'eau afin de procéder à la remise en eau. Les colonnes expérimentales « assecs » non-suivis et « témoins » non-suivis ne subissent pas de remise en eau et les sédiments sont conservés pour des mesures de granulométrie (Figure 7.2). Après la remise en eau des sédiments, le relargage des nutriments est suivi à différents temps : 0h, 6h, 12h, 24h, 48h, 72h puis 4, 8, 10 et 14 jours. Ces temps ont été fixés en accord avec Steinman et al. (2012), Schönbrunner et al. (2012) et Turner et Haygarth (2001) qui montrent que le flush intervient dans les premières 24h et que la remobilisation de PO_4^{3-} peut se dérouler jusqu'à 10 jours après une remise en eau. Lors de chaque prélèvement, le même volume d'eau synthétique est remplacé dans le microcosme pour conserver la même hauteur d'eau (Olila et al., 1997).



| | |
|--|---|
| <ul style="list-style-type: none"> • 3 durées d'assèchement • 3 sédiments différents • 3 réplicas | Paramètres mesurés |
| | <ul style="list-style-type: none"> • Suivi → Nutriments (NH_4^+, NO_{2+3}^-, PO_4^{3-}, SiO_2 à heure 0, 6, 12, 24, 48, 72, 96, 192, 240) • Non-suivi → Granulométrie |

Figure 7.2 : Schéma des colonnes expérimentales utilisées pour l'effet assèchement et remise en eau et des paramètres mesurés sur celles-ci

Cette première perspective de recherche a déjà fait l'objet d'expérimentations préliminaires en laboratoire sur des sédiments provenant de Puyvalador afin d'avoir une première appréciation du rôle d'un assèchement modéré sur la dynamique des nutriments. L'assèchement testé consistait en une perte de 30% de masse d'eau par rapport au début de l'expérimentation (degré d'assèchement atteint au bout de 98 jours). Suite à la remise en eau des colonnes « assecs », donc ayant subies un assèchement, et les colonnes « témoins », les concentrations en nutriments ont été mesurées aux 9 temps indiqués dans le protocole ci-dessus.

Les résultats obtenus lors de ces tests préliminaires indiquent que la forme de N privilégiée (Figure 7.3-A-B-C) pour le relargage est le NO_3^- (la Figure 7.3-B représente la somme des concentrations de NO_3^- et de NO_2^- mais la forme NO_3^- est dominante). Il existe une différence de dynamique entre les traitements « assecs » et « témoins ». Pour le traitement « assec », une augmentation de la concentration en NO_{2+3}^- a été détectée dans les 24 premières heures jusqu'à 0,81 mg.L^{-1} suivie d'une diminution jusqu'à 0,15 mg.L^{-1} en fin d'expérimentation à 336 heures (soit 14 jours). Pour le traitement « témoin », un tel phénomène ne s'observe pas : la concentration en N- NO_{2+3}^- augmente jusqu'à une moyenne de 1,61 mg.L^{-1} (Figure 7.3-B). La concentration de P- PO_4^{3-} montre également un pic

peu après la remise en eau dans le traitement « assec » ($45,4 \mu\text{g.L}^{-1}$) après 6 heures. La concentration en P-PO_4^{3-} augmente par la suite jusqu'au 8^{ème} jour (= 192 heures) à $41,5 \mu\text{g.L}^{-1}$ puis diminue. Cette même augmentation a lieu dans les colonnes « témoin » jusqu'à 8 jours ($17,2 \mu\text{g.L}^{-1}$). Les différences de concentration en P-PO_4^{3-} à la fin de l'expérimentation au jour 14 (= 336 heures) s'atténuent : $5,9 \mu\text{g.L}^{-1}$ pour le traitement témoin et $10,4 \mu\text{g.L}^{-1}$ pour le traitement « assec » (Figure 7.3-D).

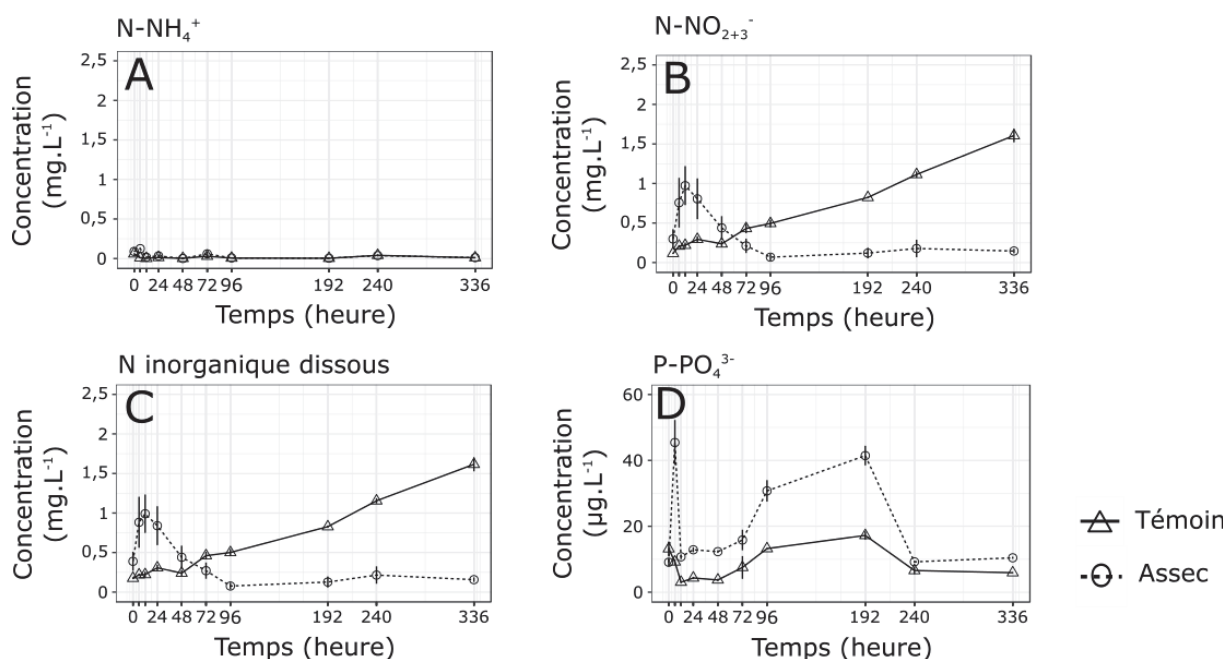


Figure 7.3 : Graphes des concentrations en N-NH_4^+ (A) ; N-NO_{2+3}^- (B) ; N inorganique dissous ($\text{N-NH}_4^+ + \text{N-NO}_{2+3}^-$) (C) et P-PO_4^{3-} (D) dans la colonne d'eau suite à la remise en eau pour les conditions « témoins » et « assecs » (moyenne \pm erreur standard, N=3 colonnes par traitement)

Ces premiers résultats obtenus permettent d'avoir une première vision par rapport à des expérimentations futures sur un plus large panel de sédiments et de durées d'assèchement. Comme indiqué dans la bibliographie, un pic de relargage de nutriments dans les premières 24 heures de remise en eau est observé dans les colonnes ayant subies un assèchement, contrairement à celles restées en eau. Ces résultats proviennent très probablement d'une stimulation de la minéralisation de la MO dans les sédiments à cause de l'assèchement suivi de la remise en eau. En effet, l'activité microbienne, tout comme la croissance des cellules microbiennes qui étaient en phase de dormance pendant l'assèchement, est également stimulée par la remise en eau et à l'augmentation de la MO. Les concentrations en N inorganique dissous décroissent après le pic observé lors du premier jour alors que l'augmentation en N inorganique dissous est régulière au cours du temps dans les colonnes restées en eau. Cela pourrait être dû à la stimulation de l'activité microbienne, dont la dénitrification (transformation du NO_3^- en N_2 gazeux) au sein

de la communauté microbienne dans les systèmes ayant subi un assèchement. Pour le PO_4^{3-} , le second pic observé peut s'expliquer par la perte d'affinité des oxydes de manganèse puis des oxydes de fer pour le P lors de l'assèchement, le laissant ainsi disponible dans l'eau interstitielle, puis relargé vers la colonne d'eau lors de la remise en eau.

Il sera nécessaire de confirmer ou non ces résultats et les interprétations sur les facteurs jouant sur le relargage de nutriments vers la colonne d'eau suite à un assèchement et remise en eau. Pour cela, les expérimentations similaires seront réalisées avec les trois sédiments testés dans cette thèse (Puyvalador, Villerest et Grangent) et trois durées d'assèchement, correspondant à trois intensités d'assèchement (i.e., pourcentage d'humidité restante dans le compartiment sédimentaire, 70%, 50% et 25%).

7.2.2 Perspectives en lien avec la prise en compte d'une élévation de température dans un contexte de changement climatique.

Dans un contexte de réchauffement climatique, une augmentation de la température globale est prévue à minima entre 1,5 à 2°C d'ici 2100 comme indiquée par le Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC) (Masson-Delmotte et al., 2018). Par conséquent, le réchauffement climatique risque d'entraîner un réchauffement des masses d'eau telles que les retenues. L'influence du changement climatique (modification de l'hydrologie et tendance du réchauffement des températures de l'air) sur la température de l'eau et la stratification des retenues hydrauliques (répartition de l'énergie thermique sur la verticale) reste cependant à préciser. La température joue un rôle prépondérant dans le relargage de nutriments à l'interface eau/sédiments. Comme vu dans la littérature (Boudreau, 1996; Kristensen, 2000), une augmentation de la température entraîne une diffusion moléculaire plus importante à l'interface eau/sédiment, liée notamment à la modification de la viscosité de l'eau (Kestin et al., 1978). Cela pourrait entraîner des relargages de nutriments plus importants si la température augmente. Aussi, l'augmentation de la température à l'interface eau/sédiment entrainerait également une augmentation de l'activité microbienne et de la minéralisation de la MO dans les sédiments (Gudasz et al., 2010). Cette augmentation de la minéralisation de la MO pourrait également entraîner une augmentation de la concentration en nutriments qui viendraient s'accumuler dans l'eau interstitielle. Associée à l'augmentation de la diffusion moléculaire, une augmentation des relargages et donc de la concentration en nutriments pourraient être mesurées dans l'eau de surface. Cependant, si l'activité microbienne augmente, les processus de nitrification et de dénitrification pourraient être plus importants qu'à des températures plus basses. Les transformations du NO_3^- en N_2 gazeux, relargué dans l'atmosphère pourraient être stimulées ce qui diminuerait les concentrations de N dissous inorganique de la colonne d'eau. Cependant, l'augmentation des températures entraînant une respiration bactérienne plus importante devrait modifier la disponibilité en oxygène dissous et affecter les processus microbiens associés au cycle du N ainsi que la dynamique du P. Cet effet thermique sur la disponibilité de l'oxygène dissous serait d'autant plus marqué que la concentration d'oxygène dissous diminue avec la température du fait de la relation négative entre la température et la solubilité des gaz dans l'eau. La solubilité des gaz diminue également avec la baisse de la pression atmosphérique, comme en altitude, où se situent certaines retenues (e.g. Puyvalador à 1420 m). Par exemple, à 2000 m d'altitude de l'eau pure va contenir 22% d'oxygène en moins par rapport à une eau pure au niveau de la mer soumise aux mêmes conditions de température et d'humidité (Barroin, 1995). Les conséquences directes physiques (diminution de dissolution des gaz) et indirectes biologiques (augmentation de la respiration) d'une augmentation des températures dans les

lacs de retenues sont donc une baisse des concentrations en oxygène dissous associées à des risques d'anaérobie à l'interface eau/sédiment.

Comme montré dans la thèse, différents facteurs comme l'oxygénation jouent un rôle prépondérant dans les relargages de nutriments vers la colonne d'eau à partir des sédiments. Dans un contexte d'eutrophisation des masses d'eau, telle que les retenues, et où la ressource en eau va se faire de plus en plus rare (Hoegh-Guldberg et al., 2018), la préservation ou l'amélioration de sa qualité se révèle essentielle. Ainsi, une dégradation de la qualité de l'eau, notamment par des blooms de cyanobactéries, conséquences de l'eutrophisation et de l'augmentation de la température, peut se révéler désastreuse pour les nombreux usagers des retenues. Bien que la qualité de l'eau des retenues, et notamment leur colonne d'eau, soient suivies pour divers indices et dans le cadre de la DCE, ce n'est pas le cas du compartiment sédimentaire. Or, la thèse montre, qu'en fonction de ses caractéristiques chimiques et biologiques, ce compartiment joue un rôle non-négligeable dans le relargage des nutriments participant à l'eutrophisation. L'amélioration de la qualité des masses d'eau nécessite une meilleure compréhension du fonctionnement intégré de la retenue. Dans un contexte de changement climatique global, il se révèle essentiel de prendre en compte la température et de comprendre les relations qui la lient aux autres facteurs mesurés auparavant.

Plusieurs questions sont donc soulevées par la prise en compte de ce nouveau facteur qu'est la température : 1) Quelles sont les conséquences d'une augmentation de la température sur le relargage des nutriments vers la colonne d'eau et sous quelles formes ces nutriments sont relargés en fonction du type de sédiments et de l'intensité de la température ? 2) Quelles sont les conséquences d'une augmentation de la température sur les autres facteurs précédemment étudiés (e.g. consommation d'oxygène, activité microbienne hydrolytique) les relations pouvant être établies entre les différents facteurs en fonction de celle-ci ?

Afin de répondre à ces questionnements, cette perspective de recherche se divise en deux étapes : 1) la mise en place d'une expérimentation en mésocosmes de laboratoire avec trois types de sédiments (Puyvalador, Villerest et Grangent pour pouvoir comparer avec les résultats obtenus durant ma thèse) et un gradient de deux températures (17°C et 20°C) afin de suivre les relargages en nutriments dans la colonne d'eau ; 2) la réalisation de mesures sur différents facteurs (e.g. contenu en MO, concentration des nutriments dans l'eau interstitielle), et en particulier sur la communauté microbienne pour permettre une meilleure compréhension du compartiment sédimentaire dans le cadre des relargages de nutriments en intégrant le facteur « température ».

La proposition d'expérimentation en laboratoire sur des mésocosmes s'inspirerait de celles réalisées au cours de cette thèse comme présentées en Partie

4, Partie 5 et Partie 6. Le plan expérimental serait le suivant : un total de 18 mésocosmes serait mis en place en fonction de 3 sédiments (Puyvalador, Villerest et Grangent), 2 températures (17°C et 20°C, soit +2°C, +5°C par rapport aux expérimentations de la thèse réalisées à 15°C) et 3 réplicats. Ces augmentations de températures ont été choisies en se basant sur les informations fournies par le rapport du GIEC (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2018). D'après les prévisions du GIEC, un réchauffement climatique entre +1,5°C et +2°C est attendu d'ici 2100 par rapport à l'ère pré-industriel (années 1860-1880) (Masson-Delmotte et al., 2018). De plus, suite à une augmentation globale de +2°C, de fortes augmentations seraient observées au niveau régional d'ici la fin du siècle, en particulier aux latitudes moyennes (zones tempérées) qui serait de +4°C en saison estivale et de +6°C aux latitudes élevées (zones polaires) en saison hivernale (Hoegh-Guldberg et al., 2018). Les mésocosmes seraient identiques à ceux utilisés pour tester les effets « faune » et « oxygénation » (voir Partie 4), et également, le suivi du même protocole de préparation des sédiments serait appliqué, permettant de comparer les résultats de cette expérimentation à ceux déjà obtenues durant la thèse : l'utilisation de colonne en plexiglas de 20 cm de haut et 10 cm de diamètre, avec une couche de sédiment de 10 cm de haut, recouverte par 10 cm d'eau synthétique (composition de l'eau synthétique : 96 mg L⁻¹ NaHCO₃, 39,4 mg L⁻¹ CaSO₄·2H₂O, 60 mg L⁻¹ MgSO₄·7H₂O, 4 mg L⁻¹ KCl, pH = 7,5 ; US EPA (1991)). Comme pour les expérimentations précédentes en mésocosmes, une période de 15 jours de stabilisation de la colonne serait observée à 15°C avant de les placer en chambre climatique à la température souhaitée (17°C et 20°C) pendant 15 jours. Durant l'expérimentation, des prélèvements d'eau seraient effectués aux jours 0, 3, 6, 8, 10, 13 et 15 et le volume prélevé serait remplacé par le même volume d'eau synthétique. La consommation d'oxygène serait également mesurée aux jours 2, 7 et 14. En fin d'expérimentation, une carotte de 9 cm serait prélevée et découpée en trois profondeurs (0-3 cm ; 3-6 cm et 6-9 cm) au centre du sédiment afin de mesurer l'activité microbienne et les concentrations en nutriments de l'eau interstitielle. Grâce aux prélèvements d'eau de colonne au cours de l'expérimentation, les concentrations en nutriments (NH₄⁺, NO₂⁻, NO₃⁻, PO₄³⁻ et SiO₂) pourraient être mesurées afin d'obtenir la dynamique de relargage de nutriments en fonction du gradient de température choisie.

Afin de répondre à la deuxième question posée dans cette perspective de recherche au sujet des autres facteurs pouvant être influencés par l'augmentation de la température, d'autres mesures pourraient être réalisées sur ces mésocosmes, comme des mesures de consommation d'oxygène durant l'expérimentation et d'activité microbienne à la fin de celle-ci. En plus des variables mesurées lors de la thèse, une meilleure compréhension du fonctionnement de la communauté microbienne impliquée dans le cycle du N est envisagée. En effet, une plus forte activité microbienne intensifiée par des températures plus élevées, pourrait influencer le cycle du N. Comme vu dans les résultats de cette thèse, les activités microbiennes au sein des sédiments influencent le cycle du N par action

sur les processus microbiens de nitrification et de dénitrification. Les précisions apportées par une analyse des gènes responsables des différentes étapes du cycle du N viendraient rendre compte de l'importance de l'activité de la communauté microbienne en fonction de la température. Cela permettrait en plus de valider des données obtenues au cours de la thèse sur les processus concernant le cycle du N et les processus microbiens qui y sont liés. Si on se réfère à la synthèse la thèse (Figure 7.1-A en présence d'oxygène), une communauté microbienne dénitrifiante devrait être beaucoup plus développée dans les sédiments de Grangent par rapport aux deux autres sédiments, Villerest et Puyvalador. Comme les sédiments de Grangent sont ceux présentant la plus forte activité microbienne, une plus forte abondance de la communauté nitrifiante et de la nitrification sont également attendus dans les sédiments de Grangent. L'hypothèse suggère que la nitrification et la dénitrification soient amplifiées par les augmentations de température testées.

Afin de tester cette hypothèse, il paraît pertinent d'aller plus loin sur la description des communautés microbiennes participant au cycle du N dans les systèmes expérimentaux. Cette approche pourrait permettre de s'intéresser aux processus de dénitrification et de nitrification mais aussi à l'annamox (i.e. transformation du NO_2^- en N_2 gazeux en milieu anaérobie) et la DNRA (i.e. transformation du NO_3^- en NH_4^+ en milieu anaérobie). Dans ce but, les échantillons provenant des mésocosmes et collectés à la fin des expérimentations pourraient être utilisés. A partir des sédiments collectés en fin d'expérimentation, l'analyse des gènes impliqués dans le cycle du N, notamment ceux des réactions d'annamox ou encore de DNRA en plus de ceux de la nitrification et dénitrification, permettrait d'apporter des éléments permettant de quantifier l'impact de la température sur les communautés microbiennes impliquées dans le cycle de l'azote. Les gènes à quantifier via des qPCR seraient les gènes de la dénitrification (e.g. *nirS*, *nirK*, *nosZ*), de la nitrification (e.g. *amoA* pour les bactéries comme pour les archées), de la DNRA (e.g. *nrfA*) ou de l'annamox (e.g. *hdh*) (Palacin-Lizarbe et al., 2019). Ainsi, en connaissant les gènes plus ou moins présents dans la communauté microbienne d'un sédiment, on pourrait estimer les capacités d'un sédiment, du moins sa communauté microbienne, à réaliser certains processus, notamment des étapes du cycle du N. Ces travaux pourraient s'accompagner de mesures des potentiels de nitrification et de dénitrification réalisées sur sédiments fraîchement collectés en fin d'expérimentation afin de vérifier le lien entre le nombre de copies des gènes de nitrification ou dénitrification et les potentiels mesurés.

Les bilans réalisés en N et P réalisés à l'échelle des retenues prennent très rarement en compte le recyclage interne des nutriments. Ceux-ci considèrent essentiellement les apports allochtones (e.g. via les tributaires et précipitations) et les exports de nutriments via les exutoires (Figure 7.4). Les apports autochtones (e.g. venus du compartiment sédimentaire) et les pertes vers l'atmosphère (e.g.

relargage de N_2 gazeux) sont rarement pris en compte dans ces bilans. La thèse a pu mettre en évidence que les relargages de nutriments sous forme de NH_4^+ et de PO_4^{3-} des sédiments vers la colonne d'eau en conditions anaérobies pouvaient constituer des apports équivalents ou plus importants que ceux des tributaires sur la retenue de Puyvalador. Ainsi, en condition anaérobie, le relargage issu des sédiments a été estimé à $0,56 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{mois}^{-1}$ de $P-PO_4^{3-}$, alors que les apports des tributaires étaient estimés à $0,32 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{mois}^{-1}$ de $P-PO_4^{3-}$.

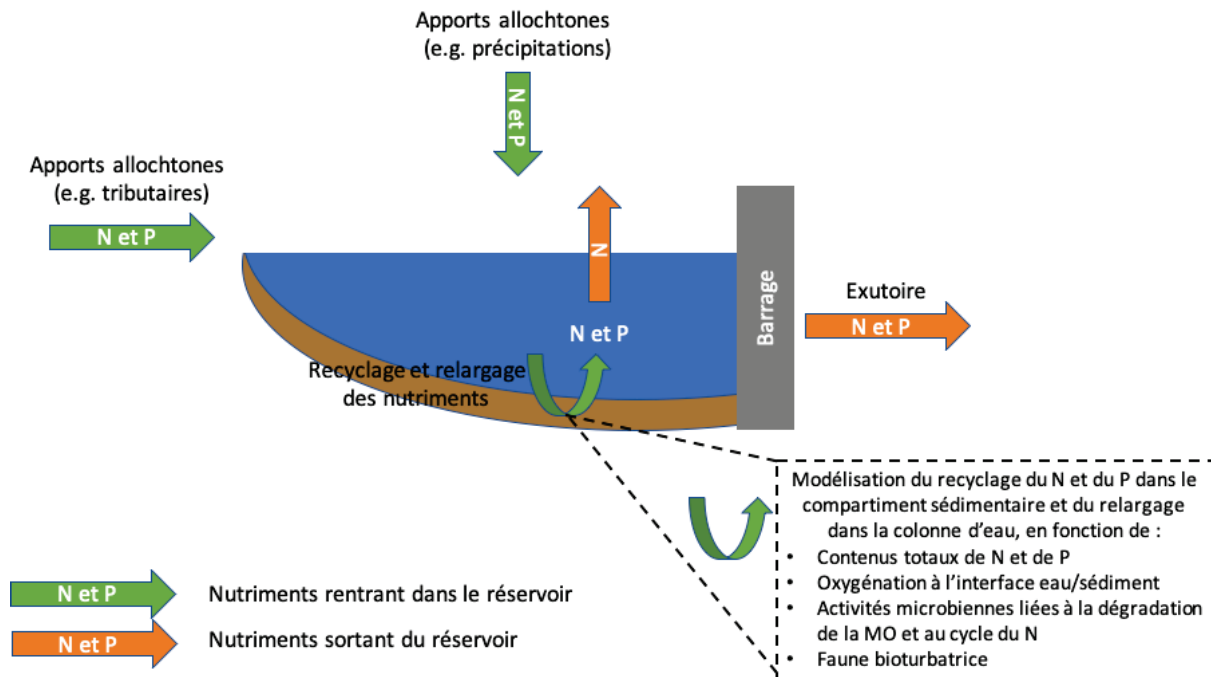


Figure 7.4 : Proposition de modélisation d'une retenue en fonction des nutriments entrants et sortants en fonction du recyclage du N et du P dans le compartiment sédimentaire.

L'ensemble des données acquises et des mécanismes mis en évidence au cours de la thèse devrait permettre de mieux appréhender le rôle du compartiment sédimentaire dans ces bilans de nutriments réalisés à l'échelle de retenues. Considérer l'influence de facteurs tels que l'oxygénation, la présence de faune bioturbatrice, l'activité microbienne et les quantités de nutriments (N total, P total et formes de P) dans les sédiments semble prometteur pour affiner notre compréhension de la dynamique des nutriments dans ces retenues (Figure 7.4). Pour cela, l'association avec des modélisateurs afin d'intégrer ces facteurs dans des modèles numériques existants pourrait être envisagée (ex: Slomp and Van Cappellen, 2004; Trinh et al., 2012; Wang and Van Cappellen, 1996). Cette perspective basée sur une collaboration étroite avec des modélisateurs permettrait de réaliser des allers-retours entre simulation numérique et expérimentations (ex : changement thermique et flux de nutriments associés), étape nécessaire afin de tester la robustesse des mécanismes intégrés dans les modèles.

8. Références bibliographiques

A

Aalto, S.L., Saarenheimo, J., Ropponen, J., Juntunen, J., Rissanen, A.J., and Tirola, M. (2018). Sediment diffusion method improves wastewater nitrogen removal in the receiving lake sediments. *Water Res.* *138*, 312–322.

Adámek, Z., and Maršálek, B. (2013). Bioturbation of sediments by benthic macroinvertebrates and fish and its implication for pond ecosystems: a review. *Aquac. Int.* *21*, 1–17.

Agence de l'eau Loire Bretagne (2017). Retenue de Grangent – FRGL097 - Synthèse du suivi 2016.

Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse (2015). Suivi des plans d'eau des bassins Rhône-Méditerranée et Corse en application de la Directive Cadre sur l'Eau (Sites de Référence, Réseau de Contrôle de Surveillance et Contrôle Opérationnel) Note synthétique d'interprétation des résultats Puyvalador (66 : Pyrénées-Orientales) Campagnes 2013.

Alsterberg, G. (1922). Die respiratorischen Mechanismen der Tubificiden: eine experimentell-physiologische Untersuchung auf ökologischer Grundlage (CWK Gleerup).

An, S., and Gardner, W.S. (2002). Dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA) as a nitrogen link, versus denitrification as a sink in a shallow estuary (Laguna Madre/Baffin Bay, Texas). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* *237*, 41–50.

Andersen, R.A. (2005). Algal culturing techniques (Burlington, Mass: Elsevier/Academic Press).

Andersen, J.H., Schlüter, L., and Ærtebjerg, G. (2006). Coastal eutrophication: recent developments in definitions and implications for monitoring strategies. *J. Plankton Res.* *28*, 621–628.

Anschutz, P., Ciutat, A., Lecroart, P., Gérino, M., and Boudou, A. (2012). Effects of tubificid worm bioturbation on freshwater sediment biogeochemistry. *Aquat. Geochem.* *18*, 475–497.

APHA (1999). Standart Methods for the Examination of Water and Wastewater (American Public Health Association).

Athos Environnement (2017). Etude de la problématique des cyanobactéries sur la retenue de Puyvalador (Clermont-Ferrand).

Baldwin, D. s., and Mitchell, A. m. (2000). The effects of drying and re-flooding on the sediment and soil nutrient dynamics of lowland river–floodplain systems: a synthesis. *Regul. Rivers Res. Manag.* *16*, 457–467.

B

- Baranov, V., Lewandowski, J., Romeijn, P., Singer, G., and Krause, S. (2016). Effects of bioirrigation of non-biting midges (Diptera: Chironomidae) on lake sediment respiration. *Sci. Rep.* 6.
- Barman, Ehj., and Baarda, D.G. (1978). An evaluation of the effect of drawdown on the trophic status of a small reservoir.
- Barroin, G. (1995). Cycle et bilan de l'oxygène. In *Limnologie générale*, R. Pourriot, and M. Meybeck, eds. (Paris Milan Barcelone: Masson), pp. 705–726.
- Battin, T.J. (1997). Assessment of fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of total esterase activity in natural stream sediment biofilms. *Sci. Total Environ.* 198, 51–60.
- Baveye, P., Vandevivere, P., Hoyle, B.L., DeLeo, P.C., and de Lozada, D.S. (1998). Environmental impact and mechanisms of the biological clogging of saturated soils and aquifer materials. *Crit. Rev. Environ. Sci. Technol.* 28, 123–191.
- Berner, R.A. (1980). *Early diagenesis: a theoretical approach* (Princeton, N.J: Princeton University Press).
- Beutel, M.W. (2006). Inhibition of ammonia release from anoxic profundal sediments in lakes using hypolimnetic oxygenation. *Ecol. Eng.* 28, 271–279.
- Biles, C.L., Solan, M., Isaksson, I., Paterson, D.M., Emes, C., and Raffaelli, D.G. (2003). Flow modifies the effect of biodiversity on ecosystem functioning: an in situ study of estuarine sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 285–286, 165–177.
- Birch, H.F. (1960). Nitrification in soils after different periods of dryness. *Plant Soil* 12, 81–96.
- Bortleson, G.C., and Lee, G.F. (1974). Phosphorus, iron, and manganese distribution in sediment cores of six Wisconsin lakes¹. *Limnol. Oceanogr.* 19, 794–801.
- Boström, B., Jansson, M., and Forsberg, C. (1982). Phosphorous release from lake sediments.
- Boström, B., Andersen, J.M., Fleischer, S., and Jansson, M. (1988). Exchange of phosphorus across the sediment-water interface. In *Phosphorus in Freshwater Ecosystems*, G. Persson, and M. Jansson, eds. (Dordrecht: Springer Netherlands), pp. 229–244.
- Boudreau, B.P. (1996). The diffusive tortuosity of fine-grained unlithified sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 60, 3139–3142.

Boulton, A.J., Findlay, S., Marmonier, P., Stanley, E.H., and Valett, H.M. (1998). The functional significance of the hyporheic zone in streams and rivers. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* *29*, 59–81.

Boutry, S., Bertrin, V., and Dutartre, A. (2015). Indice Biologique Macrophytique Lac (IBML) (IRSTEA).

Brennan, A., and McLachlan, A.J. (1979). Tubes and tube-building in a lotic Chironomid (Diptera) community. *Hydrobiologia* *67*, 173–178.

Burger, D.F., Hamilton, D.P., and Pilditch, C.A. (2008). Modelling the relative importance of internal and external nutrient loads on water column nutrient concentrations and phytoplankton biomass in a shallow polymictic lake. *Ecol. Model.* *211*, 411–423.

C

Cadée, G.C. (1976). Sediment reworking by *Arenicola marina* on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* *10*, 440–460.

Campy, R., and Meybeck, M. (1995). Les sédiments lacustres. In *Limnologie générale*, (Paris: Masson), pp. 185–226.

Carignan, R., Rapin, F., and Tessier, A. (1985). Sediment porewater sampling for metal analysis: A comparison of techniques. *Geochim. Cosmochim. Acta* *49*, 2493–2497.

Carlton, R.G., and Wetzel, R.G. (1988). Phosphorus flux from lake sediments: effect of epipelagic algal oxygen production. *Limnol. Oceanogr.* *33*, 562–570.

Chu, S.P. (1942). The Influence of the Mineral Composition of the Medium on the Growth of Planktonic Algae: Part I. Methods and Culture Media. *J. Ecol.* *30*, 284–325.

Claesson, A. (1980). Variation in cell composition and utilization of N and P for growth of *Selenastrum capricornutum*. *Physiol. Plant.* *48*, 59–64.

Conley, D.J., and Johnstone, R.W. (1995). Biogeochemistry of N, P and Si in Baltic Sea sediments: response to a simulated deposition of a spring diatom bloom. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* *122*, 265–276.

Cooke, G.D., Welch, E.B., Peterson, S., and Nichols, S.A. (2016). *Restoration and management of lakes and reservoirs* (CRC press).

Cornelis, J.-T., Delvaux, B., Georg, R.B., Lucas, Y., Ranger, J., and Opfergelt, S. (2011). Tracing the origin of dissolved silicon transferred from various soil-plant systems towards rivers: a review. *Biogeosciences* *8*, 89–112.

Correll, D.L. (1998). The Role of Phosphorus in the Eutrophication of Receiving Waters: A Review. *J. Environ. Qual.* 27, 261.

D

Dahm, C.N., Trotter, E.H., and Sedell, J.R. (1987). Role of anaerobic zones and processes in stream ecosystem productivity. *Chem. Qual. Water Hydrol. Cycle* 157–178.

D'Angelo, E.M., and Reddy, K.R. (1994). Diagenesis of Organic Matter in a Wetland Receiving Hypereutrophic Lake Water: I. Distribution of Dissolved Nutrients in the Soil and Water Column. *J. Environ. Qual.* 23, 928.

Dausend, K. (1931). Über die Atmung der Tubificiden. *Z. Für Vgl. Physiol.* 14, 557–608.

Davis, R.B. (1974). Tubificids alter profiles of redox potential and pH in profundal lake sediment¹. *Limnol. Oceanogr.* 19, 342–346.

Dieter, D., Herzog, C., and Hupfer, M. (2015). Effects of drying on phosphorus uptake in re-flooded lake sediments. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 22, 17065–17081.

Dürr, H.H., Meybeck, M., Hartmann, J., Laruelle, G.G., and Roubeix, V. (2011). Global spatial distribution of natural riverine silica inputs to the coastal zone. *Biogeosciences* 8, 597–620.

E

EDF (2015a). L'hydraulique en chiffres.

EDF (2015b). Qu'est-ce que l'énergie hydraulique ?

Einsele, W. (1936). Über die Beziehungen des Eisenkreislaufs zum Phosphatkreislauf im eutrophen See. *Arch Hydrobiol* 29, 664–686.

Ekeroth, N., Blomqvist, S., and Hall, P. (2016). Nutrient fluxes from reduced Baltic Sea sediment: effects of oxygenation and macrobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 544, 77–92.

Elser, J.J. (2012). Phosphorus: a limiting nutrient for humanity? *Curr. Opin. Biotechnol.* 23, 833–838.

Établissement public Loire (2017). Suivi de la qualité des eaux de la retenue de Villerest (42) - Campagne 2016.

Ettwig, K.F., Zhu, B., Speth, D., Keltjens, J.T., Jetten, M.S.M., and Kartal, B. (2016). Archaea catalyze iron-dependent anaerobic oxidation of methane. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 12792–12796.

F

Famme, P., and Knudsen, J. (1985). Aerotaxis by the freshwater oligochaete *Tubifex* sp. *Oecologia* 65, 599–601.

Fenchel, T., Blackburn, T.H., and King, G.M. (2012a). Chapter 7: Aquatic Sediments. In *Bacterial Biogeochemistry: The Ecophysiology of Mineral Cycling*, (London: Academic Press), pp. 121–142.

Fenchel, T., King, G., and Blackburn, T.H. (2012b). Chapter 2: Transport Mechanisms. In *Bacterial Biogeochemistry: The Ecophysiology of Mineral Cycling*, (London: Elsevier/AP), pp. 35–47.

Fetters, K.J., Costello, D.M., Hammerschmidt, C.R., and Burton, G.A. (2016). Toxicological effects of short-term resuspension of metal-contaminated freshwater and marine sediments: Effects of sediment resuspension. *Environ. Toxicol. Chem.* 35, 676–686.

Findlay, D., and Kasian, S. (1987). Phytoplankton community responses to nutrient addition in Lake 226, Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44, s35–s46.

Fischer, J., and Beeton, A. (1975). The effect of dissolved oxygen on the burrowing behavior of *Limnodrilus hoffmeisteri* (Oligochaeta). *Hydrobiologia* 47, 273–290.

Fisher, J.B., Lick, W.J., McCall, P.L., and Robbins, J.A. (1980). Vertical mixing of lake sediments by tubificid oligochaetes. *J. Geophys. Res. Oceans* 85, 3997–4006.

Fitzgerald, S.A., and Gardner, W.S. (1993). An algal carbon budget for pelagic-benthic coupling in Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.* 38, 547–560.

Forsberg, C. (1989). Importance of sediments in understanding nutrient cyclings in lakes. *Hydrobiologia* 176, 263–277.

Fox, H.M., and Taylor, A.E.R. (1955). The tolerance of oxygen by aquatic invertebrates. *Proc R Soc Lond B* 143, 214–225.

Fox, J.L., Brezonik, P.L., Keirn, M.A., Development, U.S.E.P.A.O. of R. and, and Florida, U. of (1977). Lake drawdown as a method of improving water quality (Environmental Research Laboratory).

François, F., Dalègre, K., Gilbert, F., and Stora, G. (1999). Variabilité spécifique à l'intérieur des groupes fonctionnels. Etude du remaniement sédimentaire de deux bivalves *Veneridae*, *Ruditapes decussatus* et *Venerupis aurea*. *Comptes Rendus Académie Sci.-Ser. III-Sci. Vie* 322, 339–345.

François, F., Gerino, M., Stora, G., Durbec, J., and Poggiale, J. (2002). Functional approach to sediment reworking by gallery-forming macrobenthic organisms:

modeling and application with the polychaete *Nereis diversicolor*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 229, 127–136.

Frings, P.J., Clymans, W., Jeppesen, E., Lauridsen, T.L., Struyf, E., and Conley, D.J. (2014). Lack of steady-state in the global biogeochemical Si cycle: emerging evidence from lake Si sequestration. *Biogeochemistry* 117, 255–277.

Froelich, P.N., Klinkhammer, G., Bender, M.L., Luedtke, N., Heath, G.R., Cullen, D., Dauphin, P., Hammond, D., Hartman, B., and Maynard, V. (1979). Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. *Geochim. Cosmochim. Acta* 43, 1075–1090.

Fukuhara, H., and Sakamoto, M. (1987). Enhancement of inorganic nitrogen and phosphate release from lake sediment by tubificid worms and chironomid larvae. *Oikos* 312–320.

G

Gächter, R., and Meyer, J.S. (1993). The role of microorganisms in mobilization and fixation of phosphorus in sediments. In *Proceedings of the Third International Workshop on Phosphorus in Sediments*, (Springer, Dordrecht), pp. 103–121.

Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.W., Howarth, R.W., Seitzinger, S.P., Asner, G.P., Cleveland, C., Green, P., Holland, E., et al. (2004). Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry* 70, 153–226.

Gao, G., Zhu, G., Qin, B., Chen, J., and Wang, K. (2006). Alkaline phosphatase activity and the phosphorus mineralization rate of Lake Taihu. *Sci. China Ser. D* 49, 176–185.

Gautreau, E., Volatier, L., Nogaro, G., Gouze, E., and Mermillod-Blondin, F. (2020). The influence of bioturbation and water column oxygenation on nutrient recycling in reservoir sediments. *Hydrobiologia*.

Gilbert, F., Hulth, S., Grossi, V., and Aller, R.C. (2016). Redox oscillation and benthic nitrogen mineralization within burrowed sediments: An experimental simulation at low frequency. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 482, 75–84.

Gilbert, J.D., Guerrero, F., and de Vicente, I. (2014). Sediment desiccation as a driver of phosphate availability in the water column of Mediterranean wetlands. *Sci. Total Environ.* 466–467, 965–975.

Giles, C.D., Isles, P.D.F., Manley, T., Xu, Y., Druschel, G.K., and Schroth, A.W. (2016). The mobility of phosphorus, iron, and manganese through the sediment–water continuum of a shallow eutrophic freshwater lake under stratified and mixed water-column conditions. *Biogeochemistry* 127, 15–34.

Glibert, P.M. (2017). Eutrophication, harmful algae and biodiversity — Challenging paradigms in a world of complex nutrient changes. *Mar. Pollut. Bull.* *124*, 591–606.

Glibert, P.M., Wilkerson Frances P., Dugdale Richard C., Raven John A., Dupont Christopher L., Leavitt Peter R., Parker Alexander E., Burkholder JoAnn M., and Kana Todd M. (2016). Pluses and minuses of ammonium and nitrate uptake and assimilation by phytoplankton and implications for productivity and community composition, with emphasis on nitrogen-enriched conditions. *Limnol. Oceanogr.* *61*, 165–197.

Glud, R.N. (2008). Oxygen dynamics of marine sediments. *Mar. Biol. Res.* *4*, 243–289.

Goda, T., and Matsuoka, Y. (1986). Synthesis and analysis of a comprehensive lake model — with the evaluation of diversity of ecosystems. *Ecol. Model.* *31*, 11–32.

Goldman, J.C. (1980). Physiological processes, nutrient availability, and the concept of relative growth rate in marine phytoplankton ecology. In *Primary Productivity in the Sea*, (Springer), pp. 179–194.

Golterman, H.L. (2004). Sediment and the phosphate cycle, part 2. In *The Chemistry of Phosphate and Nitrogen Compounds in Sediments*, (Dordrecht ; Boston: Kluwer Academic), p.

Gonsiorczyk, T., Casper, P., and Koschel, R. (2001). Mechanisms of phosphorus release from the bottom sediment of the oligotrophic Lake Stechlin: Importance of the permanently oxic sediment surface. *Fundam. Appl. Limnol.* *151*, 203–219.

Granéli, W. (1979). The influence of *Chironomus plumosus* larvae on the exchange of dissolved substances between sediment and water. *Hydrobiologia* *66*, 149–159.

Gu, S., Gruau, G., Dupas, R., Petitjean, P., Li, Q., and Pinay, G. (2019). Respective roles of Fe-oxyhydroxide dissolution, pH changes and sediment inputs in dissolved phosphorus release from wetland soils under anoxic conditions. *Geoderma* *338*, 365–374.

Gudasz, C., Bastviken, D., Steger, K., Premke, K., Sobek, S., and Tranvik, L.J. (2010). Temperature-controlled organic carbon mineralization in lake sediments. *Nature* *466*, 478–481.

Guertault, L. (2015). Évaluation des processus hydro-sédimentaires d'une retenue de forme allongée: application à la retenue de Génissiat sur le Haut-Rhône. phdthesis. Université Claude Bernard - Lyon I.

Guildford, S., Healey, F., and Hecky, R. (1987). Depression of primary production by humic matter and suspended sediment in limnocorral experiments at Southern Indian Lake, northern Manitoba. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* *44*, 1408–1417.

Gunnars, A., and Blomqvist, S. (1997). Phosphate exchange across the sediment-water interface when shifting from anoxic to oxic conditions an experimental comparison of freshwater and brackish-marine systems. *Biogeochemistry* *37*, 203–226.

H

Haas, E.M., Kraak, M.H.S., Koelmans, A.A., and Admiraal, W. (2005). The impact of sediment reworking by opportunistic chironomids on specialised mayflies. *Freshw. Biol.* *50*, 770–780.

Hansen, K., Mouridsen, S., and Kristensen, E. (1998). The impact of *Chironomus plumosus* larvae on organic matter decay and nutrient (N, P) exchange in a shallow eutrophic lake sediment following a phytoplankton sedimentation. *Hydrobiologia* *364*, 65–74.

Hardison, A.K., Algar, C.K., Giblin, A.E., and Rich, J.J. (2015). Influence of organic carbon and nitrate loading on partitioning between dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA) and N₂ production. *Geochim. Cosmochim. Acta* *164*, 146–160.

Hargrave, B.T. (1972). A comparison of sediment oxygen uptake, hypolimnetic oxygen deficit and primary production in Lake Esrom, Denmark. *SIL Proc. 1922-2010* *18*, 134–139.

Haroon, M.F., Hu, S., Shi, Y., Imelfort, M., Keller, J., Hugenholtz, P., Yuan, Z., and Tyson, G.W. (2013). Anaerobic oxidation of methane coupled to nitrate reduction in a novel archaeal lineage. *Nature* *500*, 567–570.

Havens, K., Fukushima, T., Xie, P., Iwakuma, T., James, R., Takamura, N., Hanazato, T., and Yamamoto, T. (2001). Nutrient dynamics and the eutrophication of shallow lakes Kasumigaura (Japan), Donghu (PR China), and Okeechobee (USA). *Environ. Pollut.* *111*, 263–272.

Hedin, L.O., von Fischer, J.C., Ostrom, N.E., Kennedy, B.P., Brown, M.G., and Robertson, G.P. (1998). Thermodynamic constraints on nitrogen transformations and other biogeochemical processes at soil–stream interfaces. *Ecology* *79*, 684–703.

Hensen, C., Zabel, M., and Schulz, H.N. (2006). Benthic cycling of oxygen, nitrogen and phosphorus. In *Marine Geochemistry*, (Springer), pp. 207–240.

Hershey, A.E., and Lamberti, G.A. (2001). Aquatic Insect Ecology. In *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*, (San Diego: Academic Press), pp. 733–776.

Hilsenhoff, W.L. (1966). The Biology of *Chironomus plumosus* (Diptera: Chironomidae) in Lake Winnebago, Wisconsin. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 59, 465–473.

Hoegh-Guldberg, O., Jacob, D., Bindi, M., Brown, S., Camilloni, I., Diedhiou, A., Djalante, R., Ebi, K., Engelbrecht, F., Guiot, J., et al. (2018). Impacts of 1.5 C global warming on natural and human systems. *Glob. Warm. 15° C IPCC Spec. Rep.*

Howarth, R., Chan, F., Conley, D.J., Garnier, J., Doney, S.C., Marino, R., and Billen, G. (2011). Coupled biogeochemical cycles: eutrophication and hypoxia in temperate estuaries and coastal marine ecosystems. *Front. Ecol. Environ.* 9, 18–26.

Hupfer, M., and Lewandowski, J. (2008). Oxygen Controls the Phosphorus Release from Lake Sediments - a Long-Lasting Paradigm in Limnology. *Int. Rev. Hydrobiol.* 93, 415–432.

Hupfer, M., Jordan, S., Herzog, C., Ebeling, C., Ladwig, R., Rothe, M., and Lewandowski, J. (2019). Chironomid larvae enhance phosphorus burial in lake sediments: Insights from long-term and short-term experiments. *Sci. Total Environ.* 663, 254–264.

I

Iler, R.K. (1979). *The chemistry of silica: solubility, polymerization, colloid and surface properties, and biochemistry* (New York: Wiley).

Intergovernmental Panel on Climate Change (Nom) (2018). *Global Warming of 1.5° C: An IPCC Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5° C Above Pre-industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, in the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty* (Intergovernmental Panel on Climate Change).

International Energy Agency, United Nations (2017). *Key world energy statistics*.

J

Jacoby, J., Lynch, D., Welch, E., and Perkins, M. (1982). Internal phosphorus loading in a shallow eutrophic lake. *Water Res.* 16, 911–919.

Jenkins, M.C., and Kemp, W.M. (1984). The coupling of nitrification and denitrification in two estuarine sediments. *Limnol. Oceanogr.* 29, 609–619.

Jensen, H.S., and Andersen, F.O. (1992). Importance of temperature, nitrate, and pH for phosphate release from aerobic sediments of four shallow, eutrophic lakes. *Limnol. Oceanogr.* 37, 577–589.

Jensen, H., Kristensen, P., Jeppesen, E., and Skytthe, A. (1992). Iron/phosphorus ratio in surface sediment as an indicator of phosphate release from aerobic sediments in shallow lakes. *Hydrobiologia* 235–236, 731–743.

Jones, C.A., and Welch, E.B. (1990). Internal Phosphorus Loading Related to Mixing and Dilution in a Dendritic, Shallow Prairie Lake. *Res. J. Water Pollut. Control Fed.* 62(7):847-852.

Jørgensen, B.B. (1983). The major biogeochemical cycles and their interactions. *Scope Rep.*

Jørgensen, B.B., and Revsbech, N.P. (1985). Diffusive boundary layers and the oxygen uptake of sediments and detritus: Diffusive boundary layers. *Limnol. Oceanogr.* 30, 111–122.

Joye, S.B., and Hollibaugh, J.T. (1995). Influence of sulfide inhibition of nitrification on nitrogen regeneration in sediments. *Science* 270, 623–625.

Juget, R., Lafont, M., Mouthon, J., and Gerdeaux, D. (1995). Structure des communautés benthiques et pisciaires. In *Limnologie générale*, (Paris: Masson), pp. 494–513.

K

Kamp-Nielsen, L. (1974). Mud-water exchange of phosphate and other ions in undisturbed sediment cores and factors affecting the exchange rates. *Arch. Für Hydrobiol.* 218–237.

Kemp, W.M., Testa, J.M., Conley, D.J., Gilbert, D., and Hagy, J.D. (2009). Temporal responses of coastal hypoxia to nutrient loading and physical controls. *Biogeosciences* 6, 2985–3008.

Kennedy, C.R. (1966). The Life History of *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. (Oligochaeta: Tubificidae) and Its Adaptive Significance. *Oikos* 17, 158–168.

van Kessel, M.A., Stultiens, K., Slegers, M.F., Guerrero Cruz, S., Jetten, M.S., Kartal, B., and Op den Camp, H.J. (2018). Current perspectives on the application of N-damo and anammox in wastewater treatment. *Curr. Opin. Biotechnol.* 50, 222–227.

Kestin, J., Sokolov, M., and Wakeham, W.A. (1978). Viscosity of liquid water in the range- 8°C to 150°C. *J. Phys. Chem. Ref. Data* 7, 941–948.

Kimmel, B.L., and Groeger, A.W. (1984). FACTORS CONTROLLING PRIMARY PRODUCTION IN LAKES AND RESERVOIRS: A PERSPECTIVE. *Lake Reserv. Manag.* 1, 277–281.

Komatsu, E., Fukushima, T., and Shiraishi, H. (2006). Modeling of P-dynamics and algal growth in a stratified reservoir—mechanisms of P-cycle in water and interaction between overlying water and sediment. *Ecol. Model.* 197, 331–349.

Kowalczywska-Madura, K., and Gołdyn, R. (2012). Spatial and seasonal variability of pore water phosphorus concentration in shallow Lake Swarzędzkie, Poland. *Environ. Monit. Assess.* 184, 1509–1516.

Kowalczywska-Madura, K., Dondajewska, R., Gołdyn, R., and Podsiadłowski, S. (2017). The influence of restoration measures on phosphorus internal loading from the sediments of a hypereutrophic lake. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 24, 14417–14429.

Kristensen, E. (2000a). Organic matter diagenesis at the oxic/anoxic interface in coastal marine sediments, with emphasis on the role of burrowing animals. *Hydrobiologia* 426, 1–24.

Kristensen, E. (2000b). Organic matter diagenesis at the oxic/anoxic interface in coastal marine sediments, with emphasis on the role of burrowing animals. *Hydrobiologia* 426, 1–24.

Kristensen, E., Penha-Lopes, G., Delefosse, M., Valdemarsen, T., Quintana, C., and Banta, G. (2012). What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 446, 285–302.

L

Labroue, R., Capblancq, J., and Dauta, A. (1995). Cycle des nutriments : l'azote et le phosphore. In *Limnologie générale*, (Paris: Masson), pp. 727–764.

Lagauzère, S., Pischedda, L., Cuny, P., Gilbert, F., Stora, G., and Bonzom, J.-M. (2009). Influence of *Chironomus riparius* (Diptera, Chironomidae) and *Tubifex tubifex* (Annelida, Oligochaeta) on oxygen uptake by sediments. Consequences of uranium contamination. *Environ. Pollut.* 157, 1234–1242.

Laplace-Treyture, C., and Feret, T. (2016). Performance of the Phytoplankton Index for Lakes (IPLAC): A multimetric phytoplankton index to assess the ecological status of water bodies in France. *Ecol. Indic.* 69, 686–698.

Lavery, P.S., Oldham, C.E., and Ghisalberti, M. (2001). The use of Fick's First Law for predicting porewater nutrient fluxes under diffusive conditions. *Hydrol. Process.* *15*, 2435–2451.

Leuchs, H. (1986). Die Schlaengelaktivität von Chironomuslarven (Diptera) aus flachen und tiefen Gewässern und die resultierenden Wasserzirkulationen in Abhängigkeit von Temperatur und Sauerstoffangebot. *Arch. Für Hydrobiol.* *108*, 281–299.

Lévêque, C., Dejoux, C., and Lauzanne, L. (1983). The benthic fauna: ecology, biomass and communities. In *Lake Chad*, (Springer), pp. 233–272.

Lewandowski, J., and Hupfer, M. (2005). Effect of macrozoobenthos on two-dimensional small-scale heterogeneity of pore water phosphorus concentrations in lake sediments: A laboratory study. *Limnol. Oceanogr.* *50*, 1106–1118.

Lewandowski, J., Laskov, C., and Hupfer, M. (2007). The relationship between *Chironomus plumosus* burrows and the spatial distribution of pore-water phosphate, iron and ammonium in lake sediments. *Freshw. Biol.* *52*, 331–343.

Li, Y.-H., and Gregory, S. (1974). Diffusion of ions in sea water and in deep-sea sediments. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 703–714.

Lijklema, L. (1977). Role of iron in the exchange of phosphate between water and sediments. *Interact. Sediments Fresh Water Proc. Int. Symp.*

Löfgren, S., and Ryding, S. (1985). Apatite solubility and microbial activities as regulators of internal loading in shallow, eutrophic lakes. *Verh Int Ver Theor Angewand Limnol* *22*, 3329–3334.

Logez, M., Maire, A., and Argillier, C. (2015). Principes et méthodes de calcul de l'Indice Ichtyofaune Lacustre, IIL. Rapport final (ONEMA - IRSTEA).

M

Maavara, T., Dürr, H.H., and Van Cappellen, P. (2014). Worldwide retention of nutrient silicon by river damming: From sparse data set to global estimate. *Glob. Biogeochem. Cycles* *28*, 842–855.

Malecki, L.M., White, J.R., and Reddy, K.R. (2004). Nitrogen and Phosphorus Flux Rates from Sediment in the Lower St. Johns River Estuary. *J. Environ. Qual.* *33*, 1545.

Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pörtner, H., Roberts, D., Skea, J., Shukla, P., Pirani, A., Moufouma-Okia, W., Péan, C., Pidcock, R., et al. (2018). IPCC, 2018: Summary for policymakers. *Glob. Warm. Of* *1*.

- Matisoff, G., Fisher, J.B., and Matis, S. (1985). Effects of benthic macroinvertebrates on the exchange of solutes between sediments and freshwater. *Hydrobiologia* 122, 19–33.
- McCall, P.L., and Fisher, J.B. (1980). Effects of Tubificid Oligochaetes on Physical and Chemical Properties of Lake Erie Sediments. In *Aquatic Oligochaete Biology*, R.O. Brinkhurst, and D.G. Cook, eds. (Boston, MA: Springer US), pp. 253–317.
- McComb, A., and Qiu, S. (1998). The effects of drying and reflooding on nutrient release from wetland sediments. (Environment Australia), p.
- Mermillod-Blondin, F. (2011). The functional significance of bioturbation and biodeposition on biogeochemical processes at the water–sediment interface in freshwater and marine ecosystems. *J. North Am. Benthol. Soc.* 30, 770–778.
- Mermillod-Blondin, F., Gérino, M., Degrange, V., Lensi, R., Chassé, J.-L., Rard, M., and Châtelliers, M.C. des (2001). Testing the functional redundancy of *Limnodrilus* and *Tubifex* (Oligochaeta, Tubificidae) in hyporheic sediments: an experimental study in microcosms. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 1747–1759.
- Mermillod-Blondin, F., Rosenberg, R., François-Carcaillet, F., Norling, K., and Mauclaire, L. (2004). Influence of bioturbation by three benthic infaunal species on microbial communities and biogeochemical processes in marine sediment. *Aquat. Microb. Ecol.* 36, 271–284.
- Mermillod-Blondin, F., Nogaro, G., Datry, T., Malard, F., and Gibert, J. (2005). Do tubificid worms influence the fate of organic matter and pollutants in stormwater sediments? *Environ. Pollut.* 134, 57–69.
- Mermillod-Blondin, F., Nogaro, G., Vallier, F., and Gibert, J. (2008). Laboratory study highlights the key influences of stormwater sediment thickness and bioturbation by tubificid worms on dynamics of nutrients and pollutants in stormwater retention systems. *Chemosphere* 72, 213–223.
- Meybeck, M. (1995). Les lacs et leur bassin. In *Limnologie générale*, (Paris: Masson), pp. 7–59.
- Meyers, P.A., and Ishiwatari, R. (1993). Lacustrine organic geochemistry—an overview of indicators of organic matter sources and diagenesis in lake sediments. *Org. Geochem.* 20, 867–900.
- Meyers, P.A., and Lallier-vergés, E. (1999). Lacustrine Sedimentary Organic Matter Records of Late Quaternary Paleoclimates. *J. Paleolimnol.* 21, 345–372.
- Meyers, P.A., and Teranes, J.L. (2001). Sediment Organic Matter. In *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments: Physical and Geochemical Methods*, W.M. Last, and J.P. Smol, eds. (Dordrecht: Springer Netherlands), pp. 239–269.

- Meysman, F.J.R., Galaktionov, O.S., Gribsholt, B., and Middelburg, J.J. (2006). Bioirrigation in permeable sediments: Advective pore-water transport induced by burrow ventilation. *Limnol. Oceanogr.* *51*, 142–156.
- Michaud, E., Desrosiers, G., Mermillod-Blondin, F., Sundby, B., and Stora, G. (2005). The functional group approach to bioturbation: The effects of biodiffusers and gallery-diffusers of the *Macoma balthica* community on sediment oxygen uptake. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* *326*, 77–88.
- Michaud, E., Aller, R., C., and Stora, G. (2010). Sedimentary organic matter distributions, burrowing activity, and biogeochemical cycling: Natural patterns and experimental artifacts. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* *90*, 21–34.
- Ministère de la Transition écologique et solidaire (2019). Guide technique relatif à l'évaluation de l'état des eaux de surface continentales (cours d'eau, canaux, plans d'eau) (Ministère de la Transition écologique et solidaire).
- Moore, A., and Reddy, K.R. (1994). Role of Eh and pH on Phosphorus Geochemistry in Sediments of Lake Okeechobee, Florida. *J. Environ. Qual.* *23*, 955–964.
- Moore Jr, P., Reddy, K., and Graetz, D. (1992). Nutrient transformations in sediments as influenced by oxygen supply. *J. Environ. Qual.* *21*, 387–393.
- Morad, M.R., Khalili, A., Roskosch, A., and Lewandowski, J. (2010). Quantification of pumping rate of *Chironomus plumosus* larvae in natural burrows. *Aquat. Ecol.* *44*, 143–153.
- Moraes, P.C., Zilius, M., Benelli, S., and Bartoli, M. (2018). Nitrification and denitrification in estuarine sediments with tube-dwelling benthic animals. *Hydrobiologia* *819*, 217–230.
- Mortimer, C.H. (1941). The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes. *J. Ecol.* *29*, 280–329.
- Mulder, A., Graaf, A.A., Robertson, L.A., and Kuenen, J.G. (1995). Anaerobic ammonium oxidation discovered in a denitrifying fluidized bed reactor. *FEMS Microbiol. Ecol.* *16*, 177–184.
- Müller, S., Mitrovic, S.M., and Baldwin, D.S. (2016). Oxygen and dissolved organic carbon control release of N, P and Fe from the sediments of a shallow, polymictic lake. *J. Soils Sediments* *16*, 1109–1120.
- Murniati, E., Gross, D., Herlina, H., Hancke, K., and Lorke, A. (2017). Effects of bioirrigation on the spatial and temporal dynamics of oxygen above the sediment–water interface. *Freshw. Sci.* *36*, 784–795.
- Murphy, J., and Riley, J.P. (1962). A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* *27*, 31–36.

N

Navel, S. (2011). Rôle des échanges à l'interface eau sédiment et de l'activité des invertébrés sur la dégradation de la matière organique particulaire dans le milieu hyporhéique. Université Claude Bernard - Lyon I.

Navel, S., Mermillod-Blondin, F., Montuelle, B., Chauvet, E., Simon, L., and Marmonier, P. (2011). Water-Sediment Exchanges Control Microbial Processes Associated with Leaf Litter Degradation in the Hyporheic Zone: a Microcosm Study. *Microb. Ecol.* *61*, 968–979.

NF EN ISO 8692 (2012). Qualité de l'eau - Essai d'inhibition de la croissance des algues d'eau douce avec des algues vertes unicellulaires.

Nieuwenhuize, J., Maas, Y.E., and Middelburg, J.J. (1994). Rapid analysis of organic carbon and nitrogen in particulate materials. *Mar. Chem.* *45*, 217–224.

Nogaro, G. (2007). Influence des dépôts de sédiments fins sur le fonctionnement physique et biogéochimique des interfaces sédimentaires aquatiques : interactions avec les processus de bioturbation (Lyon 1).

Nogaro, G., and Steinman, A.D. (2014). Influence of ecosystem engineers on ecosystem processes is mediated by lake sediment properties. *Oikos* *123*, 500–512.

Nogaro, G., Mermillod-Blondin, F., Francois- Carcaillet, F., Gaudet, J.-P., Lafont, M., and Gibert, J. (2006). Invertebrate bioturbation can reduce the clogging of sediment: an experimental study using infiltration sediment columns. *Freshw. Biol.* *51*, 1458–1473.

Nogaro, G., Mermillod-Blondin, F., Montuelle, B., Boisson, J.-C., Lafont, M., Volat, B., and Gibert, J. (2007). Do tubificid worms influence organic matter processing and fate of pollutants in stormwater sediments deposited at the surface of infiltration systems? *Chemosphere* *70*, 315–328.

Nogaro, G., Mermillod-Blondin, F., Montuelle, B., Boisson, J.-C., and Gibert, J. (2008). Chironomid larvae stimulate biogeochemical and microbial processes in a riverbed covered with fine sediment. *Aquat. Sci.* *70*, 156–168.

Nogaro, G., Harris, A.M., and Steinman, A.D. (2016). Alum application, invertebrate bioturbation, and sediment characteristics interact to affect phosphorus exchange in eutrophic ecosystems. *Freshw. Sci.* *35*, 597–610.

Nürnberg, G.K. (1988). Prediction of Phosphorus Release Rates from Total and Reductant-Soluble Phosphorus in Anoxic Lake Sediments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* *45*, 453–462.

O

OECD, and Development (1982). Eutrophication of waters: monitoring, assessment and control (Organisation for Economic Co-operation and Development; [Washington, DC: Sold by OECD Publications and Information Center]).

Ohle, W. (1963). GDCh-Fachgruppe Wasserchemie. Kolloidkomplexe als Kationen- und Anionenaustauscher in Binnengewässern. *Angew. Chem.* 75, 937–937.

Olila, O., Reddy, K., and Stites, D. (1997). Influence of draining on soil phosphorus forms and distribution in a constructed wetland. *Ecol. Eng.* 9, 157–169.

Organisation for Economic Cooperation and Development (1984). Algal growth inhibition test. OECD guidelines for testing of chemicals (Parsi, France).

Ouellette, D., Desrosiers, G., Gagne, J.-P., Gilbert, F., Poggiale, J.-C., Blier, P.U., and Stora, G. (2004). Effects of temperature on in vitro sediment reworking processes by a gallery biodiffusor, the polychaete *Neanthes virens*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 266, pp–185.

P

Palacin-Lizarbe, C., Camarero, L., Hallin, S., Jones, C.M., Cáliz, J., Casamayor, E.O., and Catalan, J. (2019). The DNRA-Denitrification Dichotomy Differentiates Nitrogen Transformation Pathways in Mountain Lake Benthic Habitats. *Front. Microbiol.* 10.

Palmer, M.F. (1968). Aspects of the respiratory physiology of *Tubifex tubifex* in relation to its ecology. *J. Zool.* 154, 463–473.

Pelegri, S., and Blackburn, T. (1994). Bioturbation effects of the amphipod *Corophium volutator* on microbial nitrogen transformations in marine sediments. *Mar. Biol.* 121, 253–258.

Pelegri, S., and Blackburn, T.H. (1996). Nitrogen cycling in lake sediments bioturbated by *Chironomus plumosus* larvae, under different degrees of oxygenation. *Hydrobiologia* 325, 231–238.

Pett-Ridge, J., Petersen, D.G., Nuccio, E., and Firestone, M.K. (2013). Influence of oxic/anoxic fluctuations on ammonia oxidizers and nitrification potential in a wet tropical soil. *FEMS Microbiol. Ecol.* 85, 179–194.

Pigneret, M., Mermillod-Blondin, F., Volatier, L., Romestaing, C., Maire, E., Adrien, J., Guillard, L., Roussel, D., and Hervant, F. (2016). Urban pollution of sediments:

Impact on the physiology and burrowing activity of tubificid worms and consequences on biogeochemical processes. *Sci. Total Environ.* 568, 196–207.

Pinay, G., Gascuel, C., Ménesguen, A., Souchon, Y., Le Moal, M., Levain, A., Etrillard, C., Moatar, F., Pannard, A., and Souchu, P. (2018). *L'eutrophisation: manifestations, causes, conséquences et prédictibilité* (Editions Quae).

Plotkin, S. (1979). Changes in selected sediment characteristics due to drawdown of a shallow eutrophic lake. PhD Thesis. University of Washington.

Q

Qin, B., Hu, W., Gao, G., Luo, L., and Zhang, J. (2004). Dynamics of sediment resuspension and the conceptual schema of nutrient release in the large shallow Lake Taihu, China. *Chin. Sci. Bull.* 49, 54.

Qin, L., Zeng, Q., Zhang, W., Li, X., Steinman, A.D., and Du, X. (2016). Estimating internal P loading in a deep water reservoir of northern China using three different methods. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 23, 18512–18523.

Qiu, S., and McComb, A. (1996). Drying-induced stimulation of ammonium release and nitrification in reflooded lake sediment. *Mar. Freshw. Res.* 47, 531.

Qiu, S., and McComb, A.J. (1994). Effects of oxygen concentration on phosphorus release from reflooded air-dried wetland sediments. *Mar. Freshw. Res.* 45, 1319–1328.

R

Ramaswamy, V., Gaye, B., Shirodkar, P.V., Rao, P.S., Chivas, A.R., Wheeler, D., and Thwin, S. (2008). Distribution and sources of organic carbon, nitrogen and their isotopic signatures in sediments from the Ayeyarwady (Irrawaddy) continental shelf, northern Andaman Sea. *Mar. Chem.* 111, 137–150.

Rapin, A. (2017). *Mobilité du phosphore sédimentaire en contexte de retenues de barrage hydroélectrique*. Thèse de doctorat. Université de Limoges.

Rapin, A., Grybos, M., Rabiet, M., Mourier, B., and Deluchat, V. (2019). Phosphorus mobility in dam reservoir affected by redox oscillations: An experimental study. *J. Environ. Sci.* 77, 250–263.

Reddy, K.R., and DeLaune, R.D. (2008a). Nitrogen. In *Biogeochemistry of wetlands: science and applications*, (Boca Raton: CRC Press), pp. 257–323.

Reddy, K.R., and DeLaune, R.D. (2008b). Phosphorus. In *Biogeochemistry of wetlands: science and applications*, (Boca Raton: CRC Press), pp. 325–404.

Reddy, K.R., Kadlec, R.H., Flaig, E., and Gale, P.M. (1999). Phosphorus Retention in Streams and Wetlands: A Review. *Crit. Rev. Environ. Sci. Technol.* 29, 83–146.

Redfield, A.C. (1958). The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Sci.* 46, 230A–221.

Reitzel, K., Lotter, S., Dubke, M., Egemose, S., Jensen, H.S., and Andersen, F.Ø. (2013). Effects of Phoslock® treatment and chironomids on the exchange of nutrients between sediment and water. *Hydrobiologia* 703, 189–202.

Revsbech, N.P., Jorgensen, B.B., and Blackburn, T.H. (1980). Oxygen in the Sea Bottom Measured with a Microelectrode. *Science* 207, 1355–1356.

Rigaud, S. (2011). Dynamique et biodisponibilité des éléments traces métalliques dans les sédiments de l'étang de Berre. Université Paul Cézane, Aix Marseille III.

Rigaud, S., Radakovitch, O., Couture, R.-M., Deflandre, B., Cossa, D., Garnier, C., and Garnier, J.-M. (2013). Mobility and fluxes of trace elements and nutrients at the sediment–water interface of a lagoon under contrasting water column oxygenation conditions. *Appl. Geochem.* 31, 35–51.

Robbins, J.A., McCall, P.L., Fisher, J.B., and Krezoski, J.R. (1979). Effect of deposit feeders on migration of ¹³⁷Cs in lake sediments. *Earth Planet. Sci. Lett.* 42, 277–287.

Robertson, E.K., and Thamdrup, B. (2017). The fate of nitrogen is linked to iron(II) availability in a freshwater lake sediment. *Geochim. Cosmochim. Acta* 205, 84–99.

Ronael Gilbert, E., Garcia de Camargo, M., and Sandrini-Neto, L. (2014). Package rysgran.

Roy, E.D., Nguyen, N.T., Bargu, S., and White, J.R. (2012). Internal loading of phosphorus from sediments of Lake Pontchartrain (Louisiana, USA) with implications for eutrophication. *Hydrobiologia* 684, 69–82.

Ruttenberg, K.C. (1992). Development of a sequential extraction method for different forms of phosphorus in marine sediments. *Limnol. Oceanogr.* 37, 1460–1482.

Rysgaard, S., Risgaard-Petersen, N., Niels Peter, S., Kim, J., and Lars Peter, N. (1994). Oxygen regulation of nitrification and denitrification in sediments. *Limnol. Oceanogr.* 39, 1643–1652.

S

Saaltink, R.M., Honingh, E., Dekker, S.C., Griffioen, J., van Riel, M.C., Verdonshot, P.F.M., Vink, J.P.M., Winterwerp, J.C., and Wassen, M.J. (2018).

Respiration and aeration by bioturbating Tubificidae alter biogeochemical processes in aquatic sediment. *Aquat. Sci.* *81*, 13.

Sampei, Y., and Matsumoto, E. (2001). C/N ratios in a sediment core from Nakaumi Lagoon, southwest Japan. Usefulness as an organic source indicator. *Geochem. J.* *35*, 189–205.

Samuiloviene, A., Bartoli, M., Bonaglia, S., Cardini, U., Vybernaite-Lubiene, I., Marzocchi, U., Petkuvienė, J., Politi, T., Zaiko, A., and Zilius, M. (2019). The Effect of Chironomid Larvae on Nitrogen Cycling and Microbial Communities in Soft Sediments. *Water* *11*, 1931.

Schindler, D.W. (1974). Eutrophication and recovery in experimental lakes: implications for lake management. *Science* *184*, 897–899.

Schönbrunner, I.M., Preiner, S., and Hein, T. (2012). Impact of drying and re-flooding of sediment on phosphorus dynamics of river-floodplain systems. *Sci. Total Environ.* *432*, 329–337.

Seitzinger, S.P. (1988). Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystems: ecological and geochemical significance. *Limnol. Oceanogr.* *33*, 702–724.

Shen, L., and Chen, Z. (2007). Critical review of the impact of tortuosity on diffusion. *Chem. Eng. Sci.* *62*, 3748–3755.

Shen, L.-D., He, Z.-F., Zhu, Q., Chen, D.-Q., Lou, L.-P., Xu, X.-Y., Zheng, P., and Hu, B.-L. (2012). Microbiology, ecology, and application of the nitrite-dependent anaerobic methane oxidation process. *Front. Microbiol.* *3*.

Shull, D.H., Benoit, J.M., Wojcik, C., and Senning, J.R. (2009). Infaunal burrow ventilation and pore-water transport in muddy sediments. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* *83*, 277–286.

Sinninghe Damsté, J.S., Strous, M., Rijpstra, W.I.C., Hopmans, E.C., Geenevasen, J.A.J., van Duin, A.C.T., van Niftrik, L.A., and Jetten, M.S.M. (2002). Linearly concatenated cyclobutane lipids form a dense bacterial membrane. *Nature* *419*, 708–712.

Sleiman, N., Deluchat, V., Wazne, M., Courtin, A., Saad, Z., Kazpard, V., and Baudu, M. (2016). Role of iron oxidation byproducts in the removal of phosphate from aqueous solution. *RSC Adv.* *6*, 1627–1636.

Slomp, C.P., and Van Cappellen, P. (2004). Nutrient inputs to the coastal ocean through submarine groundwater discharge: controls and potential impact. *J. Hydrol.* *295*, 64–86.

- Smith, V.H. (2003). Eutrophication of freshwater and coastal marine ecosystems a global problem. *Environ. Sci. Pollut. Res.* *10*, 126–139.
- Smith, J.N., Boudreau, B.P., and Noshkin, V. (1986). Plutonium and ²¹⁰Pb distributions in northeast Atlantic sediments: subsurface anomalies caused by non-local mixing. *Earth Planet. Sci. Lett.* *81*, 15–28.
- Søndergaard, M., Jeppesen, E., Mortensen, E., Dall, E., Kristensen, P., and Sortkjær, O. (1990). Phytoplankton biomass reduction after planktivorous fish reduction in a shallow, eutrophic lake: a combined effect of reduced internal P-loading and increased zooplankton grazing. *Hydrobiologia* *200–201*, 229–240.
- Søndergaard, M., Windolf, J., and Jeppesen, E. (1996). Phosphorus fractions and profiles in the sediment of shallow Danish lakes as related to phosphorus load, sediment composition and lake chemistry. *Water Res.* *30*, 992–1002.
- Søndergaard, M., Jensen, J.P., and Jeppesen, E. (2003a). Role of sediment and internal loading of phosphorus in shallow lakes. *Hydrobiologia* *506*, 135–145.
- Søndergaard, M., Jensen, J.P., and Jeppesen, E. (2003b). Role of sediment and internal loading of phosphorus in shallow lakes. *Hydrobiologia* *506–509*, 135–145.
- Søndergaard, M., Bjerring, R., and Jeppesen, E. (2013). Persistent internal phosphorus loading during summer in shallow eutrophic lakes. *Hydrobiologia* *710*, 95–107.
- Søndergaard, M., Lauridsen, T.L., Johansson, L.S., and Jeppesen, E. (2017). Nitrogen or phosphorus limitation in lakes and its impact on phytoplankton biomass and submerged macrophyte cover. *Hydrobiologia* *795*, 35–48.
- Soster, F.M., Matisoff, G., Schloesser, D.W., and Edwards, W.J. (2015). Potential impact of *Chironomus plumosus* larvae on hypolimnetic oxygen in the central basin of Lake Erie. *J. Gt. Lakes Res.* *41*, 348–357.
- Srna, R.F., and Baggaley, A. (1975). Kinetic response of perturbed marine nitrification systems. *J. Water Pollut. Control Fed.* 472–486.
- Steinman, A., Rediske, R., and Reddy, K.R. (2004). The Reduction of Internal Phosphorus Loading Using Alum in Spring Lake, Michigan. *J. Environ. Qual.* *33*, 2040.
- Steinman, A.D., Ogdahl, M.E., Weinert, M., Thompson, K., Cooper, M.J., and Uzarski, D.G. (2012). Water level fluctuation and sediment–water nutrient exchange in Great Lakes coastal wetlands. *J. Gt. Lakes Res.* *38*, 766–775.
- Steinsberger, T., Müller, B., Gerber, C., Shafei, B., and Schmid, M. (2019). Modeling sediment oxygen demand in a highly productive lake under various trophic scenarios. *PLOS ONE* *14*, e0222318.

Sterner, R.W., and Elser, J.J. (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere* (Princeton University Press).

Stief, P. (2013). Stimulation of microbial nitrogen cycling in aquatic ecosystems by benthic macrofauna: mechanisms and environmental implications. *Biogeosciences* 10, 7829–7846.

Stief, P., and De Beer, D. (2006). Probing the microenvironment of freshwater sediment macrofauna: Implications of deposit-feeding and bioirrigation for nitrogen cycling. *Limnol. Oceanogr.* 51, 2538–2548.

Stief, P., Nazarova, L., and de Beer, D. (2005). Chimney construction by *Chironomus riparius* larvae in response to hypoxia: microbial implications for freshwater sediments. *J. North Am. Benthol. Soc.* 24, 858–871.

Struyf, E., Smis, A., Van Damme, S., Meire, P., and Conley, D.J. (2009). The Global Biogeochemical Silicon Cycle. *Silicon* 1, 207–213.

Stumm, W., and Sulzberger, B. (1992). The cycling of iron in natural environments: Considerations based on laboratory studies of heterogeneous redox processes. *Geochim. Cosmochim. Acta* 56, 3233–3257.

Svensson, J.M. (1997). Influence of *Chironomus plumosus* larvae on ammonium flux and denitrification (measured by the acetylene blockage- and the isotope pairing-technique) in eutrophic lake sediment. *Hydrobiologia* 346, 157–168.

Svensson, J., and Leonardson, L. (1996). Effects of bioturbation by tube-dwelling chironomid larvae on oxygen uptake and denitrification in eutrophic lake sediments. *Freshw. Biol.* 35, 289–300.

Svensson, J.M., Enrich-Prast, A., and Leonardson, L. (2001). Nitrification and denitrification in a eutrophic lake sediment bioturbated by oligochaetes. *Aquat. Microb. Ecol.* 23, 177–186.

T

Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., and Usseglio-Polatera, P. (2000). *Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie* (CNRS éditions Paris).

Tessenow, U. (1972). Lösungs-, diffusions- und sorptionsprozesse in der ober-schicht von Seesedimenten. *Arch Hydrobiol Suppl* 38, 353–398.

Thamdrup, B., and Dalsgaard, T. (2002). Production of N₂ through Anaerobic Ammonium Oxidation Coupled to Nitrate Reduction in Marine Sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 68, 1312–1318.

Thornton, K., Kennedy, R., Carroll, J., Walker, W., Gunkel, R., and Ashby, S. (1981). Reservoir sedimentation and water quality—an heuristic model. In

Proceedings of the Symposium on Surface Water Impoundments, (American Society of Civil Engineers, New York, NY), pp. 654–661.

Tréguer, P.J., and De La Rocha, C.L. (2013). The World Ocean Silica Cycle. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 5, 477–501.

Trinh, A.D., Meysman, F., Rochelle-Newall, E., and Bonnet, M.P. (2012). Quantification of sediment-water interactions in a polluted tropical river through biogeochemical modeling. *Glob. Biogeochem. Cycles* 26.

Turner, B.L., and Haygarth, P.M. (2001). Phosphorus solubilization in rewetted soils. *Nature* 411, 258–258.

Twinch, A.J. (1987). Phosphate exchange characteristics of wet and dried sediment samples from a hypertrophic reservoir: Implications for the measurements of sediment phosphorus status. *Water Res.* 21, 1225–1230.

U

Udden, J.A. (1914). Mechanical composition of clastic sediments. *GSA Bull.* 25, 655–744.

US Environmental Protection Agency (1996). Algal toxicity tiers I and II. Series 850—Ecological effects test guidelines (Washington DC:USEPA).

US EPA (1991). Methods for measuring the acute toxicity of effluents and receiving waters to freshwater and marine organisms (EPA/600/4-90/027).

Ussiri, D., and Lal, R. (2013). Global Nitrogen Cycle. In *Soil Emission of Nitrous Oxide and Its Mitigation*, (Dordrecht: Springer Netherlands), pp. 29–62.

V

Van Dorn, W.G. (1956). Large-volume water samplers. *Eos Trans. Am. Geophys. Union* 37, 682–684.

Vanlerberghe, G.C., Schuller, K.A., Smith, R.G., Feil, R., Plaxton, W.C., and Turpin, D.H. (1990). Relationship between NH_4^+ Assimilation Rate and in Vivo Phosphoenolpyruvate Carboxylase Activity: Regulation of Anaplerotic Carbon Flow in the Green Alga *Selenastrum minutum*. *Plant Physiol.* 94, 284–290.

Verneaux, V., Verneaux, J., Schmitt, A., Lovy, C., and Lambert, J.-C. (2004). The Lake Biotic Index (LBI): an applied method for assessing the biological quality of lakes using macrobenthos; the Lake Châlain (French Jura) as an example. In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, (EDP Sciences), pp. 1–9.

de Vicente, I., Andersen, F.Ø., Hansen, H.C.B., Cruz-Pizarro, L., and Jensen, H.S. (2010). Water level fluctuations may decrease phosphate adsorption capacity of the sediment in oligotrophic high mountain lakes. *Hydrobiologia* 651, 253–264.

Vitousek, P.M., Aber, J.D., Howarth, R.W., Likens, G.E., Matson, P.A., Schindler, D.W., Schlesinger, W.H., and Tilman, D.G. (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecol. Appl.* 7, 737–750.

W

Walshe, B.M. (1950). The Function of Haemoglobin in *Chironomus Plumosus* Under Natural Conditions. *J. Exp. Biol.* 27, 73–95.

Wang, Y., and Van Cappellen, P. (1996). A multicomponent reactive transport model of early diagenesis: Application to redox cycling in coastal marine sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 60, 2993–3014.

Wentworth, C.K. (1922). A Scale of Grade and Class Terms for Clastic Sediments. *J. Geol.* 30, 377–392.

Wetzel, R.G. (2001a). Iron, sulfur, and silica cycles. In *Limnology: Lake and River Ecosystems*, (San Diego: Academic Press), pp. 289–330.

Wetzel, R.G. (2001c). The nitrogen cycle. In *Limnology: Lake and River Ecosystems*, (San Diego: Academic Press), pp. 205–237.

Wetzel, R.G. (2001b). The phosphorus cycle. In *Limnology: Lake and River Ecosystems*, (San Diego: Academic Press), pp. 239–288.

van Wijk, D.J., Kroon, S.G., and Gattener-Arends, I.C. (1998). Toxicity of chlorate and chlorite to selected species of algae, bacteria, and fungi. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 40, 206–211.

Wollast, R., and Mackenzie, F. (1983). The global cycle of silica. *Silicon Geochem. Biogeochem.* 39–76.

Wood, L.W. (1975). Role of oligochaetes in the circulation of water and solutes across the mud-water interface. *SIL Proc. 1922-2010* 19, 1530–1533.

Wu, W., and Wang, S.S. (2006). Formulas for sediment porosity and settling velocity. *J. Hydraul. Eng.* 132, 858–862.

X

Xie, J., Lin, Y., Li, C., Wu, D., and Kong, H. (2015). Removal and recovery of phosphate from water by activated aluminum oxide and lanthanum oxide. *Powder Technol.* 269, 351–357.

Y

Yoshida, Y. (1967). Studies on the marine nitrifying bacteria: with special reference to characteristics and nitrite formation of marine nitrite formers.

Z

Zhou, Q., Gibson, C.E., and Zhu, Y. (2001). Evaluation of phosphorus bioavailability in sediments of three contrasting lakes in China and the UK. *Chemosphere* 42, 221–225.

Zhou, S., Borjigin, S., Riya, S., Terada, A., and Hosomi, M. (2014). The relationship between anammox and denitrification in the sediment of an inland river. *Sci. Total Environ.* 490, 1029–1036.