



HAL
open science

Production primaire et respiration des communautés d'herbiers à zostères : rôle dans le cycle carbone en milieu côtier

Vincent Ouisse

► **To cite this version:**

Vincent Ouisse. Production primaire et respiration des communautés d'herbiers à zostères : rôle dans le cycle carbone en milieu côtier. Ecologie, Environnement. Paris 6, 2010. Français. NNT: . tel-01110521

HAL Id: tel-01110521

<https://hal.sorbonne-universite.fr/tel-01110521>

Submitted on 28 Jan 2015

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

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

THÈSE

Pour l'obtention du grade de

DOCTEUR de L'UNIVERSITE PIERRE ET MARIE CURIE

ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT D'ILE DE FRANCE

Spécialité Océanographie Biologique

Présentée par

Vincent OUISSE

Production primaire et respiration des communautés d'herbiers à zostères : rôle dans le cycle du carbone en milieu côtier

Soutenue le 10 décembre 2010

Devant le jury composé de :

Pr. Jacques CLAVIER, Institut Universitaire Européen de la Mer, Plouzané	Rapporteur
Dr. Gilles LEPOINT, Université de Liège, Sart Tilman	Rapporteur
Pr. Jean-Marc GUARINI, Université Pierre et Marie Curie, Banyuls sur mer	Président de jury
Pr. Gérard PERGENT, Université de Corse, Corte	Examineur
Pr. Dominique DAVOULT, Université Pierre et Marie Curie, Roscoff	Directeur de thèse
Dr. Aline MIGNÉ, Université Pierre et Marie Curie, Roscoff	Directrice de thèse

RÉSUMÉ

Les communautés de phanérogames marines, communément appelées herbiers abritent une diversité végétale et animale importante et sont considérées comme très productives. Cependant les flux de carbone au sein de ces communautés sont encore mal connus, en particulier pour les herbiers intertidaux qui subissent de fortes contraintes environnementales. L'objectif de ce travail est d'étudier le fonctionnement d'herbiers intertidaux afin d'appréhender leur rôle dans le cycle du carbone en milieu côtier. Les variations du métabolisme et de la structure du réseau trophique de la communauté benthique ont été étudiées sur deux herbiers, l'un dominé par *Zostera marina* situé entre le haut de la zone infralittorale et le bas de la zone médiolittorale et l'autre par *Zostera noltii* situé uniquement dans la zone médiolittorale. Une augmentation des flux de carbone à l'immersion par rapport à l'émersion a été mise en évidence sur les deux herbiers. Un développement asynchrone de *Zostera noltii* et de ses épiphytes a été observé. Celui-ci permettrait de maintenir une production primaire quasi constante au cours de l'année pendant l'émersion. Deux producteurs primaires dominants ont été identifiés dans l'herbier à *Zostera marina* (*Zostera marina* et des algues éphémères). Leur développement synchrone entraîne une augmentation importante des flux de carbone pendant le printemps et l'été. Un bilan annuel de carbone spatialisé de chaque herbier est proposé, il intègre les variations temporelles de la biomasse des producteurs primaires et du métabolisme de la communauté. Enfin, cette étude souligne le rôle majeur de la voie détritique dans le transfert de la matière au sein du réseau trophique des herbiers intertidaux dominés par *Zostera marina* ou *Zostera noltii*.

ABSTRACT

Seagrass beds host a great vegetal and animal diversity and have been considered to be highly productive. However, carbon fluxes of these communities are overlooked, in particular, in the intertidal seagrass communities which are subjected to strong environmental constraints. The aim of this study is to investigate the functioning of intertidal seagrass beds to understand their role in carbon cycle in the coastal zone. Metabolism and food web structure variations have been studied in two seagrass beds, a *Zostera marina* bed located in the upper zone of infralittoral and the lower zone of midlittoral and a *Zostera noltii* bed located only in the midlittoral zone. An increase of community carbon fluxes from emersion to immersion has been highlighted for the two seagrass beds. An asynchroneous development of *Zostera noltii* and associated epiphytes has been observed and could maintain a relative stable primary production throughout of the year. Two main primary producers have been identified in *Zostera marina* beds (*Zostera marina* and ephemeral macroalgae). Their development enhanced the community metabolism during the spring and the summer. An annual carbon budget which take into account spatial and temporal variability of primary producer biomass and metabolism was proposed. Finally, this study underlined the major role of the detritic pathway in the matter flow within th food web of intertidal *Zostera marina* and *Zostera noltii* beds.

Sommaire

Introduction	1
PARTIE I : Variations temporelles du métabolisme et de la biomasse des producteurs primaires benthiques	11
CHAPITRE 1: MÉTHODES DE MESURE DU MÉTABOLISME DE LA COMMUNAUTÉ BENTHIQUE	13
1.1 Contexte général et résumé	13
1.2 Article 1 : <i>Benthic community metabolism assessment through simultaneous in situ measurements of changes in dissolved inorganic carbon, CO₂ and O₂ concentration</i>	19
CHAPITRE 2: VARIATION DU MÉTABOLISME BENTHIQUE AU COURS DU CYCLE DE MARÉE	31
2.1 Contexte général et résumé	31
2.2 Article 2 : <i>Tidal scale variability of carbon fluxes at community level in Zostera marina and Zostera noltii beds</i>	35

CHAPITRE 3: VARIATIONS SAISONNIÈRES DU MÉTABOLISME BENTHIQUE À L'ÉMERSION ET DE LA BIOMASSE DES PRODUCTEURS PRIMAIRES	53
3.1 Contexte général et résumé	53
3.2 Article 3 : <i>Seasonal variations of community production, respiration and biomass of different primary producers in an intertidal Zostera noltii bed (Western English Channel, France)</i>	57
3.3 Variation saisonnière de la biomasse des producteurs primaires et du métabolisme à l'émergence de l'herbier à <i>Zostera marina</i>	73
PARTIE II : Vers un bilan temporel et spatialisé des flux de carbone	77
CHAPITRE 4: BILAN DES FLUX DE CARBONE	79
4.1 Introduction	79
4.2 Construction du modèle	81
4.3 Bilan des flux de carbone	97
4.4 Discussion	116
4.5 Synthèse et perspectives	121
PARTIE III : Devenir de la production benthique dans le réseau trophique	123
CHAPITRE 5: ECOLOGIE TROPHIQUE AU SEIN D'HERBIERS INTERTIDEAUX	125
5.1 Isotopes stables : principe de mesure et utilisation en écologie trophique .	125
5.2 Contexte général et résumé	129
5.3 Article 4 : <i>Food web stability in intertidal Zostera marina and Zostera noltii communities over the seasonal primary producer biomass variations : stable isotopes evidence</i>	133

Synthèse et perspectives	155
Bibliographie	163
Annexes	179

Table des figures

0.1	Schéma représentant une phanérogamme marine du genre <i>Zostera</i>	3
0.2	Distribution mondiale et diversité des phanérogames marines	4
0.3	Distribution mondiale de <i>Zostera marina</i> et <i>Zostera noltii</i>	5
0.4	Localisation des deux herbiers étudiés au cours de cette thèse	9
1.1	Chambres benthiques à l'émersion	14
1.2	Chambre benthique utilisée par Silva et al. (2005, 2008) à l'immersion . .	15
1.3	Diagramme de Bjerrum : part relative des différentes formes de carbone inorganique dissous en fonction du pH	17
1.4	Chambre benthique utilisée en immersion, équipée de sondes pH et O_2 et reliée a la surface pour la mesure de la concentration en CO_2	23
1.5	Production primaire nette et respiration de la communauté à <i>Zostera noltii</i> calculées à partir des flux d' O_2 , de DIC et de CO_2	25
2.1	Schéma représentant la position des feuilles de Zostère au cours de l'immersion et de l'émersion.	33
2.2	Lumière, hauteur d'eau et flux de carbone mesurés sur la communauté de <i>Zostera marina</i> au cours d'un cycle de marée	43
2.3	Lumière, hauteur d'eau et flux de carbone mesurés sur la communauté de <i>Zostera noltii</i> au cours d'un cycle de marée	44

2.4	Flux de carbone mesurés sur la communauté à <i>Zostera marina</i> en fonction de la lumière incidente durant l'émersion	45
2.5	Flux de carbone mesurés sur la communauté à <i>Zostera noltii</i> en fonction de la lumière incidente durant l'émersion	46
3.1	Variation annuelle de la respiration de la communauté (<i>CR</i>) à <i>Zostera noltii</i>	63
3.2	Variation annuelle de la production brute de la communauté (<i>GCP</i>) à <i>Zostera noltii</i>	64
3.3	Variation annuelle de la biomasse des feuilles de <i>Zostera noltii</i> et des épiphytes associés dans les chambres benthiques	64
3.4	Variation annuelle de la biomasse chlorophyllienne dans le sédiment, des feuilles de <i>Zostera noltii</i> et des épiphytes associés	66
3.5	Variation annuelle de la productivité de la communauté à <i>Zostera noltii</i> .	67
3.6	Variation annuelle de la respiration de la communauté de <i>Zostera marina</i>	73
3.7	Variation annuelle de la production brute de la communauté de <i>Zostera marina</i>	74
3.8	Variation annuelle de la biomasse des principaux producteurs primaires de l'herbier à <i>Zostera marina</i>	75
4.1	Représentation schématique de la construction du bilan des flux de carbone	80
4.2	Reflectance de la lumière à la surface de l'eau en fonction de son angle d'incidence	83
4.3	Coefficient d'atténuation de la lumière dans l'eau sur les herbiers à <i>Zostera marina</i> et <i>Zostera noltii</i>	84
4.4	Variation annuelle de la biomasse des producteurs primaires sur les herbiers à <i>Zostera marina</i> et <i>Zostera noltii</i>	85
4.5	Relation entre la production primaire benthique et l'irradiance sur l'herbier dominé par <i>Zostera marina</i>	87
4.6	Relation entre la production primaire benthique et l'irradiance sur l'herbier dominé par <i>Zostera noltii</i>	88

4.7	Variation annuelle de l'intensité de début saturation sur l'herbier dominé par <i>Zostera marina</i> et <i>Zostera noltii</i>	89
4.8	Variation annuelle de la production maximale à l'émersion sur l'herbier dominé par <i>Zostera marina</i> et <i>Zostera noltii</i>	90
4.9	Variation annuelle de la production maximale à l'immersion sur l'herbier dominé par <i>Zostera marina</i> et <i>Zostera noltii</i>	91
4.10	Variation annuelle de la respiration de la communauté à l'émersion sur l'herbier dominé par <i>Zostera marina</i> et <i>Zostera noltii</i>	92
4.11	Variation annuelle de la respiration de la communauté à l'immersion sur l'herbier dominé par <i>Zostera marina</i> et <i>Zostera noltii</i>	93
4.12	Plan d'échantillonnage de la biomasse sur l'ensemble des zones étudiées .	95
4.13	Biomasse à la date d'échantillonnage (fin septembre) au sein de l'herbier à <i>Zostera marina</i> et à <i>Zostera noltii</i>	95
4.14	Mesure de la hauteur des points sur l'ensemble des zones étudiées	96
4.15	Hauteur par rapport au zéro des cartes marines pour chaque maille de l'herbier dominé par <i>Zostera marina</i> et <i>Zostera noltii</i>	97
4.16	Variation spatiale de la hauteur d'eau, de la biomasse et du métabolisme de la communauté sur l'herbier à <i>Zostera marina</i> pendant un cycle de marée (12h)	99
4.17	Localisation géographique des deux mailles "références"	101
4.18	Variation au cours d'un cycle de marée sur une maille haute, une maille moyenne et une maille basse de la hauteur d'eau, de la lumière et de la production brute au cours d'un cycle de marée	102
4.19	Variations de la production primaire brute sur une maille haute, une maille moyenne et une maille basse pendant 15 jours	103
4.20	Variations annuelles de la biomasse des producteurs primaires et du métabolisme de la communauté sur l'herbier à <i>Zostera marina</i>	105
4.21	Variation spatiale de la hauteur d'eau, de la biomasse et du métabolisme de la communauté sur l'herbier à <i>Zostera noltii</i> pendant un cycle de marée (12h)	109

4.22	Localisation géographique des deux mailles "références"	110
4.23	Variation au cours d'un cycle de marée sur une maille haute et une maille basse de la hauteur d'eau, de la lumière et de la production brute au cours d'un cycle de marée	111
4.24	Variations de la production primaire brute sur une maille haute et une maille basse pendant 15 jours	113
4.25	Variations annuelles de la biomasse des producteurs primaires et du métabolisme de la communauté sur l'herbier à <i>Zostera noltii</i>	114
5.1	Fonctionnement du spectromètre de masse isotopique	126
5.2	Illustration du principe de fractionnement isotopique théorique en écologie trophique	128
5.3	Biomasse moyenne des principaux producteurs primaires des herbiers à <i>Zostera marina</i> et <i>Zostera noltii</i>	138
5.4	$\delta^{15}N$ vs $\delta^{13}C$ moyen (\pm écart type) des sources de nourriture potentielles et des consommateurs collectés dans l'herbier à <i>Zostera marina</i>	143
5.5	$\delta^{15}N$ vs $\delta^{13}C$ moyen (\pm écart type) des sources de nourriture potentielles et des consommateurs collectés dans l'herbier à <i>Zostera noltii</i>	144
5.6	Gamme de variation du $\delta^{15}N$ vs $\delta^{13}C$ des sources potentielles et des consommateurs collectés dans l'herbier à <i>Zostera marina</i>	147
5.7	Gamme de variation du $\delta^{15}N$ vs $\delta^{13}C$ des sources potentielles et des consommateurs collectés dans l'herbier à <i>Zostera noltii</i>	148
6.1	Schéma du réseau trophique d'un herbier intertidal	157

Liste des tableaux

0.1	Comparaison de la surface et de la production primaire nette (<i>NCP</i>) des principaux producteurs primaires côtiers	2
1.1	Flux de <i>CID</i> , CO_2 et d' O_2 , part de $CO_2^{(t)}$ et de CO_2 dans les flux de <i>CID</i> totaux, quotients photosynthétiques et respiratoires de la communauté . .	26
2.1	Biomasse des producteurs primaires, lumière, température, respiration et production primaire moyenne mesurées au cours d'un cycle de marée au sein d'une communauté dominée par <i>Zostera marina</i>	41
2.2	Biomasse des producteurs primaires, lumière, température, respiration et production primaire moyenne mesurées au cours d'un cycle de marée au sein d'une communauté dominée par <i>Zostera noltii</i>	42
2.3	Température moyenne, biomasse des producteurs primaires, respiration et production primaire maximale de la communauté et paramètres photosynthétiques estimés à partir du modèle de Webb pendant l'émersion au sein d'une communauté dominée par <i>Zostera marina</i>	46
2.4	Température moyenne, biomasse des producteurs primaires, respiration et production primaire maximale de la communauté et paramètres photosynthétiques estimés à partir du modèle de Webb pendant l'émersion au sein d'une communauté dominée par <i>Zostera noltii</i>	47

4.1 Production brute, part de la production brute durant l’immersion et du temps d’immersion au niveau des 3 mailles de référence sur l’herbier dominé par *Zostera marina* entre janvier et décembre 2009 104

4.2 Respiration, production annuelle de la communauté au niveau des 3 mailles de référence sur l’herbier dominé par *Zostera marina* 106

4.3 Production brute estimée et surestimation par rapport à la valeur obtenue en utilisant la lumière mesurée au niveau des 3 mailles de référence entre janvier et décembre sur l’herbier dominé par *Zostera marina* 107

4.4 Production brute, part de la production brute durant l’immersion et du temps d’immersion au niveau des 2 mailles de référence sur l’herbier dominé par *Zostera noltii* entre janvier et décembre 2009 113

4.5 Respiration, production annuelle de la communauté au niveau des 2 mailles de référence sur l’herbier dominé par *Zostera noltii* 115

4.6 Production brute estimée et surestimation par rapport à la valeur obtenue en utilisant la lumière mesurée au niveau des 2 mailles de référence entre janvier et décembre sur l’herbier dominé par *Zostera noltii* 115

4.7 Estimations de la respiration journalière et de la production primaire brute des communautés benthiques de l’herbier dominé par *Zostera marina* et *Zostera noltii* 118

5.1 Abondances moyennes des principaux isotopes stables utilisés en écologie 125

5.2 $\delta^{15}N$ et $\delta^{13}C$ des sources et des consommateurs échantillonnés au sein de l’herbier dominé par *Zostera marina* 140

5.3 $\delta^{15}N$ et $\delta^{13}C$ des sources et des consommateurs échantillonnés au sein de l’herbier dominé par *Zostera noltii* 141

Introduction

Le milieu côtier se caractérise par une profondeur faible qui n'excède pas 200 mètres. La lumière disponible dans la colonne d'eau et pour le compartiment benthique peut y être importante et les interactions entre le compartiment pélagique et benthique y sont nombreuses (Soetaert *et al.*, 2000). Cette zone est également soumise à d'importants apports de matière organique et de nutriments d'origine terrestre. Bien qu'elles ne couvrent qu'environ 7% de la surface totale des océans (Menard and Smith, 1966), les zones côtières joueraient un rôle important dans les cycles biogéochimiques (Gattuso *et al.*, 1998; Gazeau *et al.*, 2004) et supporteraient entre 18 et 33% de la production primaire océanique mondiale (Wollast, 1991).

La production primaire serait assurée par le compartiment benthique et le compartiment pélagique dans les zones où la profondeur est inférieure à 50 mètres (Charpy-Roubaud and Sournia, 1990). La production primaire est issue en grande partie du phytoplancton de la colonne d'eau (Tableau 0.1). Les macroalgues benthiques, largement distribuées, participent également à la production primaire de la zone. En revanche, malgré une surface importante, les microalgues benthiques ne participent que très peu à la production primaire nette totale. Enfin, malgré la distribution restreinte des phanérogames marines, elles sont parmi les plus importants producteurs primaires des milieux côtiers avec une production primaire nette par unité de surface plus forte que celle des macroalgues, souvent considérées comme très productives (Valiela, 1995). La

Tableau 0.1 – Comparaison de la surface et de la production primaire nette (*NCP*) des principaux producteurs primaires côtiers. Simplifié de [Duarte and Cebrian \(1996\)](#).

Producteur primaire	Surface 10^6 km^2	NCP $\text{gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$	NCP total 10^9 gC an^{-1}
Phytoplancton	27	167	4,5
Microphytobenthos	6,8	50	0,3
Algues des coraux	0,6	1000	0,6
Macroalgues	6,8	375	2,6
Phanérogames marines	0,6	817	0,5

production des phanérogames marines serait très variable spatialement et temporellement ([Mateo et al., 2006](#)).

Les communautés de phanérogames marines

Les phanérogames marines (14 genres, 60 espèces [den Hartog and Kuo, 2006](#)) sont des espèces ingénieuses (*sensu* [Dayton, 1975](#)) qui, en modifiant le biotope, permettent le développement d'autres espèces associées. Ces plantes sont les seules angiospermes adaptées à la vie marine en conditions d'immersion permanente. Elles possèdent, comme toutes les plantes, une partie épigée (les feuilles) et une partie endogée (le rhizome et les racines, Figure 0.1) dont les biomasses sont égales en moyenne ([Duarte and Chiscano, 1999](#)). Les racines et rhizomes permettent la fixation de la plante dans le sédiment et limitent l'érosion du sédiment comme cela a pu être montré lors de tempêtes ([Koch et al., 2006](#)). Les feuilles jouent également un rôle important en diminuant le courant à proximité du fond, favorisant ainsi la sédimentation et limitant la remise en suspension ([Ward et al., 1984](#)). Bien que les racines et le rhizome assurent l'assimilation de sels nutritifs dans le sédiment, les feuilles peuvent aussi puiser les sels nutritifs dans la colonne d'eau ([Romero et al., 2006](#)).

Les phanérogames marines sont distribuées sur l'ensemble des côtes mondiales à l'exception des régions polaires (Figure 0.2). Elles se répartissent de la zone intertidale jusqu'à plus de 90 mètres de profondeur, la profondeur moyenne étant généralement inférieure à 20 mètres ([Hemminga and Duarte, 2000](#)). Leur expansion au sein des zones

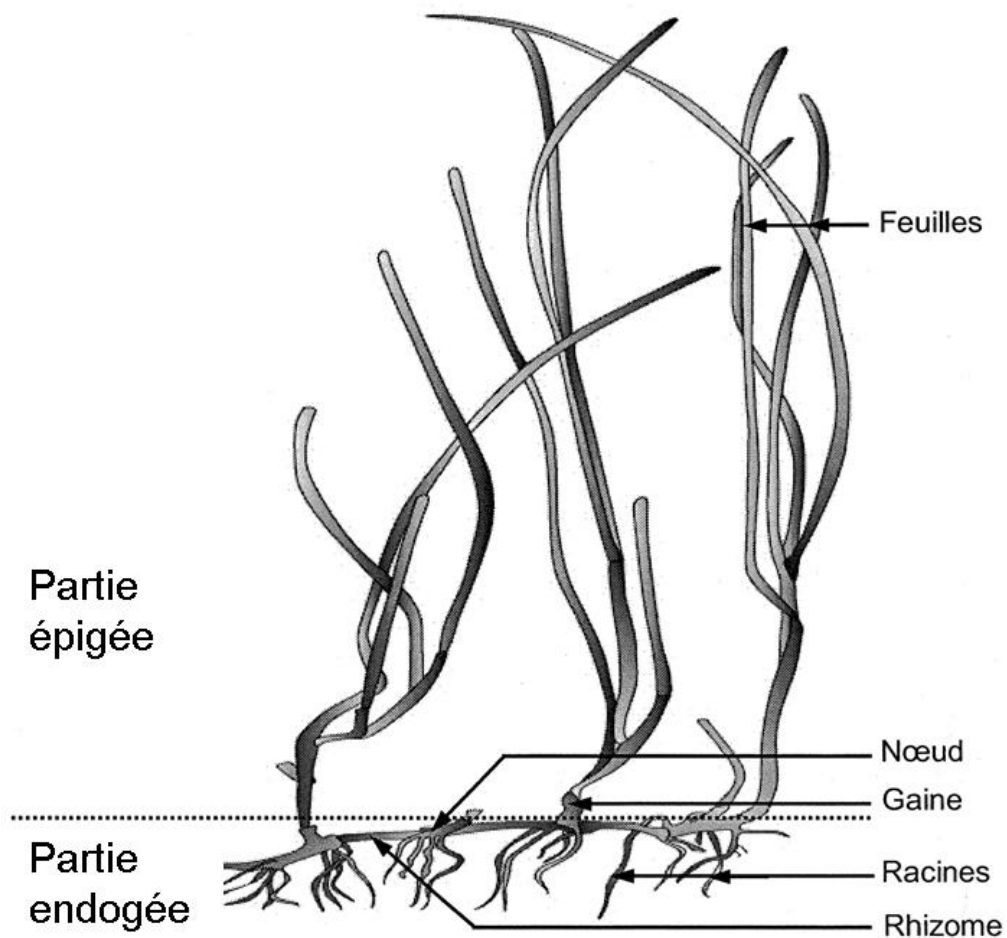


FIGURE 0.1 – Schéma représentant une phanérogamme marine du genre *Zostera* (d'après [Lebreton, 2009](#)).

côtières est le résultat à la fois de la croissance clonale, de la reproduction sexuée et de nombreux paramètres environnementaux (lumière, hydrodynamisme, propriété du sédiment entre autres) qui affectent leur développement. En effet, les populations de phanérogames marines peuvent produire des propagules en quantité variable selon les conditions environnementales rencontrées ([Robertson and Mann, 1984](#)) dont la portée dépend des limites de dispersion de chaque espèce ([Spalding *et al.*, 2003](#)). L'étude de la distribution des espèces de phanérogames marines à l'échelle mondiale a permis de définir 6 biorégions chacune caractérisée par un assemblage d'espèces particulier ([Short *et al.*, 2007](#)). *Zostera marina* et *Zostera noltii* sont deux des quatre espèces présentes sur

la côte Est de l'Atlantique Nord (Figure 0.3).

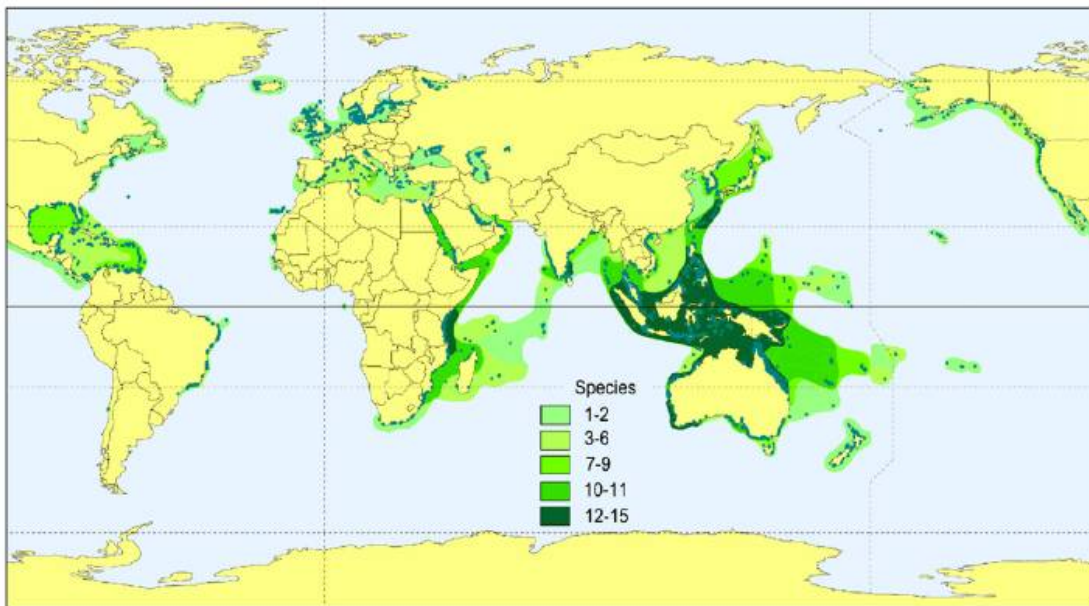


FIGURE 0.2 – Distribution mondiale et diversité des phanérogames marines. Le dégradé de vert indique le nombre d'espèces de chaque zone (d'après [Short et al., 2007](#)).

Les zostères (*Zostera marina* et *Zostera noltii*) se développent dans les sédiments sableux et sablo-vaseux des zones intertidales et infralittorales. Ces deux espèces sont présentes sur toutes les côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique. Les feuilles ont des tailles moyennes de quelques dizaines de centimètres de long (exceptionnellement jusqu'à deux mètres) pour *Zostera marina* établie entre le bas de la zone médiolittorale et le haut de l'infralittoral, et d'une dizaine de centimètre seulement pour *Zostera noltii* qui vit dans le médiolittoral.

En milieu tempéré, la croissance de *Zostera marina* et *Zostera noltii* suit un cycle saisonnier unimodal ([Duarte, 1989](#)). Ces deux espèces présentent une biomasse faible en hiver et maximale à la fin de l'été. La croissance des pousses végétatives débute au mois d'avril, la chute des feuilles entraîne une diminution de la biomasse à partir du mois d'octobre. Les pousses reproductives se développent de mars à novembre. Toutefois, la reproduction sexuée reste limitée voire inexistante ([Moore and Short, 2006](#)).

Les zostères (*Zostera marina* et *Zostera noltii*) forment une structure tridimensionnelle complexe aussi bien dans le sédiment qu'au niveau du fond qui génère une multiplicité

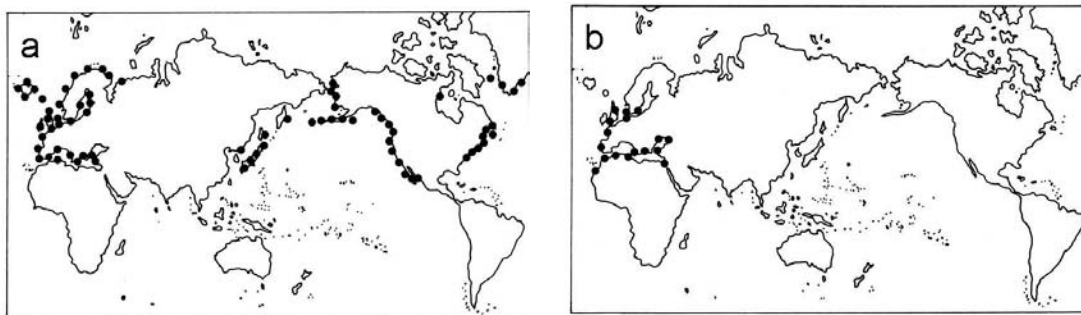


FIGURE 0.3 – Distribution mondiale de (a) *Zostera marina* et de (b) *Zostera noltii* d'après Phillips and Menez (1988).

de microhabitats abritant une biodiversité importante (aussi bien animale que végétale), généralement absente en dehors des herbiers (Heck *et al.*, 1995; Orth *et al.*, 1984). Dans ces milieux, *Zostera marina* ou *Zostera noltii* dominent mais d'autres producteurs primaires benthiques tels que les microalgues et les macroalgues peuvent être présents (McRoy and McMillan, 1977). Ces algues benthiques peuvent se trouver dans le sédiment, fixées au substrat ou bien fixées sur la plante marine ; dans ce dernier cas on parle d'algues épiphytes.

Dans le sédiment, les communautés microphytobenthiques sont généralement dominées par les diatomées parmi lesquelles deux formes peuvent être distinguées, la forme épipélique (mobile) et la forme épipsammique (collée aux grains de sable). L'abondance des macroalgues est dépendante de la nature du substrat : elles sont absentes dans les sédiments vaseux alors qu'elles peuvent représenter une biomasse importante dans les herbiers situés sur sédiment sableux avec petits cailloux. La biomasse des macroalgues benthiques peut varier fortement au cours de l'année avec, par exemple, l'augmentation de la biomasse des espèces éphémères l'été (Holmquist, 1997, par exemple). Les algues en épiphytes constituent un groupe abondant et diversifié (microalgues et macroalgues) présent à la surface de la plupart des feuilles de phanérogames marines (Borowitzka *et al.*, 2006; Harlin, 1980). Leur distribution et leur abondance dépendent de la vitesse de croissance et de renouvellement des feuilles (Borum, 1987; Wittmann *et al.*, 1981). Sur les jeunes feuilles, un film bactérien peut être discernable 1 heure après leur pousse. Il précède le développement successif de

microalgues (principalement des diatomées) puis des macroalgues (Wittmann *et al.*, 1981). La partie la plus âgée des feuilles présente ainsi une diversité et une biomasse élevées d'épiphytes. Les algues épiphytes peuvent représenter une part importante de la biomasse dans les herbiers avec des estimations qui varient entre 0 et 95% de la biomasse totale des feuilles plus leurs épiphytes, selon les espèces et la méthode de mesure employée (Borowitzka *et al.*, 2006). Des travaux ont mis en évidence que des apports élevés d'éléments nutritifs, notamment azotés, favoriseraient le développement d'épiphytes sur les feuilles (Borum, 1985; Wear *et al.*, 1999), diminuant la disponibilité en CO_2 et en lumière pour la plante. En cas de développement important d'épiphytes, cela peut mener à la disparition totale ou partielle de l'herbier (Valiela *et al.*, 1997).

Etat des connaissances sur le fonctionnement des herbiers à Zostera

Les herbiers font partie des écosystèmes les plus productifs (Duarte and Cebrian, 1996) mais leur complexité structurelle (spatiale et temporelle) rend difficile l'étude de leur fonctionnement. La production primaire annuelle de *Zostera marina* et de *Zostera noltii*, estimée en mesurant la variation de biomasse au cours de l'année, varie respectivement entre 76 et 188 $gC\ m^{-2}$ (Jacobs, 1979) et entre 256 et 640 $gC\ m^{-2}$ (Pérez-Llorens and Niell, 1993; Pergent-Martini *et al.*, 2005; van Lent *et al.*, 1991; Vermaat *et al.*, 1987; Vermaat and Verhagen, 1996). Des mesures en laboratoire montrent que la production primaire des épiphytes de *Zostera marina*, calculée par unité de surface de feuille à partir de mesure des flux d' O_2 dans l'eau représente entre 27 et 50% de la production totale (épiphytes plus feuille) (Mazzella and Alberte, 1986). De plus, la contribution des microalgues benthiques atteint 19% de la production mesurée pendant l'immersion sur un herbier intertidal dominé par *Zostera marina* (Asmus and Asmus, 1985). Ainsi, ces études mettent en évidence l'importance de chaque producteur primaire dans les flux de carbone à l'échelle de l'écosystème. Cependant, la plupart de ces mesures, souvent limitées par les méthodes utilisées, traite séparément chacun des producteurs primaires, négligeant ainsi les interactions qui peuvent intervenir au sein d'un herbier.

Il existe quelques mesures de la production primaire et de la respiration à l'échelle

de la communauté sur des herbiers dominés par *Zostera marina* (Lindeboom and de Bree, 1982; Martin *et al.*, 2005) et *Zostera noltii* (Plus *et al.*, 2001) mais uniquement à l'immersion. Les herbiers intertidaux subissent pourtant des périodes d'émersion régulières plus ou moins fréquentes en fonction de leur position sur l'estran. Pendant ces périodes, plusieurs paramètres environnementaux comme la température, l'éclairement, la disponibilité en sels nutritifs et la source de carbone disponible varient de manière drastique en quelques minutes et pour quelques heures, et pourraient largement influencer le métabolisme des communautés benthiques.

Le devenir de la production primaire benthique dans le réseau trophique des herbiers intertidaux à *Zostera marina* ou à *Zostera noltii* a également été peu étudié. La grande diversité et l'abondance variable dans le temps et l'espace des producteurs primaires, de la matière organique sous forme détritique et des consommateurs rendent difficile la mise en évidence des grandes voies trophiques. L'observation *in situ* ainsi que de nombreuses études de choix alimentaires ne permettent pas d'apprécier d'éventuelles variations saisonnières du réseau trophique. L'étude des contenus stomacaux apporte des informations sur l'ingestion récente des consommateurs (Valiela, 1995) mais cette méthode a tendance à donner trop d'importance aux sources peu ou pas digérées et ne permet pas d'apprécier les sources de nourriture réellement assimilées. L'utilisation des isotopes stables en écologie trophique a permis de résoudre partiellement les problèmes des méthodes citées précédemment. L'étude de l'abondance des isotopes stables du carbone et de l'azote permet de caractériser les sources nutritives d'une communauté (DeNiro and Epstein, 1978, 1981) et d'identifier les grandes voies de transfert entre les organismes d'une communauté. Cette méthode permet également l'étude de la variabilité temporelle et spatiale du régime trophique d'une espèce en milieu naturel (Riera and Richard, 1997, par exemple). Ainsi l'architecture des réseaux trophiques au sein des herbiers a fait l'objet de plusieurs études basées sur l'utilisation des isotopes stables naturels (Lepoint *et al.*, 2004) mais dans de nombreux cas, sans tenir compte de la variabilité temporelle de l'abondance des sources de matière. L'état des connaissances des réseaux trophiques de nombreux herbiers laisse entrevoir des modes de fonctionnement assez généraux : herbivorie limitée sur les phanérogames marines, production secondaire

basée sur la matière détritique et les épiphytes (Jaschinski *et al.*, 2008; Kitting *et al.*, 1984; Moncreiff and Sullivan, 2001, par exemple). Cependant, aucune certitude ne permet de transposer ces schémas à tous les types d'herbier et en particulier aux herbiers intertidaux dont l'abondance des sources et des prédateurs varie fortement au cours de l'année.

Problématique et objectifs de la thèse

Le fonctionnement des herbiers intertidaux soumis à de fortes contraintes de marée est peu connu ce qui ne permet pas de comprendre leur rôle dans le cycle du carbone en milieu côtier. Plusieurs hypothèses basées sur les quelques données disponibles à l'échelle de la communauté suggèrent un fonctionnement particulier où les fortes variabilités temporelles des conditions environnementales à l'échelle du cycle de marée ou de l'année pourraient jouer un rôle important dans le métabolisme des communautés.

- Au sein des herbiers intertidaux à *Zostera marina* et *Zostera noltii*, l'émersion peut se produire au moment où la lumière et la température sont maximum. Cette période pourrait donc être très favorable au développement des producteurs primaires et sa prise en compte pourrait modifier de manière importante les bilans de flux de carbone déjà calculés à partir de mesures à l'immersion.
- La répartition des herbiers sur l'estran suggère que la communauté dominée par *Zostera noltii* serait plus performante dans l'air que celle dominée par *Zostera marina*.
- Enfin la variation annuelle de la biomasse des producteurs primaires, en particulier des macroalgues benthiques et épiphytiques pourrait affecter l'ensemble de la structure et du fonctionnement du réseau trophique en modifiant l'importance relative des voies de transfert.

L'objectif principal de cette thèse est d'approfondir les connaissances relatives au fonctionnement des herbiers intertidaux dominés par *Zostera marina* ou *Zostera noltii* et soumis à de fortes contraintes de marée. Il s'agit d'une part de mettre en évidence, par des mesures *in situ*, la variation des flux de carbone à l'échelle de la communauté au cours des trois échelles temporelles pendant lesquelles les flux de carbone sont susceptibles de varier : le cycle de marée, la journée et l'année. Il s'agit d'autre part de comprendre le

devenir de la matière en étudiant l'architecture du réseau trophique afin de caractériser les grandes voies trophiques des herbiers intertidaux dominés par *Zostera marina* ou par *Zostera noltii*.

Deux sites d'étude, représentatifs des conditions rencontrées par ces deux herbiers (hydrodynamisme, lumière, temps d'émergence), ont été choisis par rapport à leur accessibilité pour effectuer les différentes mesures tout au long de la thèse (Figure 0.4). L'herbier dominé par *Zostera marina* se situe sur le banc de sable de l'île de Batz. L'herbier à *Zostera noltii* se trouve en baie de Morlaix.

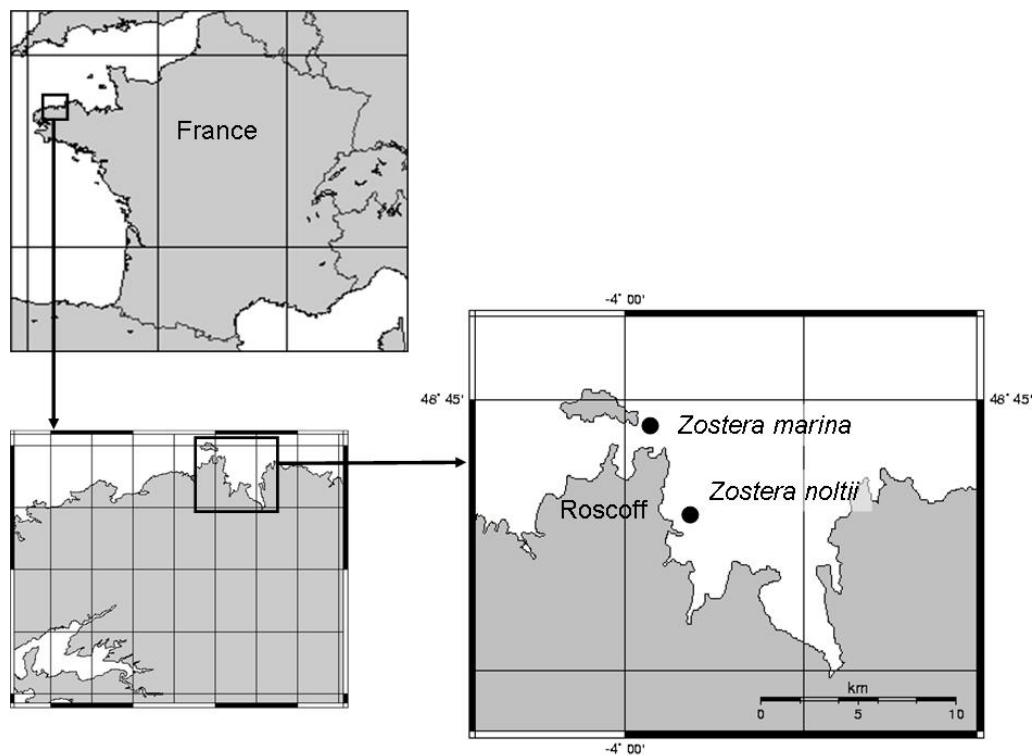


FIGURE 0.4 – Localisation des deux herbiers étudiés au cours de cette thèse, un dominé par *Zostera marina* et l'autre dominé par *Zostera noltii*.

Le premier chapitre est consacré à la comparaison de plusieurs méthodes couramment ou récemment utilisées pour estimer le métabolisme des communautés benthiques durant l'immersion. Ce travail a fait l'objet d'un article soumis à la revue *Limnology and Oceanography - Methods*.

Le deuxième chapitre se focalise sur la variation de la production primaire et de la respiration de la communauté benthique des herbiers dominés par *Zostera marina* ou par *Zostera noltii* au cours d'un cycle de marée avec émergence en journée. Ce travail a fait l'objet d'un article en révision dans la revue *Marine Ecology Progress Series*.

Le troisième chapitre porte sur la variation de la production primaire et de la respiration de la communauté benthique à l'émergence des herbiers dominés par *Zostera marina* ou *Zostera noltii* au cours de l'année. Ces variations ont été mises en relation avec les variations de la biomasse des différents producteurs primaires présents au sein des herbiers. Le suivi annuel du métabolisme et de la biomasse des producteurs primaires de l'herbier dominé par *Zostera noltii* a fait l'objet d'un article scientifique paru dans la revue *Hydrobiologia*.

Le quatrième chapitre reprend l'ensemble des données de métabolisme obtenues dans les chapitres 2 et 3 afin de calculer un bilan des flux de carbone sur chaque herbier étudié en tenant compte de la variabilité spatiale de la biomasse et de différents paramètres abiotiques.

Le cinquième chapitre est consacré à l'étude du réseau trophique des herbiers dominés par *Zostera marina* ou *Zostera noltii* caractérisés par des variations saisonnières de la biomasse des différents producteurs primaires. Ce travail a fait l'objet d'un article soumis à la revue *Marine Biology*.

Les principaux résultats de cette thèse ont ensuite été synthétisés et replacés dans un contexte plus général de compréhension du fonctionnement des zones côtières.

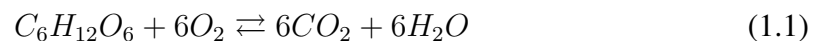
PARTIE I

Variations temporelles du métabolisme et de la biomasse des producteurs primaires benthiques

Méthodes de mesure du métabolisme de la communauté benthique

1.1 Contexte général et résumé

Pour établir des bilans de matière journaliers à l'échelle de la communauté des herbiers intertidaux, il est nécessaire de mesurer le métabolisme benthique à la fois à l'émersion et à l'immersion. Le dioxyde de carbone (CO_2) et l'oxygène (O_2) sont deux composés chimiques utilisés ou produits au cours de la photosynthèse (autotrophes) et de la respiration (ensemble des autotrophes et des hétérotrophes) (Equation (1.1)).



Les variations de leur concentration respective au cours du temps sont donc souvent utilisées dans l'étude du métabolisme des communautés. Le CO_2 est la seule forme gazeuse de carbone inorganique. Ainsi, à l'émersion la variation de la concentration en CO_2 dans l'air peut être attribuée seule à la production primaire ou à la respiration. [Migné et al. \(2002\)](#) ont proposé un système permettant de mesurer *in situ* la variation de la pression partielle de CO_2 (pCO_2) à l'intérieur d'une chambre benthique (Figure 1.1). Afin d'isoler une partie de la communauté, le système est composé d'une embase enfoncée dans le sédiment (10 cm de profondeur) sur laquelle est fixé soit un dôme translucide soit un dôme opaque. Le premier permet de mesurer la production nette de la communauté (NCP , bilan de la production primaire et de la respiration) alors que le second permet de mesurer la respiration de la communauté (CR). La production brute de la communauté (GCP) est ensuite calculée à partir de la production nette et de la respiration de la communauté ($GCP = |NCP| + |CR|$). La concentration en CO_2 est mesurée en continu



FIGURE 1.1 – (a) Schéma de fonctionnement d'une chambre benthique à l'émersion. L'analyseur de gaz (IRGA) permet de mesurer la pression partielle en CO_2 à l'intérieur de la chambre. (b) Mesure de la production nette (NCP) d'un herbier à l'émersion à l'aide de chambres benthiques.

à l'aide d'un analyseur de gaz à infra rouge (*IRGA*) et enregistrée toutes les 15 secondes. Le temps d'incubation varie entre quelques minutes et une heure en fonction du temps de réponse et du type de communauté étudiée. Le flux de CO_2 est ensuite calculé à partir de la variation de la pression partielle en CO_2 , du temps d'incubation, du volume de la chambre et de la surface de sédiment isolée par celle-ci. De nombreuses études ont été menées à partir de ce système, tout d'abord sur les sédiments sablo-vaseux (Hubas and Davault, 2006; Migné *et al.*, 2004; Spilmont *et al.*, 2005, par exemple) puis en milieu rocheux (Golléty *et al.*, 2008) et sur des herbiers intertidaux (Ouisse *et al.*, 2010; Silva *et al.*, 2005). La mesure de la variation de la concentration en carbone inorganique dissous (*DIC*, calculée à partir du *pH* et de l'alcalinité) ou en oxygène dissous est la méthode la plus utilisée pour étudier le métabolisme des communautés au cours de l'immersion (Oviatt *et al.*, 1986; Plus *et al.*, 2001, par exemple). Les concentrations en *DIC* ou en O_2 peuvent être mesurées simultanément afin de calculer le quotient photosynthétique (*CPQ*) et le quotient respiratoire (*CRQ*) de la communauté.

Afin de mesurer avec la même méthode les flux de matière à l'émersion et à l'immersion, une méthode alternative basée sur la mesure en continu de la variation de la concentration en CO_2 dans l'eau a été proposée récemment, transposant ainsi la technique utilisée dans l'air (Silva *et al.*, 2005, 2008). Cette technique consiste à mesurer,

à l'aide d'un échangeur eau-air, la concentration en CO_2 dans l'air (cf méthode émerision) instantanément en équilibre avec la concentration en CO_2 dans l'eau (Figure 1.2).

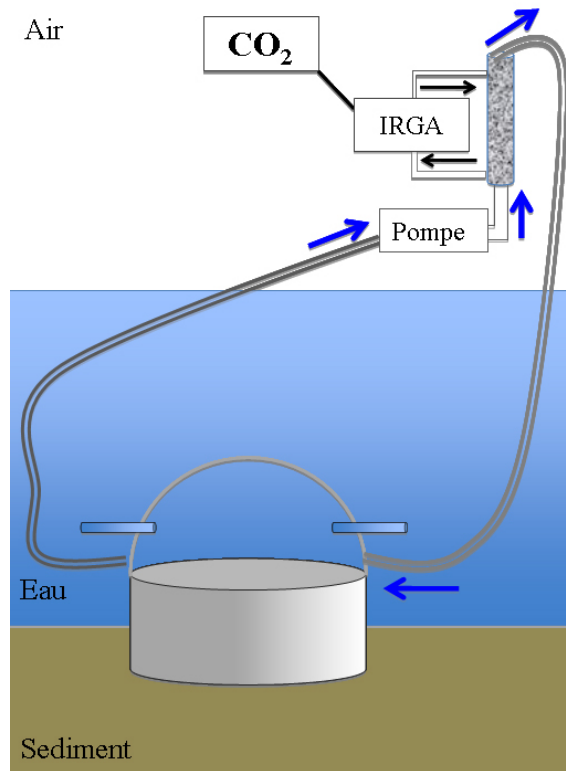


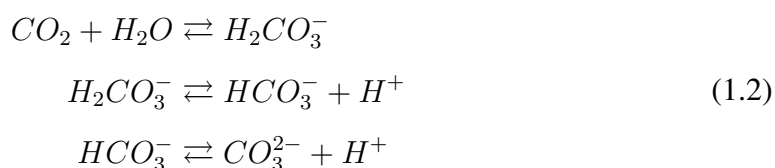
FIGURE 1.2 – Dispositif expérimental développé par [Silva et al. \(2005, 2008\)](#) pour la mesure de la concentration de CO_2 dans l'eau.

Dans ce contexte, les objectifs de ce chapitre sont de comparer les résultats obtenus au cours de l'immersion à partir de la mesure de trois paramètres (DIC , O_2 et CO_2) mesurés simultanément sur un même herbier afin de présenter les limites de chaque méthode. Les mesures ont été réalisées sur la communauté de *Zostera noltii*, en février, avril, juillet et novembre afin de prendre en compte l'influence de la variation de biomasse et de température sur le métabolisme des communautés benthiques ([Touchette and Burkholder, 2000](#)).

En utilisant en parallèle les mesures d'oxygène et de carbone inorganique dissous (DIC , somme des concentrations en CO_2 , HCO_3^- et CO_3^{2-}), les quotients respiratoires et photosynthétiques de la communauté (CRQ et CPQ) montrent une variation saisonnière importante et un écart net par rapport à la valeur prise souvent pour

référence (quotient égal à 1). Le CRQ varie entre 0,7 et 1,7 et indique l'existence de nombreux processus sous-jacents qui n'utilisent pas l'oxygène comme accepteur terminal d'électrons (Jorgensen, 1977). Le CPQ varie entre 0,2 et 0,9. Ces valeurs faibles pourraient s'expliquer par l'existence de processus tels que la photorespiration chez certains producteurs primaires de la communauté (Heber *et al.*, 1996). La variation de la concentration en O_2 et en DIC sont deux paramètres complémentaires qui doivent être mesurés simultanément afin de pouvoir discuter des variations annuelles ou journalières du CRQ et du CPQ . De plus, ces résultats illustrent la dérive qui peut être introduite en prenant un rapport constant lors de la conversion des flux d'oxygène en flux de carbone à l'échelle de la communauté.

Le métabolisme de la communauté est grandement sous-estimé lorsqu'il est calculé à partir de la mesure des flux de CO_2 qui représentent moins de 6% des flux de DIC . Cette sous-estimation est due principalement au fait que les différentes formes de carbone inorganique sont en équilibre dynamique (Equation (1.2)).



La production ou l'utilisation d'une des formes de carbone provoque immédiatement une variation du pH et de la concentration de toutes les autres formes de carbone inorganique dissous (Figure 1.3). De plus l'estimation de la concentration en CO_2 peut varier en fonction de la différence de pression et de température entre la chambre benthique et l'équilibrateur, ajoutant ainsi une incertitude supplémentaire non négligeable (Takahashi *et al.*, 1993). La seule mesure de la concentration en CO_2 dans l'eau ne permet donc pas d'estimer les flux de carbone au sein de la communauté.

Cette étude comparée montre que le pH en continu et l'alcalinité en début et en fin d'incubation sont donc deux paramètres indispensables pour estimer le métabolisme des communautés au cours de l'immersion. La mesure en parallèle de la concentration en oxygène est également un paramètre qui peut donner beaucoup d'information sur le fonctionnement des communautés benthiques.

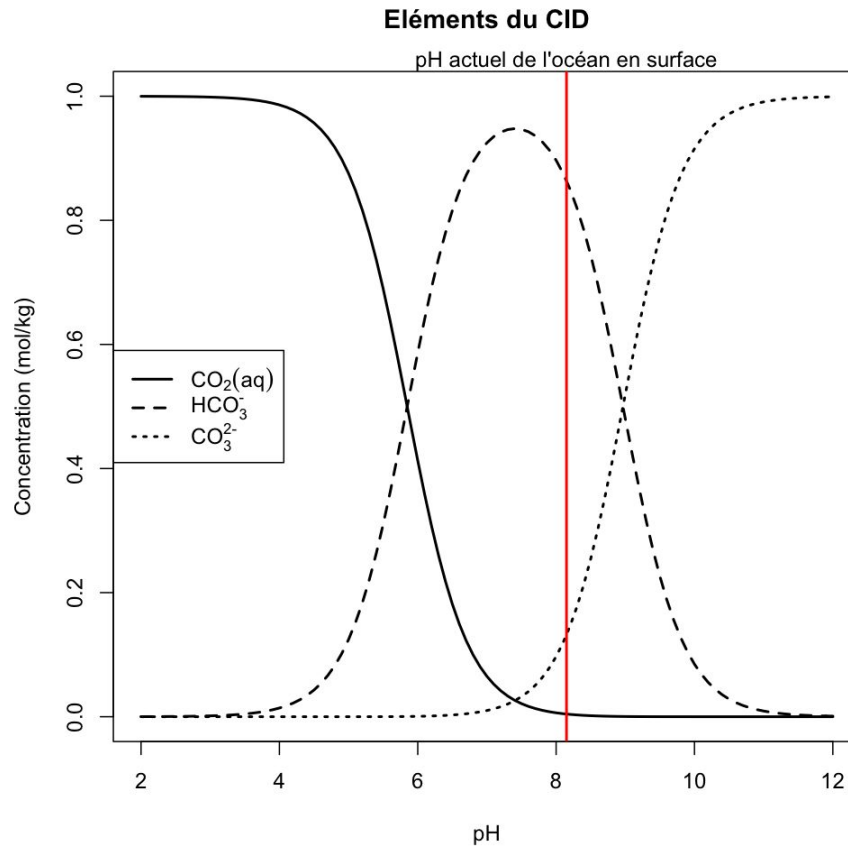


FIGURE 1.3 – Diagramme de Bjerrum : Variation de la part relative du $\text{CO}_2(\text{aq})$ (CO_2 et H_2CO_3), HCO_3^- et CO_3^{2-} dans le pool total de carbone dissous (DIC) en fonction du pH .

L'article présenté ci-après a été soumis à *Limnology and Oceanography - Methods* le 31 août 2010.

1.2 Article 1: Benthic community metabolism assessment through simultaneous in situ measurements of changes in dissolved inorganic carbon, CO_2 and O_2 concentration

Vincent OUISSE, Aline MIGNÉ and Dominique DAVOULT

Manuscript submitted to *Limnology & Oceanography - Methods*

Abstract

Methods used to estimate community primary production and respiration in coastal marine environment are still a controversial subject. Underwater community respiration (CR) and net production (NCP) calculated from changes in oxygen (O_2), dissolved inorganic carbon (DIC) or carbon dioxide (CO_2) concentration were compared in February, April, July and November on a *Zostera noltii* bed. CR and NCP estimated from O_2 and DIC measurements were different. The CRQ varied between 0.7 and 1.7 and CPQ were always lower than 1 (from 0.2 to 0.9) over the course of the year. The CO_2 measurement method greatly underestimates the carbon fluxes in seagrass beds, representing between 0.6 and 5.9% of carbon fluxes calculated from DIC measurement. Indeed, CO_2 or HCO_3^- input or uptake by seagrass community affect the proportions of all the chemical component of dissolved inorganic carbon (DIC , the sum of free dissolved CO_2 , carbonic acid H_2CO_3 , bicarbonate and carbonate ions, HCO_3^- and CO_3^{2-}). Thus, CO_2 method is not reliable. O_2 measurement does not take into account anaerobic respiration through chemical oxidation and simultaneous O_2 and DIC measurements should be favored to calculate CRQ and CPQ which need to be discussed in marine environment at community scale.

Introduction

Most of the *in situ* production studies of macrophytes has focused on the seasonal variations of macroalgae (e.g. Mann, 1972) or seagrass biomass (e.g. Jacobs, 1979; Pérez-Llorens and Niell, 1993; Auby and Labourg, 1996). However, this mono-specific approach measures the balance between biomass production by photosynthesis and loss by grazing or exportation over long time integration. This does not allow to measure primary production at community scale and leads to a quite rough annual estimation of primary production. In sedimentary environments first, closed benthic chambers were developed in order to measure underwater community metabolism without modifying the system (non intrusive method). This method allows to perform repeatable *in situ* measurements over the year integrating biological and physical interactions between species over small time integration. The different methods used to assess community metabolism in benthic chamber are all based on the variation of concentrations in dissolved inorganic carbon (*DIC* composed by dissolved CO_2 , HCO_3^- and CO_3^{2-}) or oxygen, consumed or released during photosynthesis and respiration processes. The O_2 method (Winkler titration or probe) is currently used in many marine ecosystems (e.g. Buesa, 1977; Plus *et al.*, 2001; Barrón *et al.*, 2004) but measures only aerobic respiration. Changes in *DIC*, calculated from *pH* and alkalinity variations, integrate both aerobic and anaerobic processes. O_2 and *DIC* variations can be measured simultaneously that allows to assess the Community Respiration and the Community Photosynthetic Quotients (*CRQ* and *CPQ*, respectively) such as calculated for example on a *Zostera marina* bed by Martin *et al.* (2005). These proper quotients are essential to convert the oxygen to carbon fluxes but they can not be generalized due to high range of values calculated in benthic communities (e.g. Burris, 1981; Oviatt *et al.*, 1986; Martin *et al.*, 2005).

In the air, the measurement of CO_2 partial pressure changes in closed chamber provides accurate estimation of community metabolism during the emersion (Migné *et al.*, 2002). Changes in air CO_2 concentration (ppm) is measured with a CO_2 infrared gas analyzer. Depending on the community response intensity, the incubation duration can be very short (< 15 min), allowing the estimation of primary production and respiration. This

method has been used in soft sediment (e.g. Davoult *et al.*, 2009), on rocky shore (Golléty *et al.*, 2008) and in seagrass beds (Ouisse *et al.*, 2010) but is limited to measures during air-exposure in intertidal habitats. Recently, Silva *et al.* (2008) suggested to monitor the CO_2 evolution inside the closed incubation chamber during both immersion and emersion. During immersion, water from the chamber is recirculated by a peristaltic pump at the surface and flows through an equilibrator, which allows the partial pressure of CO_2 to be continuously monitored in the gas phase by an infrared analyzer. However, CO_2 represents only a part of DIC pool in dynamic equilibrium with others forms of carbon in seawater. Input or uptake of one of the chemical components of DIC during photosynthesis and respiration processes affect the proportions of all the others (see Fig. 1 in Abril (2009)). Thus, changes in the whole DIC pool of sea water must be quantified and monitoring only the dissolved CO_2 is inappropriate to assess the community production and respiration under immersion, as underlined by the theoretical calculations of Abril (2009).

The aims of this study were: (1) to compare and interpret *in situ* community production and respiration calculated from simultaneous measurements of CO_2 , O_2 and DIC evolution and (2) to underline advantages and limits of these methods. Considering the temperature is one of the main parameters controlling the community metabolism (Touchette and Burkholder, 2000, for review) and also influencing the part of CO_2 in the whole DIC pool, seasonal sampling has been performed.

Materials and methods

Study site

Study was carried out on an intertidal *Zostera noltii* bed near Roscoff (48°N41.735, 3°W57.653, Western English Channel, France) exposed to high daily water level variations which influence light availability.

Benthic chamber

A benthic chamber (surface area of 0.071 m²), trapping a known volume of water (10.5 L), was installed by SCUBA-diving. It was pushed down to 10 cm sediment depth and sealed with clear (for net community production measurements, *NCP*) or

dark (for community respiration measurements, *CR*) acrylic hemispheres (Figure 1.4). Dissolved oxygen concentration and *pH* were measured inside the benthic chamber with two probes (a LDO101-15, automatic pressure compensation, accuracy $\pm 0.2 \text{ mg L}^{-1}$ and a PHC101-15, automatic temperature compensation, accuracy ± 0.002 , NBS scale). Data were recorded with a 1 min frequency using a multi data logger (HQ40D, Hach Lange Ltd, Loveland USA). In addition, CO_2 partial pressure (pCO_2) inside the benthic chamber was monitored using coupled closed water and air circuits. The gas exchange column (MiniModule® Membrane Contactor, Celgard, USA) allows the water pumped from the chamber to equilibrate the gas (CO_2) partial pressure between air and water (Figure 1.4). Water inside the benthic chamber was kept in permanent motion by a peristaltic pump installed on a boat. Changes in air CO_2 partial pressure (ppm) were measured with a CO_2 infrared gas analyzer (LiCor Li-800) and data were recorded (data logger, LiCor Li-1400) with a 15 s frequency. Moreover, samples of seawater from the chamber were withdrawn by 100 mL syringes at the beginning and at the end of incubations, passed through cellulose acetate membrane filters ($0.8 \mu m$) and stored pending potentiometric laboratory determination of total alkalinity (Millero *et al.*, 1993) on 3 subsamples of 20 mL the following day.

Incident photosynthetically available radiation ($\mu mol \text{ quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) was measured near the benthic chamber using an ultra-miniature MDS-MKV/L sensor (Alec Electronics™) and was recorded with a 1 min frequency.

Sampling strategy

Successive short underwater incubations (ca 45-60 min) were performed first at ambient light (*NCP*, *n* incubations) and then in darkness (*CR*, one incubation) over an immersion period in February ($n = 1$), April ($n = 3$), July ($n = 4$) and November 2009 ($n = 2$). The benthic chamber was opened between successive incubations to restore ambient conditions. Temperature and biomass variations were integrated with the 4 seasonal measurements.

Community respiration and production calculation

Community respiration (*CR*, dark incubation) and net production rates (*NCP*, light incubation) were estimated first from changes in dissolved CO_2 and O_2 concentrations

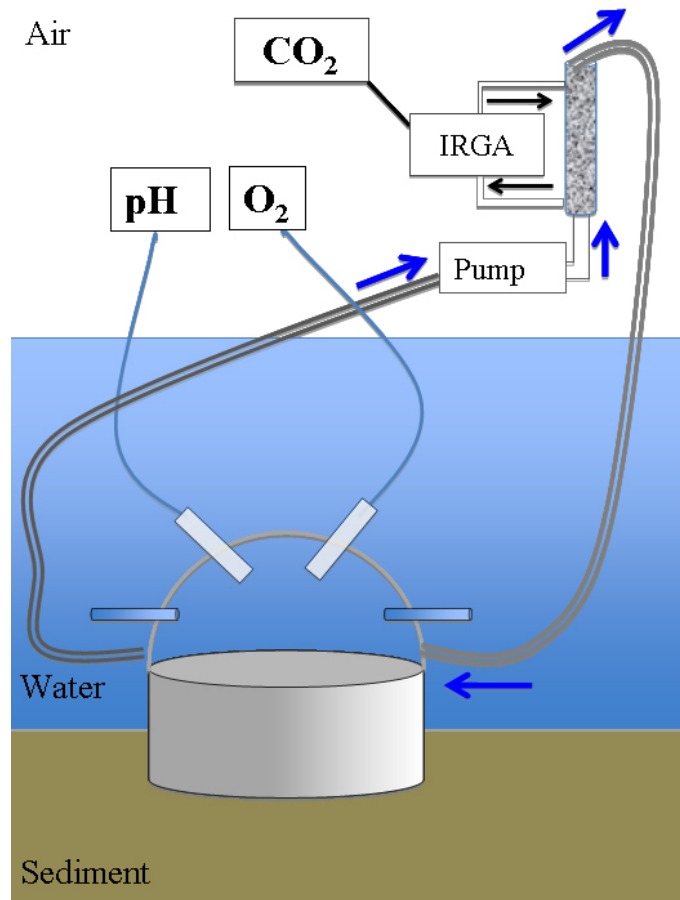


FIGURE 1.4 – Closed benthic chamber used for short underwater incubations on a *Zostera noltii* bed. pH and O_2 were measured continuously with probes. The CO_2 partial pressure was equilibrate between water and air through the equilibrator column and continuously monitored in the gas phase by infrared gas analyzer (*IRGA*).

in sea water inside the chamber and secondly from dissolved inorganic carbon (*DIC*) and dissolved $CO_2^{(t)}$ (theoretical part of dissolved CO_2 in *DIC* pool) calculated concentrations. Gross community production (*GCP*) was then calculated by correcting *NCP* by *CR*. CO_2 partial pressure and O_2 concentration changes were calculated as the slope of the linear regression between CO_2 partial pressure or O_2 concentration (corrected by temperature) and incubation time. CO_2 concentration was then calculated using CO_2 solubility coefficients given by Weiss (1974). CO_2 (CR_{CO_2} and NCP_{CO_2}) and Oxygen (CR_{O_2} and NCP_{O_2}) fluxes were expressed for the bulk benthic community surface ($mmol\ m^{-2}\ h^{-1}$). Final pH corrected for temperature variation was estimated

for each measurement from the initial pH , the pH slope and the incubation time. Total alkalinity (TA) did not differ between the beginning and the end of each incubation (Wilcoxon paired test, $n = 14$, $T = 1.82$, $p = 0.07$). The $CO_2^{(t)}$ and the dissolved inorganic carbon (DIC) concentration of seawater was then calculated at the beginning and at the end of incubation from the pH , TA (mean between the beginning and the end of incubation), temperature and salinity using CO2sys (Pierrot *et al.*, 2006), the dissociation constant from Mehrbach *et al.* (1973) and refit by Dickson and Millero (1987). The changes of $CO_2^{(t)}$ concentration were calculated using CO_2 solubility coefficients (see above), and both $CO_2^{(t)}$ ($CR_{CO_2(t)}$ and $NCP_{CO_2(t)}$) and inorganic carbon fluxes (CR_{DIC} and NCP_{DIC}) were finally calculated using the difference between the final and initial concentrations and expressed for the community ($mmol\ m^{-2}\ h^{-1}$).

Community respiratory ($CRQ = |CR_{DIC}/CR_{O_2}|$) and photosynthetic ($CPQ = |GCP_{O_2}/GCP_{DIC}|$) quotients were established. As community fluxes are affected by natural variability and measurement errors, and since the variables were not independent of the other, the geometric mean regression was applied (Ricker, 1973). As the intercept of the regression line was not significantly different from zero (test based on the Student's law), the regression was forced through the origin. The slope of the forced regression was the ratio of the sums of the two variables and was the best estimate of the average CPQ . Differences between carbon community fluxes estimated from CO_2 measurements and $CO_2^{(t)}$ calculation were analyzed using a non parametric test (Wilcoxon paired test).

Assessment

Both community respiration and production rates of the *Zostera noltii* bed are in the range of literature data (Viaroli *et al.*, 1996; Plus *et al.*, 2001). For each sampling date, the 3 measures highlighted quite similar trend over the day, but with different magnitude (Figure 1.5, Table 1.1).

Oxygen vs DIC measurements

The annual mean community respiratory quotient (mean \pm SE) was close to 1 ($CRQ = 1.1 \pm 0.6$, $n = 4$) and varied from 0.7 in April to 1.7 in July (Table 1.1). It is in the range of values of literature for sediment benthic community metabolism in

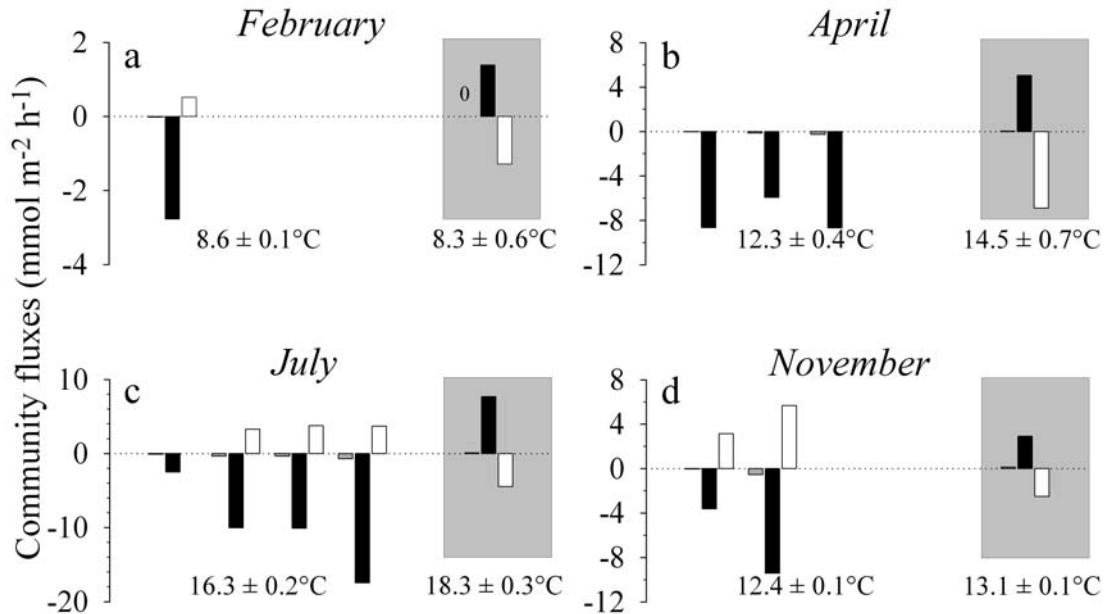


FIGURE 1.5 – Community net production and respiration measured under immersion on a *Zostera noltii* bed ($\text{mmol m}^{-2} \text{h}^{-1}$) as CO₂ (grey bars), DIC (black bars) and O₂ (white bars) fluxes in (a) February, (b) April, (c) July and (d) November 2009. Temperature (mean ± SD in °C) was measured inside the benthic chamber. Grey areas represent dark incubations for respiration measurements.

coastal zone (between 0.8 and 2.0, [Giblin et al., 1997](#)). *CRQ* can vary where aerobic and anaerobic heterotrophic and autotrophic organisms co-exist, such as in seagrass beds. Organic matter decomposition can occur without oxygen as a terminal electron acceptor, many biological processes proceed through pathways of nitrate, manganese, iron and sulfate respiration ([Jorgensen, 1977](#)) and fermentation processes produce also CO₂ without oxygen uptake. All these processes induce a variation of the *CRQ*.

The NCP_{DIC} was always higher than the NCP_{O_2} (Figure 1.5, Table 1.1) and the *CPQ* (ratio between GCP_{O_2} and GCP_{DIC}) was lower than the expected ratio of 1:1, varying from 0.2 to 0.9 over the course of the year (Table 1.1). These values are in the range of literature data for marine algae ([Burris, 1981](#)) and for whole benthic communities in marine ecosystems (see Table 6 in [Oviatt et al., 1986](#)). Although *Zostera noltii* may have a C4-like metabolism with no photorespiration ([Jiménez et al., 1987](#)), benthic

Table 1.1 – Absolute DIC , CO_2 and O_2 community fluxes (NCP or CR in $mmol\ m^{-2}\ h^{-1}$), part of $CO_2^{(t)}$ and CO_2 fluxes in DIC fluxes and community photosynthetic and respiration quotient (CPQ and CRQ , respectively) calculated for each incubation in *Zostera noltii* bed in February, April, July and November. Light (Mean \pm SD) near the benthic chamber and temperature (Mean \pm SD) inside the benthic chamber measured for each incubation.

Month	Light exposure $\mu mol\ quanta\ m^{-2}\ s^{-1}$	Temperature $^{\circ}C$	CO_2 $mmol\ m^{-2}\ h^{-1}$	DIC $mmol\ m^{-2}\ h^{-1}$	O_2 $mmol\ m^{-2}\ h^{-1}$	$CO_2^{(t)}$ Estimation (% DIC)	CO_2	CPQ	CRQ
February	118 \pm 60	8.7 \pm 0.0	0.02	2.77	0.52	16.1	0.6	0.2	
	Dark	8.3 \pm 0.6	0.00	1.39	1.28	6.0	0.7		1.1
April	81 \pm 18	12.0 \pm 0.0	0.03	8.66		4.0	0.4		
	226 \pm 97	12.1 \pm 0.1	0.14	5.92		4.0	2.3		
	482 \pm 128	12.6 \pm 0.1	0.26	8.67		3.5	2.9		
	Dark	14.5 \pm 0.7	0.03	5.04	6.90	1.0	0.6		0.7
July	119 \pm 55	16.1 \pm 0.1	0.10	2.53		1.8	3.8		
	244 \pm 58	16.4 \pm 0.1	0.36	10.02	3.26	1.6	3.5	0.3	
	297 \pm 173	16.6 \pm 0.2	0.36	10.09	3.74	1.8	3.6	0.4	
	1119 \pm 305	18.5 \pm 0.3	0.72	17.45	3.69	1.8	4.1	0.2	
	Dark	18.3 \pm 0.3	0.07	7.66	4.47	0.8	1.0		1.7
November	54 \pm 30	12.3 \pm 0.1	0.04	3.62	3.14	7.9	1.2	0.9	
	229 \pm 130	12.4 \pm 0.1	0.55	9.41	5.58	5.9	5.9	0.6	
	Dark	13.1 \pm 0.1	0.13	2.90	2.51	5.2	4.3		1.2

microalgae from the sediment and epiphytes may exhibit some photorespiration process. This process can favor primary producers by removing excess products of the light reaction (i.e., ATP, NADPH), and limiting damage to the photosynthetic apparatus during period of high dissolved O_2 and low CO_2 and under high light intensity (Heber *et al.*, 1996). The photorespiration involves that at least 3 oxygen molecules will be consumed per molecule of carbon dioxide used, decreasing the CPQ at the community scale. Thus O_2 method assuming a community quotient equal to 1 can overestimate community carbon fluxes when photorespiration occurs or underestimate when anaerobic metabolism occurs. O_2 and DIC need to be measured simultaneously and CPQ and CRQ need to be interpreted.

CO₂ vs DIC measurements

NCP_{CO_2} and CR_{CO_2} rates represent from 0.4 to 5.9% of the fluxes estimated by DIC measurements (NCP_{DIC} and CR_{DIC}) over the course of the year (Table 1.1). The carbon flux underestimations from the *in situ* CO_2 direct measurements are not different than expected from calculated $CO_2^{(t)}$ rates (Wilcoxon paired test, $n = 14$, $T =$

0.78, $p = 0.43$). However, differences between CO_2 and $CO_2^{(t)}$ fluxes occurred when the carbon fluxes were low (February, 1st incubation in April and November) or high (July, Table 1.1). First, CO_2 concentration was measured at the surface without taking into account the effect of pressure changes with the tide and the temperature difference between water and the equilibrator (Takahashi *et al.*, 1993). In addition, the CO_2 removal efficiency is approximately 75% (incomplete equilibration in the column) according to the manufacturer equilibrator's data. The utilization of these measures can thus greatly under or overestimate the CO_2 fluxes, especially when fluxes were very low or high. Direct measure of CO_2 concentration is thus not a reliable method to assess community carbon fluxes in marine environment due to chemical and methodological inaccuracy.

Discussion

The closed benthic chambers are a powerful tool to study community functioning in aquatic environment. This non intrusive method takes into account interactions between species which occur in natural conditions. CO_2 , O_2 and DIC methods present some flaws to assess underwater community fluxes. Even if O_2 method seems to be handy and easy to manipulate, the assumption of CRQ or CPQ equal to 1 can lead to misinterpretation of carbon fluxes in coastal environment. Oxygen and DIC methods are complementary and need to be used simultaneously to discuss CRQ and CPQ values. The difference over the course of the year between measured and assumed values of these quotients (ratio of 1:1) and the total alkalinity variations can give some information about anaerobic mineralization of organic matter in the seagrass bed.

While IRGA technique (direct CO_2 measure) is sensitive and has been proved to be a powerful method to investigate community metabolism during emersion in many intertidal studies in seagrass bed (Ouisse *et al.*, 2010), in rocky shore (Goll ty *et al.*, 2008) or in others sediment systems (Mign  *et al.*, 2004; Hubas *et al.*, 2006; Davoult *et al.*, 2009, e.g.), its utilization in coupled water-air circuit greatly underestimates community metabolism during immersion. Carbon fluxes measured in submerged conditions by Silva *et al.* (2008) using direct CO_2 measurements need to be revised. In their study, they highlighted lower carbon fluxes during immersion than emersion using CO_2

measurements. To compare carbon fluxes during emersion and immersion, CO_2 fluxes have been additionally measured during emersion on our site and GCP varied between 4.51 in November and $5.09 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ in April (Chapter 3: Ouisse *et al.* (2010)). Using the CO_2 fluxes measured in the present study, the community metabolism during immersion might be assumed greatly lower than during emersion, as concluded by Silva *et al.* (2008) in Ria Formosa Lagoon. However, based on the DIC measurements the community metabolism is estimated to be 5 fold higher during immersion than emersion on *Zostera noltii* bed. This was ascribed to a possible nutrient limitation and an important self-shading of the community by seagrass leaves during emersion. Indeed, the leaf superimposition preserved the community against desiccation but decreased available light.

Comment and recommendations

Based on these results, we recommend to use simultaneously the DIC and O_2 approaches rather than the CO_2 method to measure community metabolism in sea water. The measure of pH and total alkalinity at the beginning and at the end of the incubation is the minimum requirement to estimate the community fluxes. However, continuous pH , O_2 and temperature measurements coupled with alkalinity determination at the beginning and at the end of incubation would be the recommended method to get a precise estimate of community fluxes. In coastal or estuary systems, it is also important to realize short incubations to avoid O_2 under or oversaturation in the benthic chamber and strong parameter changes from the initial conditions. The high variation of O_2 concentration can change the physiology of fauna or plants, enhancing the photorespiration (Heber *et al.*, 1996), limiting the photosynthesis (Noël *et al.*, 2010) and thus affecting the community metabolism.

Acknowledgements

This study forms part of the Ph.D thesis of V. Ouisse and was financially supported by the "Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche". The authors would like to thank Y. Bozec for his knowledge of carbon flux systems, the Service Mer et

Observation E. Macé and A. Bonnefoy for their participation in field experiment, I. Le Fur for her artistic skills and L. Noël for improving English redaction.

Variation du métabolisme benthique au cours du cycle de marée

2.1 Contexte général et résumé

A partir de mesures ponctuelles souvent pluriannuelles, plusieurs études ont mis en évidence des fluctuations saisonnières de la production primaire ou de la respiration du producteur principal des herbiers à *Zostera noltii* (Pérez-Llorens and Niell, 1993; Plus *et al.*, 2001, par exemple). Les variations du métabolisme des organismes aussi bien autotrophes qu'hétérotrophes sont influencées par la température (Touchette and Burkholder, 2000; del Giorgio and Williams, 2005). A plus petite échelle de temps, les paramètres environnementaux tels que la température ou la lumière peuvent varier de manière importante au cours du cycle de marée, allant jusqu'à des changements drastiques lorsque l'herbier est exposé à l'air.

Malgré l'existence de méthodes permettant d'étudier le métabolisme des communautés benthiques aussi bien à l'émersion qu'à l'immersion, peu de données sont encore disponibles sur les herbiers intertidaux. Seuls des travaux au laboratoire, sur des feuilles (Shafer *et al.*, 2007) ou des plants (Leuschner and Rees, 1993) de phanérogames marines ont mis en évidence un effet marqué de la dessiccation. *In situ*, l'utilisation de fluorimètre de terrain (PAM, Pulsed Amplitude Modulate fluorescence) a permis de mettre en évidence une activité photosynthétique différente entre l'immersion et l'émersion sur des feuilles de *Zostera noltii* (Silva *et al.*, 2005). Même si ces résultats sont très difficiles à mettre en relation avec les flux de carbone et ne prennent pas en compte l'ensemble de la communauté, ils soutiennent l'hypothèse d'un changement important de métabolisme de l'espèce principale de la communauté entre l'immersion et l'émersion. Seul Silva *et al.*

(2005, 2008) ont mis en évidence une augmentation du métabolisme de la communauté au cours de l'émersion mais la méthode utilisée a largement été critiquée aussi bien en théorie (Abril, 2009) que dans la pratique (Chapitre 1 : Ouisse *et al.*, Soumis). En effet, leur technique sous-estime fortement les flux de carbone dans l'eau et l'utilisation d'une technique plus appropriée au milieu marin lors de l'immersion pourrait changer les conclusions.

Dans ce contexte, l'objectif de ce chapitre est d'étudier la variation de la production primaire et de la respiration des communautés benthiques d'herbiers à Zostère au cours de cycles de marée. La variation du métabolisme de la communauté de *Zostera marina* et *Zostera noltii* est discutée en relation à la variation de paramètres environnementaux tels que le temps d'émersion, la température, la source de carbone disponible, la disponibilité en sels nutritifs et l'éclairement. Les mesures ont été répétées à chaque saison (4 périodes de mesures entre avril 2009 et février 2010). La production primaire et la respiration de la communauté ont été estimées à partir de la mesure en chambre benthique des flux de CO_2 au cours de l'émersion et de carbone inorganique dissout (*DIC*) au cours de l'immersion.

En juillet pour *Zostera marina* (seule mesure disponible des flux de carbone aussi bien à l'émersion qu'à l'immersion) et quelle que soit la saison pour *Zostera noltii*, la production primaire et la respiration de la communauté peuvent être supérieures à l'immersion qu'à l'émersion. L'augmentation de la respiration serait due à une plus forte activité des organismes hétérotrophes à l'immersion. En revanche, malgré une intensité lumineuse plus faible lors de l'immersion, la production primaire est largement augmentée (3 à 5 fois supérieure respectivement pour les communautés de *Zostera marina* et *Zostera noltii*). Au cours de l'émersion, les feuilles de *Zostera marina* et de *Zostera noltii* sont couchées sur le sédiment. Ce mécanisme physique provoque à la fois une diminution de la lumière disponible pour la plante (une seule face exposée) mais aussi une réduction de la lumière incidente pour l'ensemble des autres producteurs primaires de la communauté (Figure 2.1). La mesure de la variation de la production en fonction de l'intensité lumineuse ne montre pas de photoinhibition à l'émersion. D'autre part, aucune véritable diminution de la production n'a été mesurée au cours de l'émersion, excluant ainsi un effet de la dessiccation à l'échelle de la communauté. La position des

feuilles sur le sédiment constituerait ainsi une protection importante pour l'ensemble de la communauté. Au cours de l'émersion, le manque de sels nutritifs disponibles au niveau des feuilles pourrait être également un facteur limitant même si le transfert de nutriments des racines vers les feuilles est possible (Iizumi and Hattori, 1982).

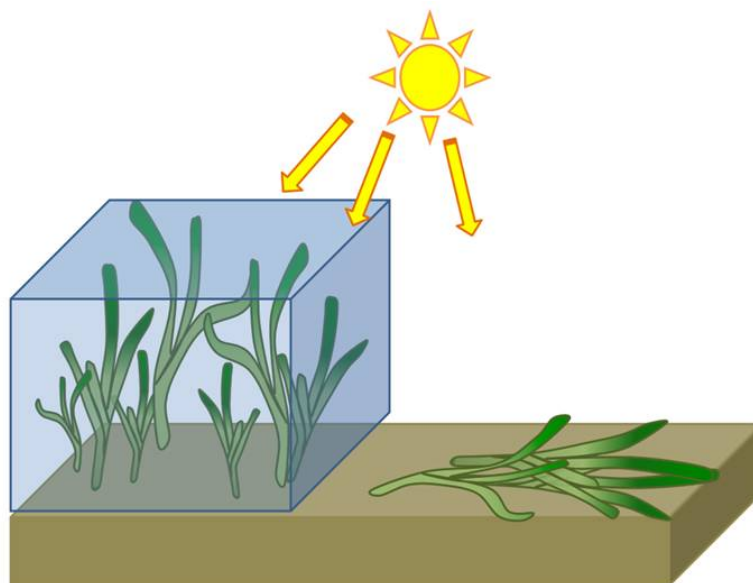


FIGURE 2.1 – Schéma représentant la position des feuilles de Zostère au cours de l'immersion et de l'émersion.

L'article présenté ci-après est en révision dans la revue *Marine Ecology Progress Series*.

2.2 Article 2: Tidal scale variability of carbon fluxes at community level in *Zostera marina* and *Zostera noltii* beds

Vincent OUISSE, Aline MIGNÉ and Dominique DAVOULT

Manuscript in revision in *Marine Ecology Progress Series*

Abstract

Abiotic parameters such as light, temperature, nutrient availability and inorganic carbon source varied widely between immersion and emersion. Gross community productivity (*GCP*) and community respiration (*CR*) were measured, over spring tidal cycles, on *Zostera marina* and *Zostera noltii* communities (two intertidal communities). CO_2 fluxes during emersion and inorganic carbon fluxes during immersion were assessed using benthic closed chambers. In July, *GCP* and *CR* rates during immersion were greatly higher than during emersion for both communities. Although incident light intensity was higher during emersion, *GCP* rates were 3 and 5 fold higher during immersion for *Z. marina* and *Z. noltii* community, respectively. *CR* rates were 2.5 and 9 fold higher during immersion than during emersion for *Z. marina* and *Z. noltii* community, respectively. A similar trend was observed in *Z. noltii* community at different periods of the year (February, April, July and November). Neither photoinhibition nor desiccation were measured during emersion but a low nutrient availability and shading might have limited the *GCP* rates. Higher *CR* during immersion could be explained by the enhanced bacteria and infauna activity.

Introduction

In temperate areas, the high influence of temperature, light, inorganic carbon and nutrient availability has been emphasised on seagrass leaf photosynthesis or community metabolism (Lee *et al.*, 2007, for review). However, low attention has been given to the response of intertidal seagrasses to these parameters under air-exposure. Abiotic parameters like temperature, light and nutrients greatly varied between immersion and emersion, creating important modifications to the plant environment. During emersion light intensity is always higher than during immersion, temperature can also be higher, while nutrient availability is reduced to pore water in sediment. Finally, intertidal seagrasses are also exposed to varying concentrations in inorganic carbon such as gaseous CO_2 during emersion and dissolved CO_2 , bicarbonate (HCO_3^-) and carbonate (CO_3^{2-}) during immersion.

Zostera marina and *Zostera noltii*, temperate seagrasses inhabiting the low intertidal zone, can be exposed to air for several hours, particularly during spring tides. Several studies highlighted the important effect of light on primary production of *Zostera marina* (e.g. Drew, 1979; Mazzella and Alberte, 1986) and *Zostera noltii* (e.g. Jiménez *et al.*, 1987) during immersion. Desiccation tolerance has been studied on both species at leaves scale with Pulsed Amplitude Modulate fluorimetry (Shafer *et al.*, 2007) or at plant scale with CO_2 gas analyser (Leuschner and Rees, 1993; Leuschner *et al.*, 1998). During a tidal cycle, Silva *et al.* (2005) measured a lower photosynthetic response at immersion than emersion using PAM fluorimetry and explained this result by the rapid air-water CO_2 diffusion in the thin water film on leaves exposed to the air. However, all these measurements were conducted on isolated plants or even leaves and overlooked interactions at the community scale. Seagrasses are only one component of a highly diverse system that also includes significant biomass contributions from other primary producers like benthic microalgae, macroalgae and epiphytes (McRoy and McMillan, 1977) which create large interactions. Some measurements were performed at the community scale in *Z. marina* beds under immersion (Martin *et al.*, 2005) or in *Z. noltii* beds under immersion (Plus *et al.*, 2001) and emersion (Ouisse *et al.*, 2010). However, investigations over tidal cycles are still needed to render possible the comparison of

community metabolism between immersion and emersion.

In this context, the aims of this study were (1) to measure the community metabolism variations at the tidal cycle scale in *Zostera marina* and *Zostera noltii* beds, (2) to link the community metabolism to abiotic factor variations, and finally (3) to compare the community metabolism responses between assemblages.

Materials and methods

Study site

This study was carried out on two intertidal seagrass communities near Roscoff (Western English Channel, France) where the maximal tidal amplitude is about 9 m. The *Zostera marina* (48°N44.299, 3°W58.390) and the *Zostera noltii* beds (48°N41.735, 3°W57.653) are located below 1.80 and 3.30 m (above chart datum), respectively. During spring tide, emersion occurs around mid-day and *Z. noltii* community is exposed to the air for several hours whereas *Z. marina* community is only emerged during less than 2 hours.

In situ measurements of abiotic parameters

Temperature (T in °C) and incident photosynthetically available radiation (PAR in $\mu\text{molquanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) were measured in air next to the study sites with a Vaisala HMP45C for temperature and a Skye SKP215 flat sensor for ambient light and were recorded with a 15 min frequency over the year. In seawater, temperature, depth and incident photosynthetically available radiation were measured in each *Zostera* community using ultra-miniature MDS-MKV sensors (Alec ElectronicsTM) and were recorded with a 1 min frequency during measurements. A PAR conversion factor (0.571, $R^2 = 0.868$, $n = 1769$) was estimated from simultaneous flat and spherical sensor measurements in order to express underwater incident light in $\mu\text{molquanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Benthic carbon fluxes measurements

Benthic chambers (surface area of 0.071 m²), were pushed down to 10 cm sediment depth, sealed with clear (for net community productivity measurements, *NCP*) or dark (for community respiration measurements, *CR*) acrylic hemispheres to trap a known volume (ca 11 L depending on the core insertion into the sediment) of seawater or

air (depending on the immersion or emersion period). Gross community productivity (*GCP*) was then calculated by correcting *NCP* by *CR*. During immersion, seawater inside chambers was mixed by autonomous stirrers. Seawater was collected inside the benthic chambers using 100 mL syringes at the beginning and at the end of incubations (ca 40-60 min after) and then passed through cellulose acetate membrane filters (0.8 μm) pending potentiometric laboratory determination of total alkalinity (Millero *et al.*, 1993) on 3 subsamples of 20 mL. pH of seawater samples was measured immediately after sampling. The inorganic carbon concentration of seawater was calculated from the pH, total alkalinity (TA), temperature and salinity according to Strickland and Parsons (1972) and using the formula given in Oviatt *et al.* (1986). The inorganic carbon fluxes were then calculated using the difference between the final and initial concentrations and expressed in carbon unit for the community ($\text{mgC m}^{-2} \text{h}^{-1}$). During emersion, inorganic carbon fluxes were measured in the benthic chambers using closed air circuits for CO_2 analysis (see Migné *et al.*, 2002, for the method). Changes in air CO_2 concentration (ppm) were measured in the chamber with CO_2 infrared gas analysers (LiCor Li-800). Gas exchange was monitored for 10-30 minutes to ensure the linearity of the measurements. Data were recorded with data loggers (LiCor Li-1400) with a 15 s frequency. CO_2 fluxes were then calculated from recorded data using the slope of CO_2 concentration ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) against time (min). Results were expressed in carbon units for the bulk benthic community ($\text{mgC m}^{-2} \text{h}^{-1}$) assuming a molar volume of 22.4 l at standard temperature and pressure.

Sampling procedure

Carbon fluxes were measured, *in situ*, during spring tide cycles in July, October 2009 and February 2010 for *Zostera marina* community and in April, July, November 2009 and February 2010 for *Zostera noltii* community. On each occasion, three benthic chambers were positioned about 2 m apart to take into account the spatial variability. From high tide to emersion, successive underwater incubations were performed at ambient light. Successive incubations were then performed in air on the same communities, first at ambient light, and then in darkness. Finally, during rising tide, one underwater dark incubation was performed. For *Z. marina* community, measures during both immersion and emersion periods were done only once in July (24th).

Carbon fluxes were also measured as a function of varying irradiance during air exposure for *Z. marina* community (April and September 2008, March and June 2009 and February 2010) and for *Z. noltii* community (April, June, August and September 2008, March, June and November 2009 and January 2010). For each date, one benthic chamber was covered with a series of neutral density filters under ambient light to create an artificial range of light intensities from maximum ambient day light to darkness.

After each carbon flux measurement, *Zostera* spp. leaves, macroalgae and three sediment cores (16 mm inner diameter, 10 mm depth) for benthic microalgae were collected inside each benthic chamber to determine the primary producer biomass.

Primary producer biomass

Chlorophyll *a* was extracted from the sediment cores in 90% acetone, stored at 4°C for 6 h and centrifugated (4,000 rpm, 15 min). Chlorophyll *a* content was determined by spectrophotometry (see Jeffrey and Humphrey, 1975, for the method) and expressed per sediment area unit ($mgChla\ m^{-2}$). The benthic microalgae biomass inside the benthic chamber was finally expressed as $gC\ m^{-2}$ using a ratio $C/Chla$ of 40.8 according to de Jonge (1980). *Zostera* spp. leaves and macroalgae were dried separately at 60°C to a constant weight (Dry Weight, DW) and carbon part of DW was estimated from CHN analysis. Biomass of primary producers was then expressed as $gC\ m^{-2}$ using a carbon part of DW of 43.5% for *Z. noltii*, 40.1% for *Z. marina*, 33.7% for perennial macroalgae (small red algae) and 35.2% for ephemeral macroalgae (*Ulva* spp.). These measures allowed to express all carbon fluxes (NCP , GCP and CR) as $mgC\ gC^{-1}\ h^{-1}$ for both immersion and emersion measurements.

Photosynthesis vs irradiance relationships

Photosynthetic parameters (maximal gross community productivity, GCP_m , and saturation onset parameter, I_k) were estimated by fitting NCP and average recorded PAR during measurements with the mathematical model of Webb et al. (1974):

$$NCP = -GCP_m[1 - \exp(-I/I_k)] + CR$$

with NCP , GCP_m and CR in $mgC\ gC^{-1}\ h^{-1}$, I (the incident light intensity) and I_k in $\mu mol\ quanta\ m^{-2}\ s^{-1}$.

The relationship between photosynthesis (*NCP*) and irradiance (incident light intensity) was tested using the F test. All analyses were conducted using SPSS Systat 11© software.

Results

Carbon fluxes over a tidal cycle in July 2009

Carbon fluxes measured over a tidal cycle varied with exposition to air and incident light. In *Zostera marina* community (24th of July, Figure 2.2), under the lowest ambient light ($38 \pm 22 \mu\text{molquanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), net community productivity (*NCP*) was positive ($0.27 \pm 0.14 \text{ mgC gC}^{-1} \text{ h}^{-1}$) which indicated that photosynthesis did not compensate the community respiration (*CR*). During ebbing tide, *NCP* increased in absolute value with a maximum just before emersion ($-1.30 \pm 0.42 \text{ mgC gC}^{-1} \text{ h}^{-1}$) corresponding to maximum ambient light in water ($690 \pm 356 \mu\text{molquanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$). During emersion, ambient light was high (from 1684 ± 5 to $1706 \pm 2 \mu\text{molquanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) but carbon fluxes were less important in absolute value (from -0.24 ± 0.07 to $-0.45 \pm 0.19 \text{ mgC gC}^{-1} \text{ h}^{-1}$) than during immersion. *CR* was 2.5 \pm 1.6 fold higher during immersion ($1.21 \pm 0.36 \text{ mgC gC}^{-1} \text{ h}^{-1}$) than during emersion (from 0.48 ± 0.27 to $0.58 \pm 0.28 \text{ mgC gC}^{-1} \text{ h}^{-1}$) under similar temperature (17.8 in seawater and 17.0 °C in air). The highest *GCP* calculated from correcting *NCP* by *CR* was also about 3 times higher during immersion than during emersion (Table 2.1).

In *Zostera noltii* community (27th of July, Figure 2.3), *NCP* was always negative and varied from -1.02 ± 0.98 to $-5.13 \pm 1.4 \text{ mgC gC}^{-1} \text{ h}^{-1}$ and reached its maximum (in absolute value) just before emersion when the ambient light was the highest in water ($639 \pm 174 \mu\text{molquanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$). *NCP* was less important during emersion (from -1.11 ± 0.03 to $-1.5 \pm 0.21 \text{ mgC gC}^{-1} \text{ h}^{-1}$) whereas incident irradiance light was higher (from 1457 ± 6 to $1532 \pm 102 \mu\text{molquanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$). *CR* was extremely variable between chambers during immersion ($4.76 \pm 5.21 \text{ mgC gC}^{-1} \text{ h}^{-1}$) and was more than 9 times higher compared to emersion (from 0.50 ± 0.19 to $0.59 \pm 0.14 \text{ mgC gC}^{-1} \text{ h}^{-1}$) although the mean temperature varied only from 17.6 in seawater to 16.5 °C in air. The highest *GCP* was 5 times higher during immersion than emersion (Table 2.2).

Table 2.1 – Mean ($\pm SD$) primary producer biomass in the benthic chambers (PPB in $gC m^{-2}$), average light ($\mu mol quanta m^{-2} s^{-1}$) and temperature (T in $^{\circ}C$) during incubations, mean ($\pm SD$) of community respiration and maximal gross community productivity (CR and GCP in $mgC gC^{-1} h^{-1}$) measured over a tidal cycle in July 2009 (9 and 24th), October 2009 and February 2010 in the *Zostera marina* community.

..... IMMERSION						
Sampling date	PPB	<i>GCP</i>	Light	T	<i>CR</i>	T
July 09 (9 th)	99.70 \pm 25.48	4.63 \pm 0.52	529 \pm 127	15.5	1.39 \pm 1.49	16.7
July 09 (24 th)	163.08 \pm 46.68	2.51 \pm 0.78	390 \pm 356	17.7	1.21 \pm 0.36	17.8
October 09	69.91 \pm 26.17	4.40 \pm 1.85	502 \pm 327	15.3	1.07 \pm 0.27	15.1
February 10	12.74 \pm 2.77	7.60 \pm 1.67	133 \pm 13	8.3	0.62 \pm 0.77	8.6
..... EMERSION						
Sampling date	PPB	<i>GCP</i>	Light	T	<i>CR</i>	T
July 09 (9 th)	99.70 \pm 25.48					
July 09 (24 th)	163.08 \pm 46.68	0.98 \pm 0.44	1684 \pm 5	17.0	0.58 \pm 0.28	17.2
October 09	69.91 \pm 26.17					
February 10	12.74 \pm 2.77					

The *NCP* measured during immersion was related to incident light according to the [Webb et al. \(1974\)](#) model for the two communities:

$$NCP = -1.760[1 - \exp(-I/131.74)] + 0.832 \quad (R^2 = 0.878, n = 4, p = 0.059) \quad (2.1)$$

$$NCP = -6.548[1 - \exp(-I/187.63)] + 1.372 \quad (R^2 = 0.637, n = 5, p = 0.030) \quad (2.2)$$

where *NCP* was the net community productivity of *Z. marina* (2.1) and *Z. noltii* (2.2), respectively and *I* is the incident light intensity.

Table 2.2 – Mean ($\pm SD$) primary producer biomass in the benthic chambers (PPB in $gC\ m^{-2}$), average light ($\mu mol\ quanta\ m^{-2}\ s^{-1}$) and temperature (T in $^{\circ}C$) during incubations, mean ($\pm SD$) of community respiration and maximal gross community productivity (CR and GCP in $mgC\ gC^{-1}\ h^{-1}$) measured over a tidal cycle in April 2009, July 2009, November 2009 and February 2010 in the *Zostera marina* community.

..... IMMERSION						
Sampling date	PPB	GCP	Light	T	CR	T
April 09	19.42 \pm 8.80	10.43 \pm 3.50	275 \pm 79	12.9	5.77 \pm 1.88	14.9
July 09	30.24 \pm 16.53	9.89 \pm 5.45	639 \pm 174	17.9	4.76 \pm 5.21	17.6
November 09	28.49 \pm 7.91	4.08 \pm 1.14	131 \pm 74	12.6	0.65 \pm 0.15	13.1
February 10	5.84 \pm 1.98	7.64 \pm 3.00	305 \pm 100	7.4	2.50 \pm 1.12	8.8
..... EMERSION						
Sampling date	PPB	GCP	Light	T	CR	T
April 09	19.42 \pm 8.80	3.41 \pm 0.89	1215 \pm 220	17.8	0.81 \pm 0.16	18.7
July 09	30.24 \pm 16.53	2.04 \pm 0.29	1532 \pm 102	16.5	0.59 \pm 0.14	16.6
November 09	28.49 \pm 7.91	1.95 \pm 0.36	829	13.1	0.40 \pm 0.02	13.2
February 10	5.84 \pm 1.98	2.51 \pm 0.78	1017 \pm 128	7.5	0.59 \pm 0.43	7.9

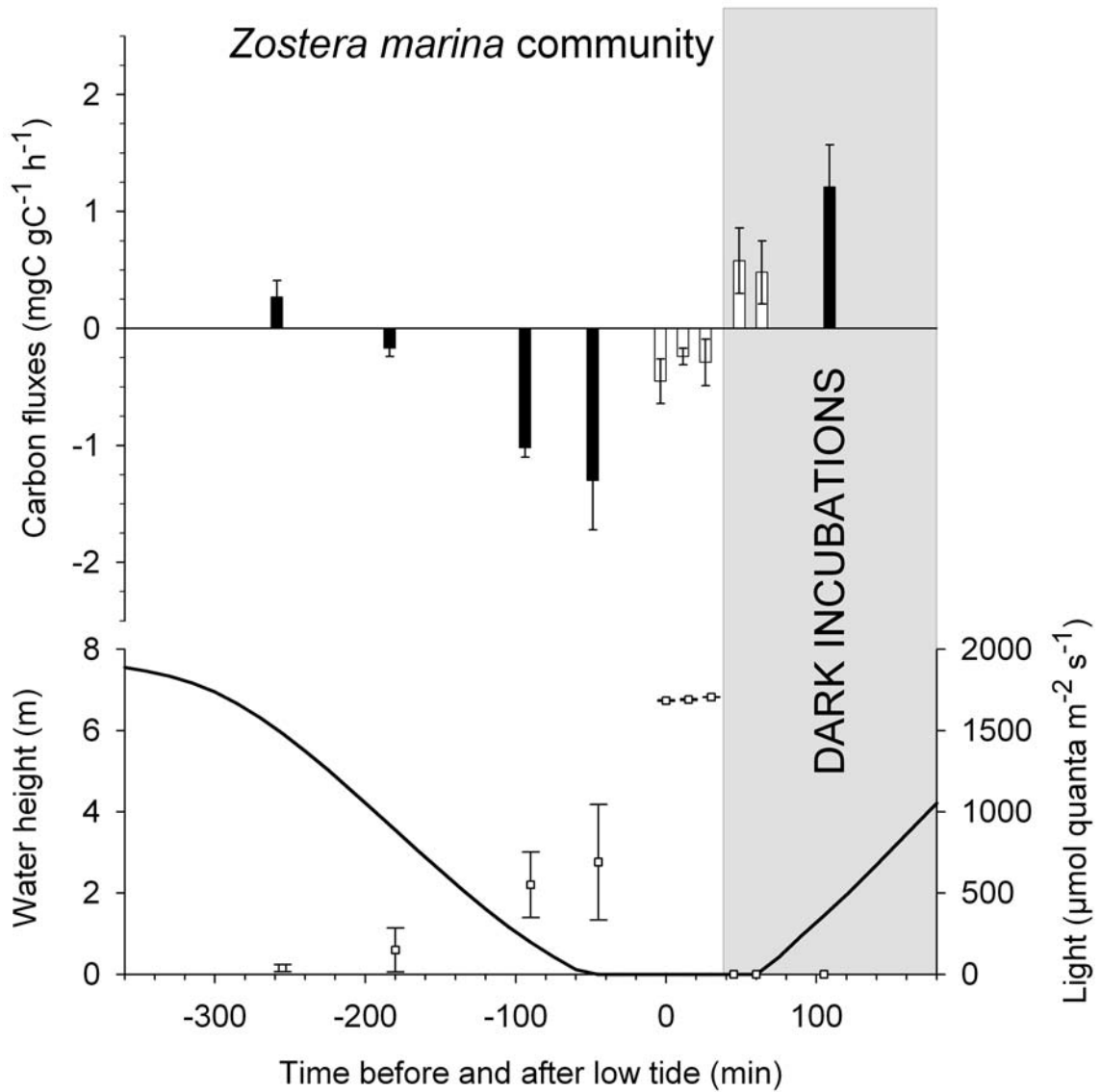


FIGURE 2.2 – Mean ambient light ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), water height (solid line in m) and carbon fluxes ($\text{mgC gC}^{-1} \text{h}^{-1}$) during immersion (black bars) and emersion (white bars) in *Zostera marina* community over a tidal cycle on the 24th of July 2009. Vertical lines correspond to standard deviation and grey rectangular area corresponds to dark incubations.

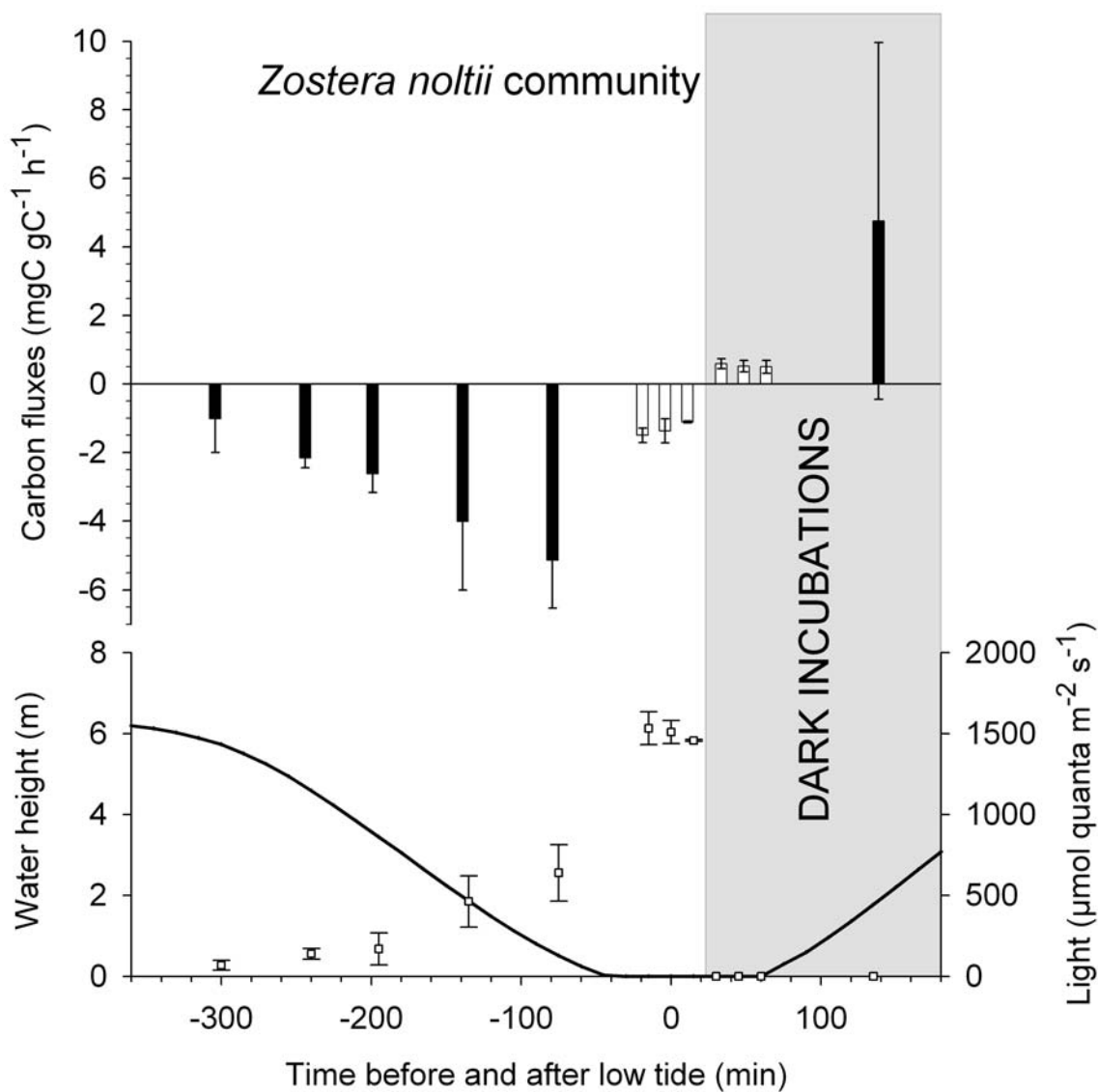


FIGURE 2.3 – Mean ambient light ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), water height (solid line in m) and carbon fluxes ($\text{mgC gC}^{-1} \text{h}^{-1}$) during immersion (black bars) and emersion (white bars) in *Zostera noltii* community over a tidal cycle in July 2009. Vertical lines correspond to standard deviation and grey rectangular area corresponds to dark incubations.

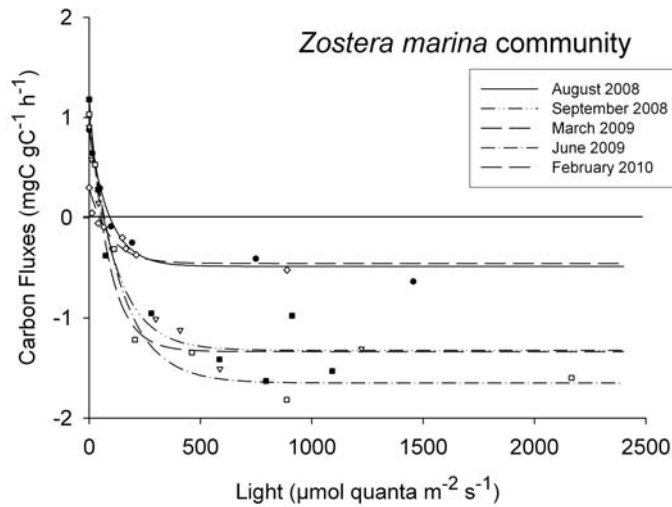


FIGURE 2.4 – Carbon fluxes ($mgC\ gC^{-1}\ h^{-1}$) and irradiance ($\mu mol\ quanta\ m^{-2}\ s^{-1}$) relationships under emersed conditions according to Webb’s model (Webb *et al.*, 1974) in *Zostera marina* community in February 2010, March 2009, April 2008, June 2009 and September 2008.

Carbon fluxes over the year

In *Zostera marina* community, the *GCP* during immersion was the lowest in July and the highest in February (Table 2.1), while *CR*, primary producer biomass, ambient light and temperature were the lowest in February and the highest in July. As observed in July, *NCP*, *GCP* and *CR* measured in *Zostera noltii* community were higher during immersion than during emersion over the course of the year (Table 2.2). *GCP* reached always its maximum during immersion, just before low tide. The *GCP* was the lowest in November when incident light was low and high in April and July when incident light was high. *CR* also reached its minimum in November and its maximum in April. *GCP* and *CR* ratios between immersion and emersion were maximum in July when the ambient light, biomass and temperature were at their highest (Table 2.2).

Photosynthetic parameters calculated on additional carbon flux measurements under artificial decreasing light under emersion for both communities also varied over the course of the year (Figure 2.4 and 2.5). Maximal gross community productivity (*GCP_m*) of *Z. marina* community reached its maximum at the highest temperature (June 2009) and its minimum in February 2010 at the lowest temperature (Table 2.3). In *Z. noltii* community,

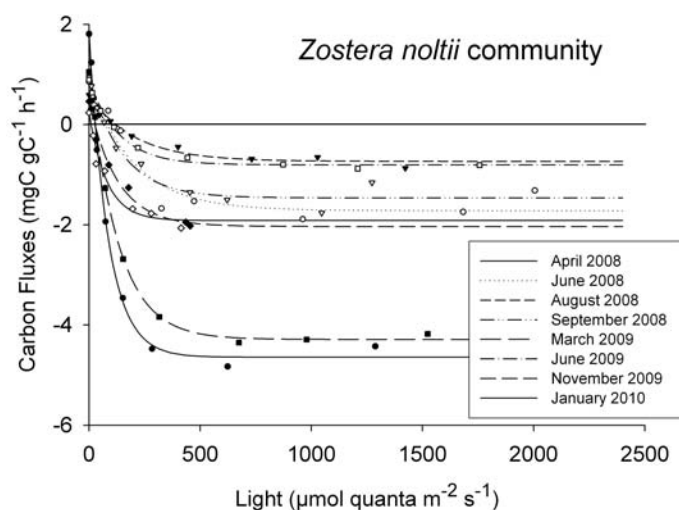


FIGURE 2.5 – Carbon fluxes ($mgC\ gC^{-1}\ h^{-1}$) and irradiance ($\mu mol\ quanta\ m^{-2}\ s^{-1}$) relationships under emersed conditions according to Webb’s model (Webb *et al.*, 1974) in *Zostera noltii* community in January 2010, March 2009, April 2008, June 2008, June 2009, August 2009, September 2008 and November 2009.

GCP_m was the lowest in August 2008 when the biomass was at its highest and the highest in April 2008 (Table 2.4). Saturation onset parameter (I_k) was higher in summer (in June 2009 for *Z. marina* and in August 2008 for *Z. noltii* community) and lower in March 2009 and in February 2010 for *Z. marina* and *Z. noltii* communities, respectively.

Table 2.3 – Average temperature during incubations (T in °C), primary producer biomass in the benthic chamber (PPB in $gC\ m^{-2}$), community respiration and maximal gross community productivity (CR and GCP in $mgC\ gC^{-1}\ h^{-1}$), saturation onset parameter (I_k in $\mu mol\ quanta\ m^{-2}\ s^{-1}$), R^2 and p value estimated from the Webb’s model (Webb *et al.*, 1974) in the *Zostera marina* community under emersed conditions in February 2010, March 2009, April, 2008, June 2009 and September 2008.

Sampling date	n	T	PPB	CR	GCP_m	I_k	R^2	p value
February 10	7	7.7	56.34	0.30	0.76	91.79	0.915	0.002
March 09	7	16.1	14.60	1.18	2.52	86.88	0.876	< 0.001
April 08	6	7.9	18.17	0.88	1.36	90.74	0.966	< 0.001
June 09	6	16.4	15.30	1.03	2.68	140.81	0.968	< 0.001
September 08	7	15.8	63.51	0.91	2.23	124.37	0.972	< 0.001

Table 2.4 – Average temperature during incubations (T in °C), primary producer biomass in the benthic chamber (PPB in $gC\ m^{-2}$), community respiration and maximal gross community productivity (CR and GCP in $mgC\ gC^{-1}\ h^{-1}$), saturation onset parameter (Ik in $\mu mol\ quanta\ m^{-2}\ s^{-1}$), R^2 and p value estimated from the Webb’s model (Webb *et al.*, 1974) in the *Zostera noltii* community under emerged conditions in January 2010, March 2009, April 2008, June 2008, June 2009, August 2008, September 2008 and November 2009.

Sampling date	n	T	PPB	CR	GCPm	Ik	R^2	p value
January 10	6	3.4	17.34	0.24	2.16	79.95	0.945	< 0.001
March 09	7	9.9	8.85	1.05	5.34	129.32	0.998	< 0.001
April 08	8	8.3	12.32	1.81	6.45	86.47	0.996	< 0.001
June 08	9	14.4	24.41	0.86	2.58	201.89	0.922	< 0.001
June 09	8	15.9	47.55	0.89	1.70	132.57	0.986	< 0.001
August 08	8	19.6	87.11	0.59	1.33	204.45	0.973	< 0.001
September 08	9	16.1	52.15	0.95	2.41	148.82	0.962	< 0.001
November 09	6	14.6	18.92	0.46	2.50	128.29	0.983	< 0.001

Discussion

Community respiration (CR) and gross community productivity (GCP) rates measured during immersion over the course of the year (Table 2.1 and Table 2.2) were in the range previously mentioned in the literature, for *Zostera marina* (Murray and Wetzel, 1987; Barranguet and Alliot, 1995; Martin *et al.*, 2005) and *Zostera noltii* communities (Vermaat and Verhagen, 1996; Viaroli *et al.*, 1996; Plus *et al.*, 2001). During emersion, CR and GCP rates were low but consistent with studies conducted on the same communities during the year 2008 when CR varied from 0.8 to 1.6 $mgC\ gC^{-1}\ h^{-1}$ and GCP from 2.1 to 4.4 $mgC\ gC^{-1}\ h^{-1}$ in the *Z. marina* community (Ouisse *et al.* unpublished) and CR varied from 0.2 to 1.5 $mgC\ gC^{-1}\ h^{-1}$ and GCP from 1.6 to 7.8 $mgC\ gC^{-1}\ h^{-1}$ in the *Z. noltii* community (Ouisse *et al.*, 2010).

The saturation onset parameter (I_k) values calculated for both communities during immersion in July (equation (2.1) and (2.2)) were close to values estimated during emersion at the same period (Table 2.3 and Table 2.4). In the *Zostera marina* community, the underwater I_k value was consistent with the previous study conducted by Martin *et al.* (2005). In the *Zostera noltii* community, the underwater I_k value was much lower than the ones obtained by the measures at plant scale (Vermaat and Verhagen, 1996). The complex association of primary producers (*Z. noltii*, epiphytes and benthic microalgae and macroalgae) could allow a better utilization of low incident light.

CR was greatly higher during immersion than during emersion for both communities. This is in accordance with previous studies of temperate mudflats (Gribsholt and Kristensen, 2003; Cook *et al.*, 2004; Migné *et al.*, 2009) and might be explained by the enhanced bacteria and infauna activity during immersion. del Giorgio and Williams (2005) ascribed soft sediment respiration mainly to heterotrophic organisms, in particular meiofauna and bacteria. In seagrass beds, bacterial metabolism in sediment and on seagrass leaves (Wittmann *et al.*, 1981) is particularly enhanced due to high organic matter inputs from plants (Holmer and Nielsen, 1997).

GCP rate was much higher at the end of immersion than during emersion for both communities, while light intensity was always lower during immersion (Figure 2.2 and 2.3). Pérez-Llorens and Niell (1993) also measured in closed IRGA systems

higher productivity of *Z. noltii* leaves during immersion than during emersion, at a given irradiance. Measurements of photosynthesis versus irradiance during emersion on both communities highlighted no *GCP* decrease under high irradiance, thus no photoinhibition. This is in accordance with previous studies on *Z. marina* (Mazzella and Alberte, 1986) and *Z. noltii* leaves (Jiménez *et al.*, 1987) and therefore the low *GCP* observed during emersion can not be ascribed to photoinhibition. During emersion, the leaves are flattened and only one side of leaves can receive the incident light. In addition, the superimposition of leaves of the same shoot limits the exposition to incident light solely to external leaves. Finally, in the case of *Z. marina*, leaves cover the rest of the community and can decrease the incident light available for the other primary producers. Thus, the shading might have reduced *GCP* for both communities.

Carbon fluxes decreased immediately at the beginning of emersion and did not vary over the air exposure period. Although the limitation of metabolism by desiccation has been described at plant (Björk *et al.*, 1999) or leaf scale (Shafer *et al.*, 2007), the present study did not highlight any desiccation effect at community scale. A superficial cover of *Zostera* spp. maintained the rest of the community moist and limited the evaporation from the sediment into the air.

Nutrient uptake is an important parameter in photosynthesis. Even if seagrasses could regulate the relative uptake of leaves and roots in the nutrient acquisition process according to environmental constraints (Romero *et al.*, 2006), data from field (Dennison *et al.*, 1987), mesocosm studies (Short, 1987) and laboratory experiments (Pregnall *et al.*, 1987) suggested that *Z. marina* could be nutrient-limited during immersion. During emersion, nutrients can be taken up only by roots in pore water. If roots can not compensate for the lack of nutrients not uptaken by leaves, then *Zostera* spp. communities may be affected by nutrient limitation.

During tidal cycle, *Zostera* spp. communities are also subjected to drastic HCO_3^- and CO_2 concentration changes. Due to high constant concentration in seawater, HCO_3^- is used directly or indirectly as a major source of inorganic carbon by *Zostera* spp. (Hellblom *et al.*, 2001) while CO_2 contributed only marginally to photosynthesis during immersion (Sand-Jensen and Gordon, 1984; Beer and Rehnberg, 1997). During emersion,

the majority of carbon has to be supplied by atmospheric CO_2 that passes the thin water film remaining on the leaves (Leuschner and Rees, 1993). Considering the high affinity for plant to CO_2 and the high availability of CO_2 in the air, the plant might be not limited during emersion by inorganic carbon needs.

During immersion, NCP was dependant on incident light over tidal cycle for both communities (Figure 2.2 and 2.3, equation (2.1) and (2.2)). At annual scale, maximal underwater GCP rates for *Z. marina* community varied inversely with primary producer biomass (Table 1). During summer, shading created by the superimposition of leaves in the small benthic chamber reduced artificially the light available for leaves and as a consequence decreased the GCP . GCP rates of *Z. noltii* community were the highest in April both during immersion and emersion whereas the light was lower in spring than in summer (Table 2 and 4). In winter and early spring, leaves did not grow much which allow a high level of epiphyte colonization. In spring, epiphyte biomass was still high and the *Z. noltii* leaves started to grow. This could enhance the GCP at the community scale as previously supposed during emersion on the same community (Ouisse *et al.*, 2010). Even if *Z. noltii* and *Z. marina* community distribution patterns are clear on intertidal zone, no clear difference on the metabolism responses to tidal cycle have been highlighted in the present study between these communities.

In summary, the lower GCP during emersion than during immersion could be explained by a possible nutrient limitation and an important self-shading of the community by seagrass leaves for both communities. The leaf superimposition preserved the community against desiccation but decreased available light. Indeed, no photoinhibition has been highlighted during emersion on both communities. In addition, saturation onset parameter (I_k) stayed constant over the tidal cycles. This study highlighted the interest of studying carbon fluxes at community scale in order to take into account the complex interactions between species which sometimes contradict results obtained at the plant scale. In addition, tidal and seasonal variations need to be taken into account in order to estimate the role of *Zostera* spp. communities in the carbon cycle of the coastal zone.

Acknowledgements

This study forms part of the Ph.D thesis of V. Ouisse and was financially supported by the "Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche". The authors would like to thank the "Service Mer et Observation", A. Bonnefoy and S. Martin for their participation in field experiment and L. Noël for improving English redaction.

Variations saisonnières du métabolisme benthique à l'émersion et de la biomasse des producteurs primaires

3.1 Contexte général et résumé

Les variations saisonnières de la production primaire des phanérogames marines ont fait l'objet de nombreuses études souvent basées sur la mesure de la biomasse plusieurs fois dans l'année (Auby and Labourg, 1996; Jacobs, 1979, par exemple). Il s'agit en fait d'une production nette correspondant au bilan entre la matière synthétisée et la matière consommée ou exportée et variant au cours de l'année avec un maximum en fin d'été et un minimum en hiver (Auby and Labourg, 1996; Jacobs, 1979; Vermaat and Verhagen, 1996; van Lent *et al.*, 1991). Cependant, toutes ces études n'ont permis de mettre en évidence que les variations de biomasse du producteur primaire majoritaire de l'herbier. Les épiphytes, les microalgues benthiques ainsi que les macroalgues éphémères ou pérennes peuvent représenter une part importante de la biomasse totale (McRoy and McMillan, 1977) et donc contribuer à la production primaire et à la respiration de la communauté (Hasegawa *et al.*, 2008).

Plusieurs études ont mis en évidence que la production primaire et la respiration à l'immersion des communautés de *Zostera marina* (Martin *et al.*, 2005) ou *Zostera noltii* (Plus *et al.*, 2001) pouvaient être importantes et varier au cours des saisons. En revanche, au cours de l'émersion, seuls Silva *et al.* (2005, 2008) ont mesuré ponctuellement les flux de carbone au niveaux d'herbiers intertidaux à *Zostera noltii*, ne prenant pas en compte la variation saisonnière du métabolisme de la communauté. Même si au vu des résultats obtenus au cours de cycle de marée, la production primaire et la respiration sont plus faibles au cours de l'émersion, cette période peut représenter une part importante

de la journée allant de quelques heures (inférieure à 2 heures) pour *Zostera marina* à plus de 5 heures pour *Zostera noltii* lors des grandes marées dans la région de Roscoff. De plus l'émergence peut intervenir à des heures où la lumière et la température sont maximales, pouvant ainsi influencer fortement le métabolisme benthique à l'échelle de la communauté.

Dans ce contexte, l'objectif de ce chapitre est d'étudier les variations saisonnières de la biomasse des producteurs primaires, de la respiration et de la production primaire des communautés benthiques à l'émergence d'herbiers à Zostère.

Les flux de carbone (CO_2) ont été mesurés mensuellement sur deux herbiers intertidaux (*Zostera marina* et *Zostera noltii*) à l'aide de chambres benthiques entre janvier 2008 et janvier 2009.

La respiration des deux communautés d'herbiers étudiées (autotrophes et hétérotrophes réunis) est maximale en début d'été et minimale en hiver. Cette augmentation saisonnière de la respiration à l'échelle de la communauté est commune en milieux intertidaux aussi bien sédimentaires (Hubas *et al.*, 2006) que rocheux (Golléty *et al.*, 2008) et est attribuée en partie à l'augmentation de température en été qui stimulerait l'activité des organismes aussi bien autotrophes qu'hétérotrophes (del Giorgio and Williams, 2005). De plus, la croissance des feuilles de *Zostera noltii* en été augmenterait la surface disponible pour les bactéries et autres hétérotrophes au sein de la communauté ce qui induirait également une augmentation de la respiration à l'échelle de la communauté.

La production primaire varie différemment pour les herbiers à *Zostera marina* et *Zostera noltii*. La production brute de la communauté à *Zostera marina* est maximale en début d'été, près de 2 fois supérieure à la valeur moyenne annuelle. Cela peut être attribué à l'augmentation brutale de la biomasse d'algues éphémères, en particulier *Enteromorpha* spp. à cette période. Ces algues peuvent être effectivement très productives en début d'été (Hubas and Davoult, 2006), période durant laquelle elles rencontrent des conditions très favorables à leur développement (lumière et sels nutritifs disponibles). En revanche, la production primaire nette au sein de la communauté à *Zostera noltii* varie peu au cours de l'année alors que la biomasse des épiphytes et de *Zostera noltii* varie fortement. En

hiver, la biomasse des feuilles de *Zostera noltii* est faible et la biomasse d'épiphytes est maximale, c'est l'inverse au printemps et en début d'été. Cette dynamique asynchrone des deux producteurs primaires principaux pourrait permettre de maintenir la production benthique constante tout au long de l'année, ceci en admettant une forte productivité des épiphytes autotrophes (Charpy-Roubaud and Sournia, 1990). Le microphytobenthos, troisième producteur primaire potentiel de l'herbier à *Zostera noltii*, semblerait quant à lui jouer un rôle moins important dans la production primaire de la communauté. La biomasse chlorophyllienne mesurée dans le sédiment est élevée mais serait due principalement aux détritiques contenus dans le sédiment. Enfin, la productivité montre deux maxima, un principal au printemps et un secondaire en automne. Le premier correspond au début de la croissance des feuilles de *Zostera noltii* et le deuxième au début du développement des épiphytes sur les feuilles de *Zostera noltii*.

Le suivi saisonnier du métabolisme à l'émersion de la communauté à *Zostera noltii* a fait l'objet d'une publication dans la revue *Hydrobiologia* (présentée ci-après). Le suivi de la communauté à *Zostera marina* n'a quant à lui pas été publié. Il est présenté à la suite à titre de comparaison.

3.2 Article 3: Seasonal variations of community production, respiration and biomass of different primary producers in an intertidal *Zostera noltii* bed (Western English Channel, France)

Vincent OUISSE, Aline MIGNÉ and Dominique DAVOULT

Hydrobiologia **649**(1): 3-11 (2010)

Abstract

Gross primary production (*GCP*) and respiration (*CR*) in an intertidal *Zostera noltii* (Hornemann, 1832) community were estimated each month from in situ CO_2 flux measurements during the emersion period in the Bay of Morlaix (France). Simultaneously, the Chlorophyll *a* biomass of *Z. noltii* leaves, associated epiphytes and sediment within the benthic chambers were also monitored. The significant positive exponential relationship established between *CR* and the maximum daily temperature emphasized that temperature was a good predictor of seasonal variation in the community *CR* in *Z. noltii* bed. In contrast, the amplitude of the fitted curve on *GCP* was low and represented < 25% of the annual mean value ($90.9 \pm 15.2 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$). The Chlorophyll *a* biomass of sediment was high ($133.70 \pm 22.96 \text{ mgC m}^{-2}$) but it was likely constituted by detritus which did not contribute much to the community *GCP*. The Chlorophyll *a* biomass of associated epiphytes was higher in winter and varied over the year inversely with *Z. noltii*. Therefore, the asynchronous dynamic of primary producers could support a constant rate of production at community scale over the year.

Introduction

Seagrass beds are among the most productive and complex marine ecosystems (Duarte and Cebrian, 1996) but seagrasses are only one component of a highly diverse ecosystem that also includes significant biomass contributions from other primary producers, like benthic micro- and macroalgae, epiphytic algae, and phytoplankton (McRoy and McMillan, 1977). Thus Asmus and Asmus (2000) and Baird *et al.* (2007) divided biomass and production into three primary producer components (phytoplankton, microphytobenthos and seagrass) to calculate the trophic transfer in the whole intertidal community from *Zostera noltii* (Hornemann, 1832) in Sylt in Rømø Bight. Nevertheless, most studies on *Zostera* beds, *Zostera marina* (Linné, 1753) and *Z. noltii*, have focused on the variations of above-ground and below-ground biomass over the year (Jacobs, 1979; Vermaat *et al.*, 1987; van Lent *et al.*, 1991; Pérez-Llorens and Niell, 1993; Vermaat and Verhagen, 1996; Pergent-Martini *et al.*, 2005). These investigations did not take into account any of the other primary producers, thus not allowing the estimation of global community production. Mazzella and Alberte (1986) showed in the laboratory that epiphyte photosynthesis was twice the primary production of *Z. marina* leaves, demonstrating the interest of studying seagrass beds at community scale. Hasegawa *et al.* (2008) also demonstrated the importance of epiphytes in gross primary production (GCP) by measuring epiphytes and leaf production separately. In addition, high levels of GCP were measured in situ on the whole community of submerged seagrass beds, on *Z. marina* (Martin *et al.*, 2005) or *Z. noltii* (Plus *et al.*, 2001), and observed variations were explained with environmental data. However, their results cannot be generalized to intertidal seagrass beds which are subjected to regular emersion.

Zostera noltii is widespread along the coasts of Western Europe and forms dense stands in estuaries or shallow bays (Vermaat *et al.*, 1987). *Z. noltii* can be highly covered by epiphytes in winter (Auby, 1991) and exhibits a high leaf turn-over (about 4 months, Vermaat *et al.*, 1987). *Z. noltii* plants are perennial but lose their leaves at the end of autumn and resist winter conditions by means of rhizomes remaining in the substrate. It is a small intertidal plant submitted to long periods of emersion, particularly during spring tides. During emersion, *Z. noltii* community metabolism could be favoured by a high

level of light and temperature which are of primary importance in determining seasonal patterns of primary production in sediments (Blanchard *et al.*, 1996). However, intertidal seagrass metabolism has been less studied to date.

Leuschner *et al.* (1998) measured elevated photosynthetic rates in emersed leaves of *Z. noltii*, supported by high irradiance and readily available carbon source due to the rapid diffusion of CO_2 in air. Silva *et al.* (2005) suggested that *Z. noltii* community *GCP* was higher during the emersion period than during the immersion period. All these studies highlighted the high community production and emphasized the importance to investigate seagrass beds during emersion. However, neither the seasonal variability nor the link between community production and the biomass variation of primary producers were considered.

The aims of this study were: (1) to survey the seasonal pattern of gross primary production (*GCP*) and respiration (*CR*) during emersion in a *Z. noltii* community with in situ CO_2 flux measurements, and (2) to identify relationships between community components (*Z. noltii*, associated epiphytes and benthic microalgae in sediment) and *GCP*.

Materials and methods

Study site

This study was carried out on an intertidal *Z. noltii* bed, on the western side of the Bay of Morlaix, France (48°N41.735,3°W57.653) where the tidal amplitude is about 9 m. The seagrass bed (covering around 700 m²) is located below the mean low water neap tide level (3.30 m above chart datum). During spring tide, *Z. noltii* can be exposed to the air for several hours around mid-day. The sampling site was selected in the upper zone of the seagrass bed and was studied monthly from January 2008 to January 2009.

Abiotic measurements

Temperature and incident photosynthetically available radiation (*PAR* in $\mu\text{molquanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) were measured hourly next to the study site with Vaisala HMP45C for temperature and Skye SKP215 for ambient light. Sediment grain size from the seagrass bed was analysed in May and November 2008. Three samples of sediment

were collected down to 5-cm depth, rinsed with tap water and dried at 80°C for 48h. Grain size was assessed by standard sieve fractionation (Holme and McIntyre, 1984).

Benthic metabolism

Community CO_2 fluxes at the air-sediment interface were measured monthly (from January 2008 to January 2009) using *in situ* circular chambers working with closed air circuits for CO_2 analysis (see Migné *et al.*, 2002, for the method). On each occasion, three replicate sediment areas of $0.071\ m^2$ were enclosed down to 10-cm depth. The three benthic chambers were positioned about 10 m apart to take into account the small spatial scale variability. Changes in air CO_2 concentration (ppm) were measured simultaneously in the three chambers with CO_2 infrared gas analysers (LiCor Li-800). Measurements were performed at ambient light and in darkness in order to estimate the net benthic community production (NCP, both photosynthesis and respiration) and the benthic community respiration (CR), respectively. Community GCP was then calculated as $GCP = NCP + CR$. Gas exchange was monitored for 10-30 min to ensure linearity of the measurement. Data were recorded with data loggers (LiCor Li-1400) with a 15 s logging frequency. CO_2 fluxes were then calculated from recorded data using the slope of CO_2 concentration ($\mu mol\ mol^{-1}$) against time (min). Results were expressed in carbon units for the bulk benthic community ($mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$) assuming a molar volume of $22.4\ l\ mol^{-1}$ at standard temperature and pressure. During the sampling, incident photosynthetically available radiation was monitored with a LiCor SA-190 quantum sensor positioned close to the benthic chambers to ensure that irradiance was saturating (above $400\ \mu mol\ quanta\ m^{-2}\ s^{-1}$) throughout the experiment. In spring and summer, GCP was also measured simultaneously on *Z. noltii* community and on bare sediment in the vicinity of the seagrass bed (separated by 1 m) in order to estimate the microphytobenthic production in sediment.

Chlorophyll a content

After CO_2 flux measurements, all leaves, associated epiphytes and three sediment cores (16-mm inner diameter, 10-mm depth) for benthic microalgae were collected inside each benthic chamber to determine the Chlorophyll *a* content. Epiphytes were isolated in filtered seawater by carefully scraping the leaves of three subsamples (between 5 and

15 cm² according to season) selected within each area covered by incubation chamber and collected on Whatman GF/F glass fibre filters. The scraped leaves were then measured to estimate their total surface in each subsample (mm²). Chlorophyll *a* was extracted separately from sediment, leaves and epiphytes in 90% acetone, stored at 4°C for 6 h and centrifuged (4,000 rpm, 15 min). Chlorophyll *a* content (μgChla) was determined by spectrophotometry (see Jeffrey and Humphrey, 1975, for the method) and expressed per unit leaf area for both epiphytes and leaves (mgChla mm^{-2}) and per unit sediment area (mgChla m^{-2}).

Leaf and epiphyte biomass

An extra subsample of leaves was collected monthly within each chamber. Their associated epiphytes were scraped off and collected on Whatman GF/F glass fibre filters. Leaves and associated epiphytes were dried separately at 60°C to a constant weight, combusted for 6h (520°C) and weighed again ; the difference in weights is the ash-free dry weight (AFDW). An average ratio of epiphyte to total leaves-plus-epiphytes biomass was determined. This ratio was then applied to the total biomass measured for each benthic chamber to obtain separate estimates for leaf and epiphyte biomasses expressed in g_{AFDW} per substratum area ($g_{AFDW} m^{-2}$).

Allometric relationships

Four times a year (January, May, August and November), leaves from 60 extra shoots selected next to the chambers were measured (length and width to the nearest mm) to estimate leaf surface (mm²). AFDW was determined for leaves with associated epiphytes. Four allometric relationships, one for each sampling date, were then established between the leaf surface and the AFDW total biomass of leaves-plus-epiphytes ($g_{AFDW} mm^{-2}$). The allometric relationship between surface and weight allowed estimation of the Chlorophyll *a* biomass of leaves and epiphytes using their concentration per leaf area previously measured ($\text{mgChla } g_{AFDW}^{-1}$). Finally, from leaf and epiphyte biomass estimations, leaf and epiphyte Chlorophyll *a* were expressed in mgChla per substratum area (mgChla m^{-2}). An allometric relationship was also applied to the total biomass measured for each benthic chamber to obtain the total leaf surface per square meter corresponding to the leaf area index (LAI, $m^2 m^{-2}$).

Statistical analyses

Seasonal patterns of temperature, *PAR*, *CR*, *GCP* and Chlorophyll *a* biomass of the primary producers were identified by fitting a sinusoidal curve on the data. The fit was tested using the F test. In addition, the relationship between respiration rates and temperature was investigated using an exponential model. All analyses were conducted using the SPSS Systat 11© software.

Results

Abiotic measurements

Maximum temperature of each day (*T*, °C) and maximum ambient light varied each month (*PAR*, $\mu\text{molquanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and they significantly fitted a sinusoidal curve reflecting seasonal variations:

$$T = 13.65 - 4.28 \sin\left(\frac{2\pi}{365}\right) d + 4.23 \quad (n = 365, R^2 = 0.978, p < 0.001) \quad (3.1)$$

$$PAR = 1357.35 - 637.68 \sin\left(\frac{2\pi}{365}\right) d + 1.34 \quad (n = 12, R^2 = 0.993, p < 0.001) \quad (3.2)$$

where *d* is the day number. Highest temperature and ambient light values were reached in summer on day 210 (28 July 2008) and 170 (18 June 2008) respectively, while lowest temperature and ambient light values were observed in winter on day 28 (28 January 2008) and 353 (18 December 2008).

The median grain size varied from $252 \pm 10 \mu\text{m}$ in May to $268 \pm 67 \mu\text{m}$ in November, the fine grain part ($< 63 \mu\text{m}$) was negligible in May and represented $< 2.1\%$ in November.

Benthic metabolism

Respiration (*CR*) of the *Z. noltii* bed ranged from $3.2 \pm 1.5 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ in January 2009 to $49.1 \pm 8.5 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ in September 2008 (Figure 3.1). Respiration rates showed a seasonal pattern significantly fitted by a sinusoidal curve. Highest and lowest values were obtained in the middle of July (day 198) and January (day 16) respectively. There was a significant positive exponential relationship between the respiration rate and

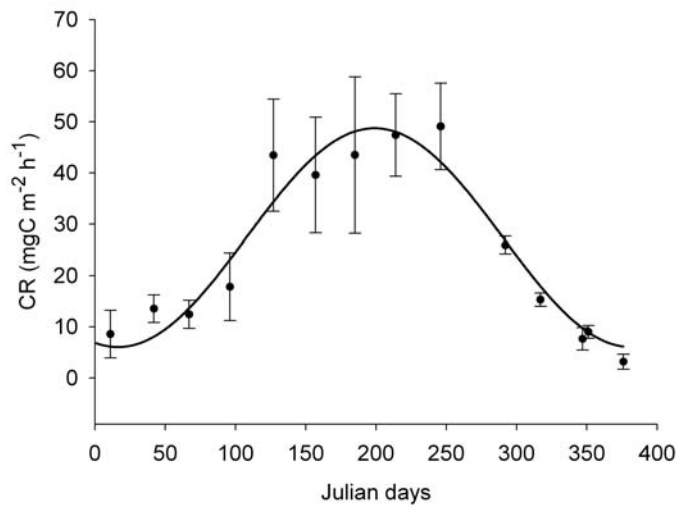


FIGURE 3.1 – Annual variation of mean ($\pm SD$) respiration of the *Zostera noltii* community (CR in $mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$) in benthic chambers from January 2008 to January 2009. Sinusoidal curve was fitted on respiration data: $CR = 27.41 - 21.34 \sin(2\pi/365)d + 4.43$ ($n = 14$, $R^2 = 0.979$, $p < 0.001$), where d is the day number.

the highest temperature of the day of measurement ($n = 14$, $R^2 = 0.947$, $p < 0.001$). An important spatial variability of GCP was observed all year long (Figure 3.2); rates ranged from $22.4 \pm 19.8\ mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$ in January 2009 to $120.4 \pm 8.8\ mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$ in September 2008 and the annual GCP mean value was $90.9 \pm 15.2\ mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$. The seasonal pattern of GCP rates was significantly fitted by a sinusoidal curve. However, the curve amplitude was low and represented $< 25\%$ of the annual mean value. Highest and lowest values were obtained in the middle of July (day 201) and January (day 19) respectively.

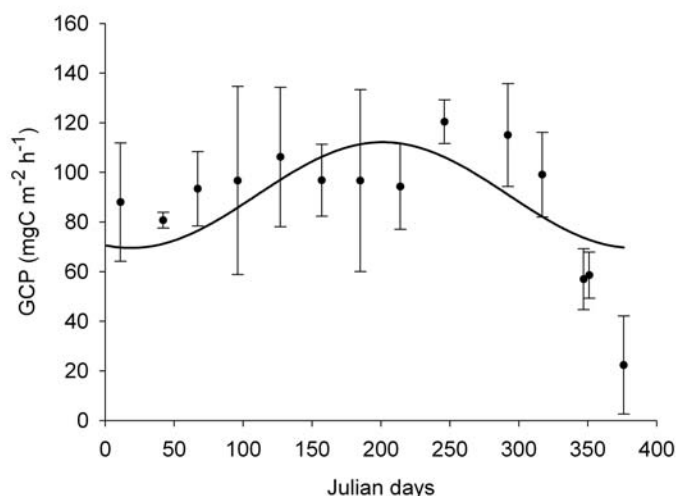


FIGURE 3.2 – Annual variation of mean ($\pm SD$) gross primary production of the *Zostera noltii* community (GCP in $mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$) in benthic chambers from January 2008 to January 2009. Sinusoidal curve was fitted on gross primary production data: $GCP = 90.88 - 21.32 \sin(2\pi/365)d + 1.25$ ($n = 14, R^2 = 0.954, p < 0.001$), where d is the day number.

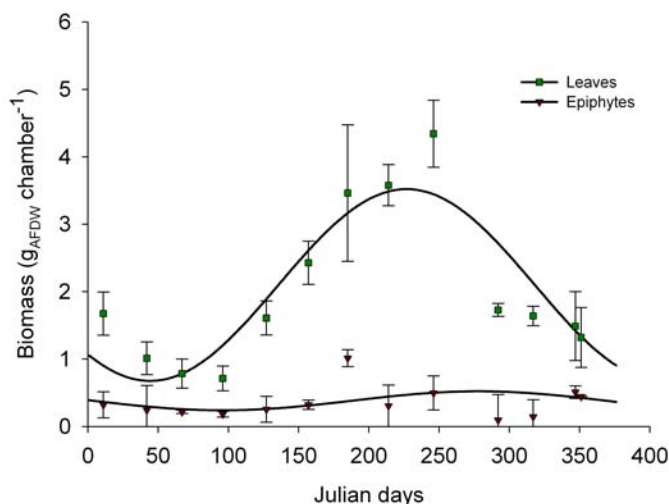


FIGURE 3.3 – Variation of mean ($\pm SD$) biomass of leaves and epiphytes in a benthic chamber (W_L and W_E , respectively, in $g_{AFDW}\ chamber^{-1}$) in benthic chambers from January 2008 to January 2009. Sinusoidal curves were fitted on leaves biomass data $W_L = 2.10 - 1.42 \sin(2\pi/365)d + 0.81$ ($n = 13, R^2 = 0.952, p < 0.001$) and epiphytes biomass data $W_E = 0.38 - 0.14 \sin(2\pi/365)d + 0.78$ ($n = 13, R^2 = 0.939, p < 0.001$) where d is the day number.

Finally, the *GCP* rate was lower on bare sediment in the vicinity of the seagrass bed ($6.2 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ in spring and $32.2 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ in summer) than in the *Z. noltii* community ($96.7 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ in spring and $120.4 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ in summer).

Primary producer biomass

Zostera noltii leaf (W_L) and associated epiphytes (W_E) biomass (in $g_{AFDW} \text{ m}^{-2}$) sampled in the benthic chamber showed seasonal patterns significantly fitted by a sinusoidal curve (Figure 3.3). The leaf biomass always remained higher than epiphytic algae biomass. Highest and lowest leaf biomass values were obtained in the middle of August (day 227) and middle of February (day 44), respectively. The highest and lowest epiphytic biomass values were obtained in autumn (day 278) and in spring (day 96), respectively, according to the surface available of its host.

All primary producers sampled in the benthic chamber (benthic microalgae from sediment, leaves and their associated epiphytes) showed seasonal patterns in Chlorophyll *a* biomass significantly fitted by a sinusoidal curve (Figure 3.4). The sediment Chlorophyll *a* biomass remained globally high and reached its maximum in summer (day 205, Figure 3.4a) and its minimum in winter (day 23). The amplitude represented only 20% of the annual mean value ($133.70 \pm 22.96 \text{ mgChla m}^{-2}$). The leaf Chlorophyll *a* biomass showed a clear seasonal trend (Figure 3.4b). The highest value was obtained in early autumn (day 272) and the lowest in early spring (day 93). The LAI ranged from $0.20 \pm 0.05 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ in April 2008 to $1.55 \pm 0.20 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ in September 2008. Finally, the epiphyte Chlorophyll *a* biomass variation was opposite to the seasonal biomass variation of its host, *Z. noltii* (Figure 3.4c). The highest value was obtained in winter (day 23) and the lowest in summer (day 205). A high spatial heterogeneity was observed over the year. Epiphytes were dominated by several diatoms like *Licomorpha* spp. and *Navicula* spp. and small red macroalgae in early spring.

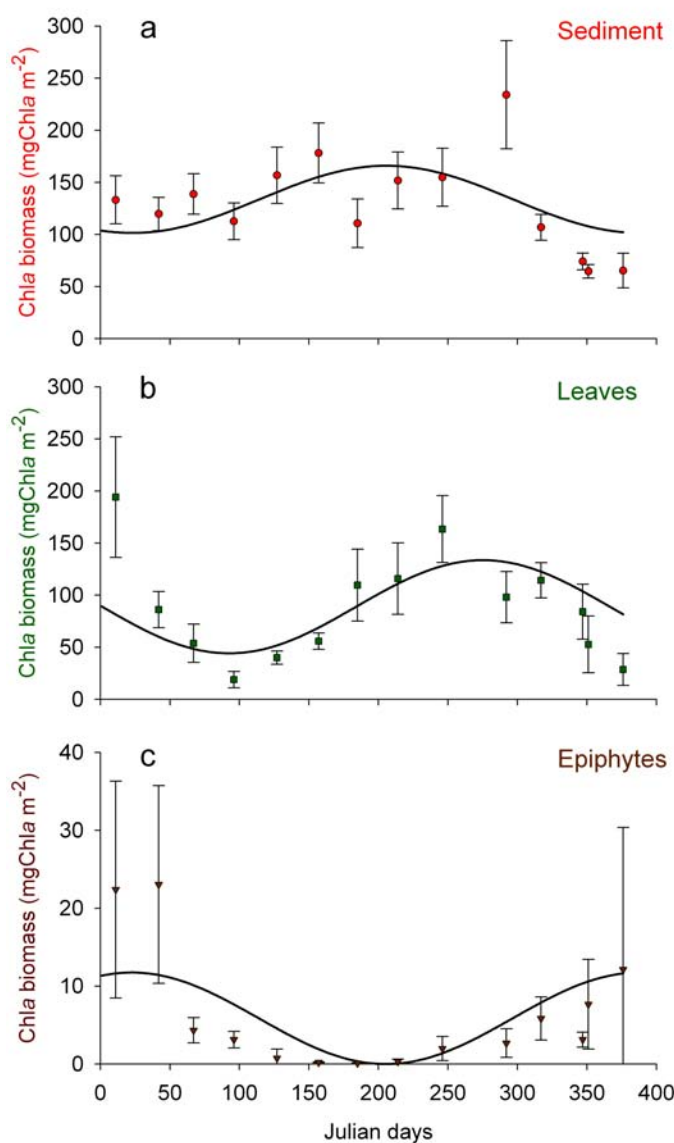


FIGURE 3.4 – Variation of mean ($\pm SD$) Chlorophyll *a* biomass ($mgChla\ m^{-2}$) in (a) sediment, (b) *Zostera noltii* leaves and (c) epiphytes in benthic chambers from January 2008 to January 2009. Sinusoidal curves were fitted on (a) sediment Chlorophyll *a* data $Chl\ a_S = 133.70 - 32.26 \sin(2\pi/365)d + 1.18$ ($n = 14, R^2 = 0.922, p < 0.001$), (b) *Zostera noltii* leaves Chlorophyll *a* data $Chl\ a_L = 88.91 + 44.70 \sin(2\pi/365)d + 3.11$ ($n = 14, R^2 = 0.935, p < 0.001$) and (c) epiphytes Chlorophyll *a* data $Chl\ a_E = 5.87 + 5.87 \sin(2\pi/365)d + 1.18$ ($n = 14, R^2 = 0.817, p < 0.001$) where $Chla_S$, $Chla_L$ and $Chla_E$ are the Chlorophyll *a* biomass in $mg\ m^{-2}$ of sediment, leaves and epiphytes, respectively, and d is the day number.

Productivity of *Z. noltii* community calculated from the ratio between *GCP* and total biomass (as the sum of Chlorophyll *a* biomass of each component) varied over the year (Figure 3.5). Two maxima were identified, one in early spring and one in early autumn.

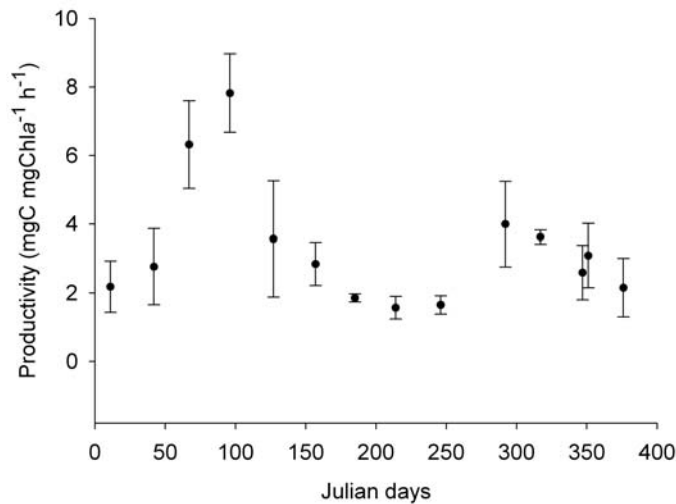


FIGURE 3.5 – Annual variation of mean ($\pm SD$) productivity of the *Zostera noltii* community ($mgC\ mgChla^{-1}\ h^{-1}$) from January 2008 to January 2009.

Discussion

In this study, the maximum community *CR* rate was reached in summer when the air temperature was the highest. Similar trends, typical for temperate areas (van Es, 1982), were observed in other types of benthic communities of the intertidal zone in the Bay of Morlaix: on sheltered rock beds (Golléty *et al.*, 2008) or on bare sediments (Hubas *et al.*, 2006). del Giorgio and Williams (2005) ascribed to soft sediment respiration by heterotrophic organisms and demonstrated that temperature stimulated the endofaunal community respiration, in particular meiofauna and bacteria. Likewise van Es (1982) estimated that temperature alone and temperature plus viable bacteria explained 50 and 70% of the observed variation in intertidal sediment community respiration, respectively. The significant positive exponential relationship established here between the respiration and the maximum daily temperature emphasized that temperature was a good predictor of community respiration seasonal variations. Bacterial activity in sediment overgrown

with seagrass was most likely enhanced by the occurrence of macrophyte detritus. Furthermore, [Isaksen and Finster \(1996\)](#) showed that bacterial activity, measured as the rate of sulphate reduction, was higher in *Z. noltii* bed sediments (in the rhizosphere) than in nearby unvegetated sediments on the intertidal flats of the Arcachon bay (France). Bacterial activity was promoted by the excretion of organic compounds from living seagrass as shown in submerged *Z. marina* beds ([Holmer and Nielsen, 1997](#)). Seagrass leaves also represented an available substratum for bacterial colonization ([Wittmann et al., 1981](#)). In this study, the LAI of *Z. noltii* was relatively low compared to the range found in the literature for this species: from 0.3 to 6.6 $m^2 m^{-2}$ ([van Lent et al., 1991](#); [Plus et al., 2003](#); [Pergent-Martini et al., 2005](#); [Lebreton et al., 2009](#)). Nevertheless, the LAI was also higher in summer and supported a great bacterial biomass which in turn could favour the community respiration of the *Z. noltii* community. The greater *Z. noltii* biomass and temperature in summer could induce an increase both in bacteria and in fauna in the sediment and bacteria on the seagrass leaves.

During the current investigation, although the maximum daily incident light was three times greater in summer than in winter, the community *GCP* did not vary much over the year. This result was strongly in opposition with those of previous studies performed in the Bay of Morlaix using the same method in sheltered rocks ([Golléty et al., 2008](#)) or bare sediment ([Hubas et al., 2006](#)) where only one primary producer strongly contributed to the community production. In the present study, changing importance of primary producers (*Z. noltii*, associated epiphytes and benthic microalgae) over the course of the year could explain this relatively constant rate of production at the community scale. During the investigation, sediment Chlorophyll *a* biomass did not vary much but remained high while *Z. noltii* leaf and associated epiphyte Chlorophyll *a* biomass varied strongly throughout the year. *Z. noltii* leaf Chlorophyll *a* biomass reached its maximum in late summer while epiphyte Chlorophyll *a* biomass was high in winter and negligible in summer. Nevertheless, the epiphyte biomass remained much lower than the leaf biomass. Epiphytes could compensate the winter decrease in leaf biomass only if epiphyte diatoms and small macroalgae exhibited a high productivity rate. This hypothesis was based on several investigations in seagrass beds which estimated that the contribution of epiphytes

can represent a significant fraction of the total production, in spite of their much lower biomass (Charpy-Roubaud and Sournia, 1990).

The sediment Chlorophyll *a* content measured in the present study remained constant and globally high. It corresponded to both benthic microalgae and macrophyte detritus and was probably associated with a low productivity. This overall measure did not allow us to untangle which part of benthic microalgae and detritus contributed to total sediment Chlorophyll *a* biomass: it is important to separate and measure Chlorophyll *a* biomass of inert particles and the potential productive organism by sieving, as previously done by Lebreton *et al.* (2009). Once the two components are separated, additional measurements could be done to estimate the production of each fraction. *In situ* community *GCP* rate measured on bare sediment in the vicinity of the seagrass bed were low and represented only 6% in spring and 24% in summer of the community rate measured simultaneously in the *Z. noltii* bed. Asmus and Asmus (1985) estimated the contribution of benthic microalgae to represent 19% of the global annual primary production of an intertidal seagrass bed (mainly *Z. noltii*) in the northern Wadden Sea. In spite of the important Chlorophyll *a* biomass measured, the sediment may contain mainly detritus and only a few microalgae, the first not contributing much to the community *GCP*. A part of the detritus could be due to faecal material of epiphytic grazers, particularly during summer when grazing is normally the highest (Philippart, 1995). Temporal variations of leaf biomass showed a strong seasonal pattern, typical of temperate seagrasses (Duarte, 1989) and widely described for *Z. noltii* (Pérez-Llorens and Niell, 1993; Philippart, 1995; Auby and Labourg, 1996; Vermaat and Verhagen, 1996; Sfriso and Ghetti, 1998; Pergent-Martini *et al.*, 2005; Lebreton *et al.*, 2009). They were explained by abiotic factors such as light (Philippart, 1995) and temperature (Marba *et al.*, 1996). In spring and early summer, the balance between growth and loss was positive as increasing temperature and PAR favoured photosynthesis which enhanced *Z. noltii* biomass until late summer. In autumn, the balance between growth and loss became negative and the decreasing *Z. noltii* biomass was related to slowdown in growth and leaf shedding. As a consequence, epiphyte biomass varied also over the year but showed an inverse pattern of its host. In late spring and summer the turn-over of leaves was high and

the oldest leaves with their associated epiphytes were shed (Vermaat *et al.*, 1987). The youngest leaves were first colonized by organisms such as bacteria and small diatoms which formed a thin biofilm (Borowitzka *et al.*, 2006). During this period, the epiphyte biomass was very low, constituted mainly by heterotrophic organisms and therefore had a small contribution to the production. During winter and early spring, temperature and light were sufficient to enhance epiphyte growth, whereas *Zostera* leaves did not grow much and were globally old enough to allow a high level of epiphyte colonization (Kirchman *et al.*, 1984; Borum, 1987). In addition, the epiphyte grazing was normally low in winter and explained the peaks in epiphyte biomass (Philippart, 1995). As a consequence of the inverse seasonal pattern of leaves and associated epiphytes, *GCP* exhibited almost constant values throughout the year. However, the epiphyte biomass remained much lower than the leaf biomass and epiphytes could compensate the winter decrease in leaf biomass only if they exhibited a high productivity rate. In this context, the community *GCP* could be supported by epiphytes in winter and by *Z. noltii* leaves in summer. Hasegawa *et al.* (2008) found a seasonal shift in primary producers in *Z. marina* bed based on separated epiphytes and leaf production measures, from eelgrass in spring and early summer to epiphytic algae in late summer and autumn. In the present study, the inverse dynamics of these two primary producers created highly productive transitive periods. In spring, the leaf biomass strongly increased, whereas epiphyte biomass decreased, but was still present. In late summer, the surface available for epiphyte was high and they developed rapidly. The relatively stable *GCP* did not follow the seasonal variation of temperature, ambient light and primary producer biomass (sediment, *Z. noltii* and its associated epiphytes) all of which presented a single maximum over the year.

The dynamics of ecosystem functioning in *Zostera* beds cannot be yet generalized from previous studies on *Z. marina* (Hasegawa *et al.*, 2008) and *Z. noltii* (Plus *et al.*, 2001). Nevertheless, the quantitative results of the present investigation highlighted the complexity of the functioning of *Z. noltii* beds. They demonstrated the strong inverse seasonal patterns of leaf and associated epiphyte biomasses and the probable implication of these patterns on the community *GCP*, which remained relatively constant. The *Z. noltii* bed remained a highly productive system which exported a large part of

detritus directly into the sediment or out of the seagrass bed in autumn and winter. This phenomenon is usually overlooked in food web studies which often conclude that seagrasses are not directly incorporated in the trophic web (Schaal *et al.*, 2008). Stable *GCP* community over the year has been rarely measured in intertidal ecosystem. However, this was recorded only during emersion periods and thus reflects less than half time of the functioning. Metabolism during immersion periods must be investigated *in situ* to allow a more complete understanding of the *Z. noltii* bed functioning over the tidal cycle. There is not yet available data on *in situ* *Z. noltii* community fluxes during immersion. Nevertheless, measures on *Z. marina* meadows during emersion and immersion highlighted the importance of taking these two periods into account. In preliminary measurements performed in spring, community *GCP* and *CR* were $43.8 \pm 15.0 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ and $13.8 \pm 4.3 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, respectively, during emersion (*unpublished data*). In comparison, in immersed condition, Martin *et al.* (2005) measured values about two times higher for the same species ($110.4 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ for *GCP* and $27.6 \text{ mgC m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ for *CR*). Even if the turbidity was important at the investigated site, the *Z. noltii* community may be more efficient in immersed than exposed conditions when desiccation and nutrient depletion could occur. In addition, separate metabolic measures of each primary producer in air and water would allow disentangling of their respective contributions to community *GCP* and community respiration.

Acknowledgements

This study forms part of the PhD thesis of V. Ouisse and was financially supported by the "Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche". The authors would like to thank all of the Benthic Ecology Team, especially R. Michel for his participation in field samplings, C. Six for epiphyte determination and L. Noël and A. Cahill for help with English translation.

3.3 Variation saisonnière de la biomasse des producteurs primaires et du métabolisme à l'émerision de l'herbier à *Zostera marina*

La variation saisonnière de la respiration et de la production de l'herbier à *Zostera marina* a été mesurée à l'aide de chambres benthiques entre janvier 2008 et janvier 2009 selon la méthode décrite précédemment. En plus de la mesure du métabolisme de la communauté, les producteurs primaires principaux (*Zostera marina*, microphytobenthos et macroalgues) ont été prélevés après chaque mesure de façon à déterminer leur biomasse selon la méthode utilisée pour l'herbier à *Zostera noltii*. Les épiphytes n'ont pas été séparés des feuilles de *Zostera marina* en raison de leur très faible abondance. Les biomasses sont exprimées en $gC\ m^{-2}$ en utilisant les facteurs de conversion présentés précédemment (Chapitre 2 : [Ouisse et al., En révision](#)).

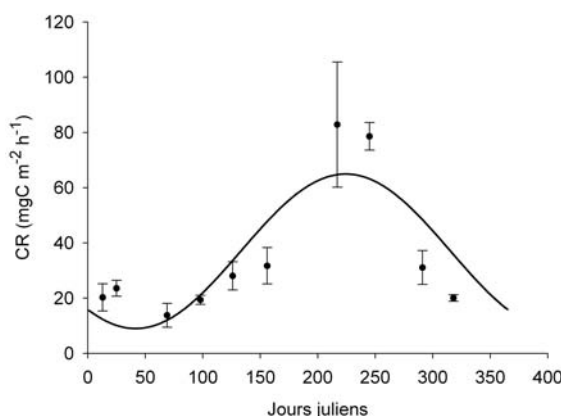


FIGURE 3.6 – Variation annuelle de la respiration de la communauté (CR, moyenne \pm ET) de *Zostera marina* ($mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$) mesurée entre janvier 2008 et janvier 2009. Une fonction sinusoïdale a été ajustée aux données : $CR = 36,97 - 27,98 \sin(2\pi/365)d + 4,00$ ($n = 10$, $R^2 = 0,907$, $p < 0.001$), où d est le jour.

La respiration de la communauté (CR) varie entre $13,8 \pm 4,3\ mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$ en mars et $82,8 \pm 22,7\ mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$ en août (Figure 3.6). Cette variation saisonnière est comparable à celles observées sur l'herbier à *Zostera noltii* ou plus largement dans d'autres milieux intertidaux benthiques (e.g. [Hubas et al., 2006](#); [Golléty et al.,](#)

2008). L'augmentation de la température au cours de l'année stimulerait l'activité des organismes, en particulier des bactéries, dans le sédiment (del Giorgio and Williams, 2005) et à la surface des macrophytes.

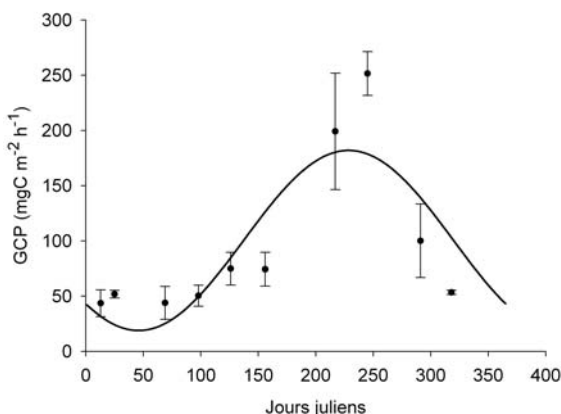


FIGURE 3.7 – Variation annuelle de la production brute de la communauté (GCP, moyenne \pm ET) de *Zostera marina* ($mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$) mesurée entre janvier 2008 et janvier 2009. Une fonction sinusoïdale a été ajustée aux données : $GCP = 100,42 - 81,50 \sin(2\pi/365)d + 3,92$ ($n = 10, R^2 = 0,901, p < 0.001$), où d est le jour.

La production primaire de la communauté (GCP) atteint un minimum en mars ($43,9 \pm 15,0\ mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$) et un maximum en septembre ($251,5 \pm 19,9\ mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$) (Figure 3.7). La production benthique maximale de la communauté est supérieure à celle mesurée dans l'herbier à *Zostera noltii* (Ouisse et al., 2010) mais inférieure aux mesures obtenues sur des communautés dominées par des macroalgues (Golléty et al., 2008). La tendance saisonnière mise en évidence dans cette étude a été largement observée dans des milieux intertidaux meubles (e.g. Hubas et al., 2006; Migné et al., 2004).

La tendance saisonnière se retrouve également au niveau de la biomasse des différents producteurs primaires (Figure 3.8). La teneur en Chlorophylle *a* dans le sédiment (Figure 3.8a) reste faible ($97,3\ mgChla\ m^{-2}$ en moyenne) et toujours inférieure à la biomasse des feuilles de *Zostera marina* (Figure 3.8b). Cette teneur ne peut être attribuée uniquement aux microalgues benthiques et représenterait en réalité un pool de matière composé de microalgues benthiques et de détritus (Ouisse et al., 2010). La biomasse des feuilles de *Zostera marina* présente la même variation que la production de la communauté (Figure 3.8b) au cours de l'année. La biomasse des macroalgues (éphémères et pérennes) varie

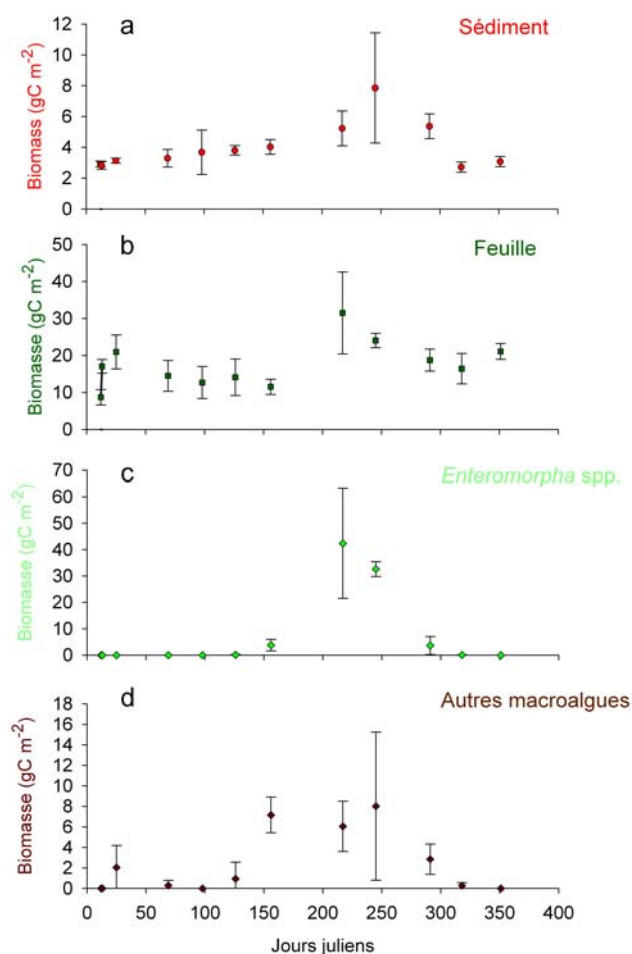


FIGURE 3.8 – Variation annuelle de la biomasse en $mgC\ m^{-2}$ (a) dans le sédiment (micophytobentos et détrit), (b) des feuilles de *Zostera marina*, (c) d'*Enteromorpha* spp. et (d) des autres macroalgues mesurée entre janvier 2008 et janvier 2009.

de manière importante au cours de l'année devenant ainsi le compartiment principal de la biomasse en été (Figure 3.8). A lui seul ce compartiment pourrait expliquer l'augmentation de la production au cours de l'été. Les algues éphémères peuvent être très productives lorsque les conditions qu'elles rencontrent sont optimales (température, lumière et sels nutritifs non limitants) et modifier ainsi le fonctionnement du système en augmentant ponctuellement la production brute. Ainsi ces macroalgues peuvent induire un changement du métabolisme de la communauté benthique des substrats meubles (Migné *et al.*, 2011), en particulier en été sans forcément avoir un impact

important sur le bilan annuel de matière de milieux meubles dominés par la production microphytobenthique (Hubas and Davoult, 2006).

En conclusion, *Zostera marina* joue un rôle important dans la production primaire de la communauté mais la présence saisonnière de macroalgues semble influencer largement les flux de carbone à l'échelle de la communauté. Ces macroalgues augmentent la production primaire benthique de la communauté mais également la quantité de matière disponible pour les bactéries, induisant ainsi une augmentation ponctuelle de la respiration à l'échelle de la communauté. Cette étude met en évidence une régulation complexe de la communauté et la nécessité de prendre en compte l'ensemble des organismes pour estimer l'importance de ces herbiers à *Zostera marina* dans le cycle du carbone en milieu côtier.

PARTIE II

Vers un bilan temporel et spatialisé des flux de carbone

Bilan des flux de carbone

4.1 Introduction

De nombreuses études reconnaissent l'importance des producteurs primaires benthiques en milieu côtier dans les cycles biogéochimiques globaux (Duarte and Cebrian, 1996; Middelburg *et al.*, 2005) et soulignent la nécessité d'estimer quantitativement leur rôle dans les flux de carbone au sein des écosystèmes côtiers. Ceci implique des estimations réalistes des flux de matière à l'échelle de la communauté à partir desquelles des bilans à l'échelle de l'écosystème peuvent ensuite être calculés. Une telle démarche a par exemple été suivie en milieu sablo-vaseux sur une communauté dominée saisonnièrement par des macroalgues éphémères (Hubas and Davoult, 2006) ou sur des herbiers dominés par *Posidonia oceanica* (Barrón *et al.*, 2006) ou *Ruppia cirrhosa* en estuaire (Bartoli *et al.*, 2008). Les mesures *in situ* à l'échelle de la communauté des herbiers dominés par *Zostera marina* et *Zostera noltii*, réalisées au cours de cette thèse entre janvier 2008 et février 2010, consistent une base qui permet de réaliser un tel bilan.

Jusqu'alors, les bilans de matière dans les herbiers ont été calculés sur des systèmes subtidiaux subissant principalement des variations de lumière et de température (Barrón *et al.*, 2006, par exemple). En zone intertidale, l'estimation des flux de matière annuels nécessite la prise en compte de la forte variation de ces deux paramètres abiotiques en fonction de l'alternance des phases d'immersion et d'émersion. En effet la période d'émersion peut représenter une part importante de la journée où la lumière et la température (paramètres stimulant le métabolisme) peuvent fortement varier.

Afin de rendre compte d'un bilan à l'échelle d'un écosystème, le bilan calculé par unité de surface peut être multiplié par la surface du système étudié (Hubas and Davoult, 2006). Cependant, les herbiers peuvent s'étendre sur des centaines de mètres de large et

plusieurs mètres de profondeur, à l'intérieur desquelles les conditions environnementales peuvent changer (temps d'émersion, lumière disponible). De plus, la biomasse des phanérogames marines varie selon le gradient de profondeur avec des feuilles plutôt petites en haut et un herbier dense avec de longues feuilles en bas. Pour finir, la biomasse des producteurs primaires, et en particulier des phanérogames marines, est souvent hétérogène au sein de l'herbier, alternant taches de forte densité et clairières. Il est donc nécessaire de prendre en compte la hauteur de chaque point de l'herbier et la variabilité spatiale de la biomasse qui vont influencer le métabolisme des communautés benthiques intertidales .

A partir d'un modèle numérique analytique permettant de prendre en compte la variabilité spatiale et temporelle des contraintes environnementales et en s'appuyant sur les données obtenues *in situ* (Figure 4.1), l'objectif de ce chapitre est de calculer des bilans spatialisés de la production primaire et de la respiration des deux herbiers intertidaux (*Zostera marina* et *Zostera noltii*) à différentes échelles de temps (jours, mois, saison, année).

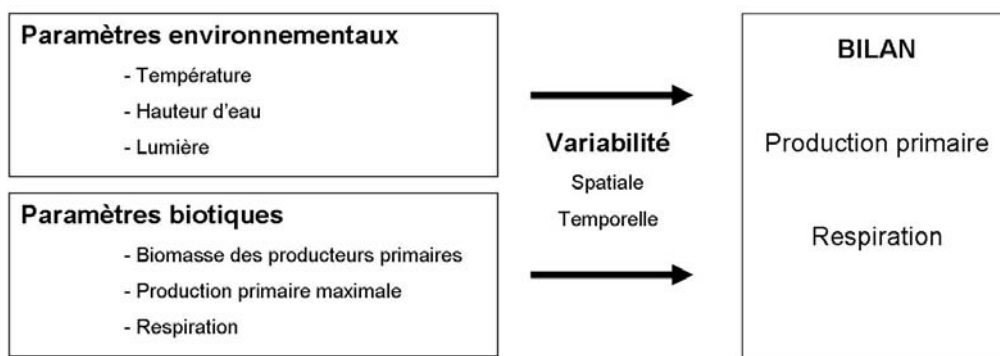


FIGURE 4.1 – Représentation schématique de la construction du bilan de production primaire et de respiration.

Aucune relation significative n'a été mise en évidence entre la température et le métabolisme des communautés benthiques et la température mesurée dans l'air et dans l'eau tout au long de l'année 2009. Cependant, la température co-varie avec la biomasse à l'échelle annuelle. De même, aucune influence de la température sur le métabolisme de la communauté n'a pu être mise en évidence à l'échelle journalière en raison de la courte durée de l'émersion et de la co-variation de la température avec d'autres paramètres

comme la lumière. Ainsi, bien que la température ne constitue pas un paramètre d'entrée du bilan, sa variation est prise en compte indirectement par d'autres paramètres (biomasse des producteurs primaires et lumière). La dessiccation peut également influencer le fonctionnement des communautés intertidales. Cependant, les mesures successives à l'émersion présentées dans les chapitres 2 et 3 ne mettent pas en évidence de variations marquées de la production primaire ou de la respiration des herbiers. L'effet de la dessiccation a donc été considéré comme négligeable à l'échelle de la communauté. La respiration est considérée comme constante tout au long d'une émersion et la production comme uniquement fonction de la lumière.

Ce travail a été réalisé en collaboration avec Laurent Lévêque (Service Mer et Observation, Roscoff) pour la cartographie et Martin Plus (IFREMER Arcachon) pour la mise en forme du modèle analytique.

4.2 Construction du modèle

Paramètres abiotiques

Hauteur d'eau

La hauteur d'eau par rapport au zéro des cartes marines (h_e) a été mesurée au Port de Bloscon (Roscoff, moins d'1 mille marin des deux sites d'études) toutes les 15 minutes entre le 1^{er} janvier et le 31 décembre 2009. La profondeur (z) en un point correspond à la différence entre la hauteur d'eau (h_e) et la hauteur de ce point (h_p).

$$z = h_e - h_p \quad (4.1)$$

Ainsi, si la profondeur z est supérieure à zéro le point est immergé et la hauteur de la colonne d'eau au dessus du point correspond à la valeur de z .

Lumière dans l'air

Le bilan a été calculé en utilisant soit la lumière mesurée (I_m), soit la lumière théorique (I_t) afin de pouvoir comparer différents systèmes dans des conditions de lumière similaires.

L'irradiance (I_m) a été mesurée tous les 15 minutes à l'aide d'un capteur plan Vaisala HMP45C situé sur le toit de la station biologique de Roscoff (proche des 2 sites étudiés) entre le 1^{er} janvier et le 31 décembre 2009.

L'irradiance théorique au temps t ($I_{t(t)}$) a été calculée à partir de l'équation suivante :

$$I_{t(t)} = I_{o(d)} \times \sin\left(\frac{\pi t}{DL}\right) \quad (4.2)$$

DL est la durée du jour considéré et $I_{o(d)}$ l'irradiance théorique maximale (optimale) de ce jour d (Lizon *et al.*, 1998). La plus grande lumière maximale journalière (solstice d'été) est fixée à $2200 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et la plus petite lumière maximale journalière (solstice d'hiver) à $700 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La lumière maximale d'un jour (d) est calculée selon la sinusoïde :

$$I_{o(d)} = 1450 + 750 \times \sin\left(\frac{2\pi}{365}d + 4,667\right) \quad (4.3)$$

La durée du jour (DL) est calculée en fonction de l'angle d'incidence de la lumière au zénith (δ) et de la latitude (γ) (Kirk, 1983)

$$DL = 0,133 \times \arccos(-\tan \gamma \tan \delta) \quad (4.4)$$

où

$$\begin{aligned} \delta = & 0,39637 - 22,9133 \times \cos\left(360 \times \frac{d}{365}\right) + 4,02543 \times \sin\left(360 \times \frac{d}{365}\right) \\ & - 0,3872 \times \cos\left(2 \times 360 \times \frac{d}{365}\right) + 0,052 \times \sin\left(2 \times 360 \times \frac{d}{365}\right) \end{aligned} \quad (4.5)$$

et $\gamma = 48^\circ$ pour notre site d'étude.

Lumière dans l'eau

À l'émersion, la lumière disponible pour la communauté benthique à chaque temps t ($I_{(t)}$) correspond à la lumière incidente, elle est égale à I_m (lumière mesurée) ou à I_t (lumière théorique) au même temps t . En revanche, la lumière disponible pour la communauté benthique à chaque temps t ($I_{(t)}$) à l'immersion dépend de la lumière juste en dessous de la surface (I_s), de la profondeur (z) et du coefficient d'atténuation de la lumière dans la colonne d'eau (k).

$$I_{(t)} = I_s \exp(-kz) \quad (4.6)$$

La lumière juste en dessous de la surface de l'eau (I_s) à chaque temps t a été calculée à partir de la lumière incidente (I_m ou I_t selon les conditions de lumière choisies pour le calcul) selon l'équation de Fresnel qui tient compte de la réflexion d'une partie de la lumière à la surface (considérée plane) de l'eau (Kirk, 1983). La part de lumière non transmise dans la colonne d'eau est fonction de la différence de vitesse de propagation de la lumière dans l'air et dans l'eau, de l'angle d'incidence de la lumière (δ , Figure 4.2) et de la hauteur du soleil à chaque temps t .

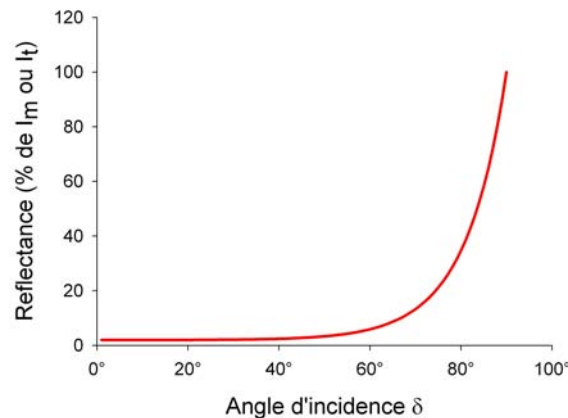


FIGURE 4.2 – Part de la lumière réfléchiée à la surface de l'eau en fonction de son angle d'incidence.

Le coefficient d'atténuation de la lumière dans la colonne d'eau sur l'herbier dominé par *Zostera marina* (k_{Zm}) a été calculé pour chaque jour à partir de mesures simultanées de la lumière dans l'air (I_m) et à une profondeur donnée I_z (capteur fixé sur le fond). Afin que le k_{Zm} ne reflète que l'absorption de la lumière dans la colonne d'eau, seules les données entre 10h et 16h (heure UT), avec une hauteur d'eau supérieure à 1 mètre ont été utilisées pour le calcul. Dans ces conditions, la lumière est peu réfléchiée à la surface de l'eau et I_s est égale à l'irradiance mesurée dans l'air (I_m). Afin de réduire la variabilité due aux artefacts de mesure et mettre en évidence les tendances saisonnière du k_{Zm} , des coefficients mensuels moyens ont été calculés puis interpolés afin d'obtenir un k_{Zm} toutes les 15 minutes entre le 1^{er} janvier et le 31 décembre 2009 (Figure 4.3a).

Sur l'herbier à *Zostera noltii*, aucun suivi régulier de la lumière dans l'air et dans l'eau

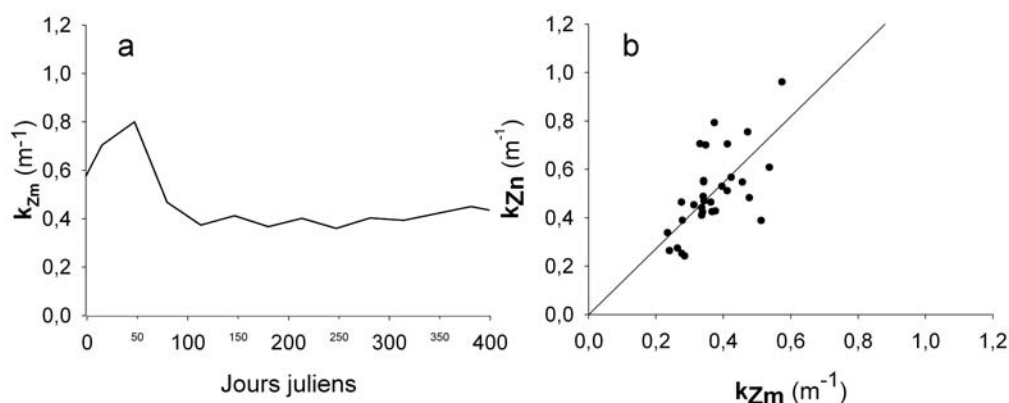


FIGURE 4.3 – (a) Variation annuelle du coefficient d’atténuation de la lumière dans l’eau dans l’herbier dominé par *Zostera marina*. (b) Estimation du coefficient d’atténuation à appliquer pour calculer le k_{Zn} à partir du k_{Zm} . L’ordonnée à l’origine n’est pas différente de 0 (test t de Student, $n = 31$, $p < 0,05$). $k_{Zn} = 1,371 \times k_{Zm}$ ($n = 31$, $R^2 = 0,403$, $p < 0,001$).

(avec une profondeur z associée) n’est disponible. En revanche, des mesures ponctuelles comparées aux mesures effectuées en continu sur l’herbier à *Zostera marina* ont permis de calculer un coefficient de conversion entre le k_{Zm} et le k_{Zn} (Figure 4.3b). Ainsi, le coefficient d’atténuation de la lumière dans la colonne d’eau dans l’herbier dominé par *Zostera noltii* est considéré comme étant 1,371 fois plus important que celui pris pour l’herbier de *Zostera marina*.

À partir des données de lumière incidente juste en dessous de la surface (I_s), de la profondeur (z) et du coefficient d’atténuation de la lumière dans la colonne d’eau (k_{Zm} au niveau de l’herbier dominé par *Zostera marina* et k_{Zn} au niveau de l’herbier dominé par *Zostera noltii*), il est ainsi possible de calculer la lumière disponible pour la communauté benthique de chaque site en utilisant l’équation (4.6).

Paramètres biotiques

Biomasse des producteurs primaires

La biomasse de l’ensemble des producteurs primaires (B) à l’intérieur des chambres benthiques (surface égale à $0,071 \text{ m}^2$) a été mesurée à la fin de chaque série de mesures de la production primaire et de la respiration entre janvier 2008 et janvier 2009 sur les deux

herbiers (Chapitre 3). Elle est exprimée en $gC\ m^{-2}$ à partir de coefficients de conversion entre le poids sec ou la teneur en chlorophylle a et la teneur en carbone des différents composants (voir Chapitre 2 : Ouisse *et al.*, En révision). La variation annuelle de la biomasse de l'ensemble des producteurs primaires de chaque communauté est prise en compte grâce à l'ajustement d'une sinusoïde (Figure 4.4).

$$B_{Zm} = 35,299 + 26,069 \times \sin\left(\frac{2\pi}{365}d + 10,184\right) \quad (n = 14, R^2 = 0,882, p < 0,001) \quad (4.7)$$

$$B_{Zn} = 36,042 + 20,069 \times \sin\left(\frac{2\pi}{365}d + 10,227\right) \quad (n = 14, R^2 = 0,906, p < 0,001) \quad (4.8)$$

ou d est le temps en jours juliens.

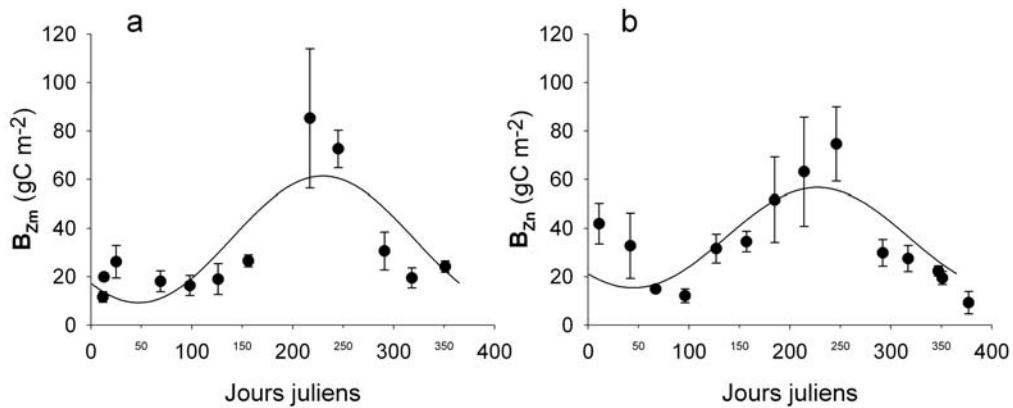


FIGURE 4.4 – Variation annuelle de la biomasse des producteurs primaires sur l'herbier dominé par (a) *Zostera marina* et (b) *Zostera noltii*. Les paramètres des ajustements sont donnés dans les équations (4.7) et (4.8).

Paramètres photosynthétiques de la communauté benthique

En mesurant la production primaire de la communauté benthique à différents moments de la journée, il devrait être possible d'obtenir une relation entre la photosynthèse et l'irradiance à l'émersion et à l'immersion (Chapitre 2 : Ouisse *et al.*, En révision). A l'immersion, la lumière peut fortement varier au cours de la journée mais la mesure de la production primaire des communautés benthiques nécessite des incubations longues (mesure pendant environ 1h, variation faible du pool de carbone inorganique dissout (DIC), ce qui ne permet pas d'obtenir beaucoup de mesures au cours d'un même cycle de marée. A l'émersion, la mesure du métabolisme benthique *via* la variation

de la concentration en CO_2 dans les chambres benthiques permet, en revanche, de faire de courtes incubations répétables dans le temps (Chapitre 3 : Ouisse *et al.*, [En révision](#)). Cependant, la variation de lumière pendant l'émersion est faible (émersion autour du midi solaire), ce qui ne permet pas de mesurer la variation de la production primaire due à la variation naturelle d'intensité lumineuse. De façon à établir des courbes production-irradiance, plusieurs séries de mesures ont donc été réalisées à l'émersion en contrôlant l'intensité lumineuse incidente grâce à des filtres neutres entre janvier 2008 et février 2010 sur les herbiers dominés par *Zostera marina* (Figure 4.5) et *Zostera noltii* (Figure 4.6).

Le modèle de [Webb *et al.* \(1974\)](#), sans photoinhibition (cf Chapitre 2), a été choisi pour exprimer la relation entre la production primaire de la communauté (GCP) et l'irradiance (I) à chaque temps t :

$$GCP = GCP_m \times (1 - \exp^{-\frac{I}{Ik}}) \quad (4.9)$$

où

- où GCP_m correspond à la production maximale.
- et Ik correspond à l'intensité de début de saturation.

I et Ik sont exprimés en $\mu mol\ quanta\ m^{-2}\ s^{-1}$, GCP et GCP_m en $mgC\ gC^{-1}h^{-1}$.

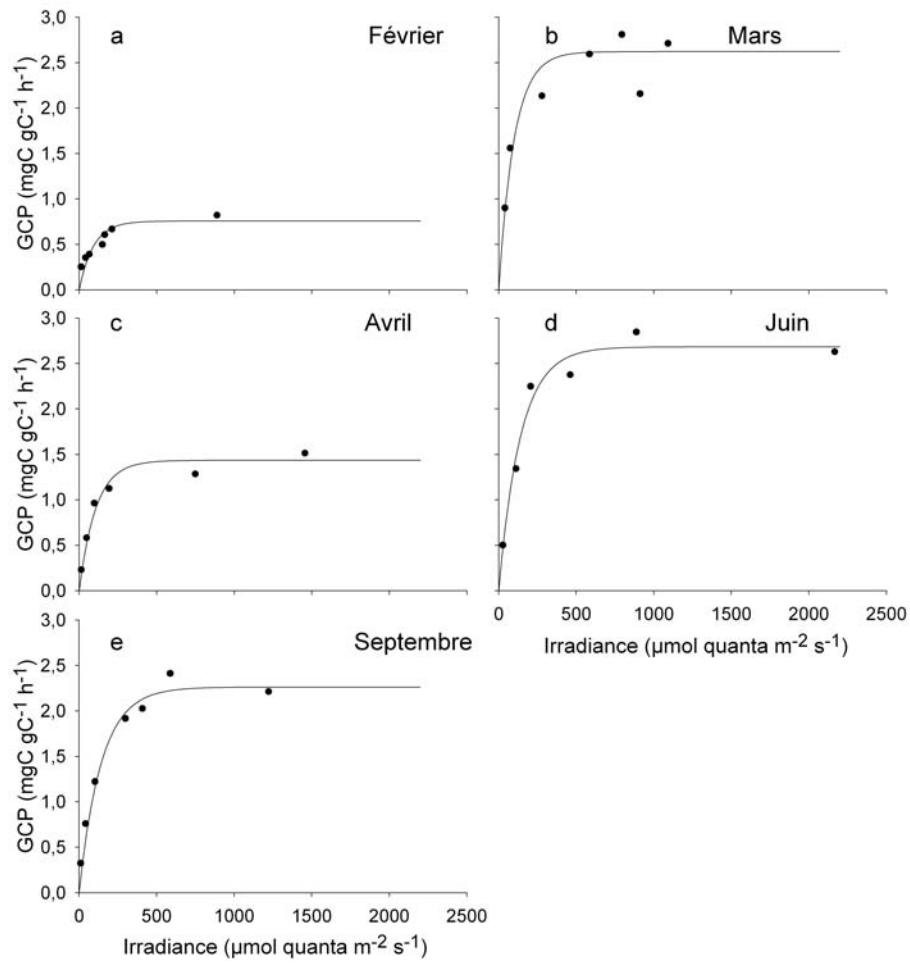


FIGURE 4.5 – Relation entre la production primaire benthique et l’irradiance mesurées à l’émersion sur l’herbier dominé par *Zostera marina* en (a) février, (b) mars, (c) avril, (d) juin et (e) septembre.

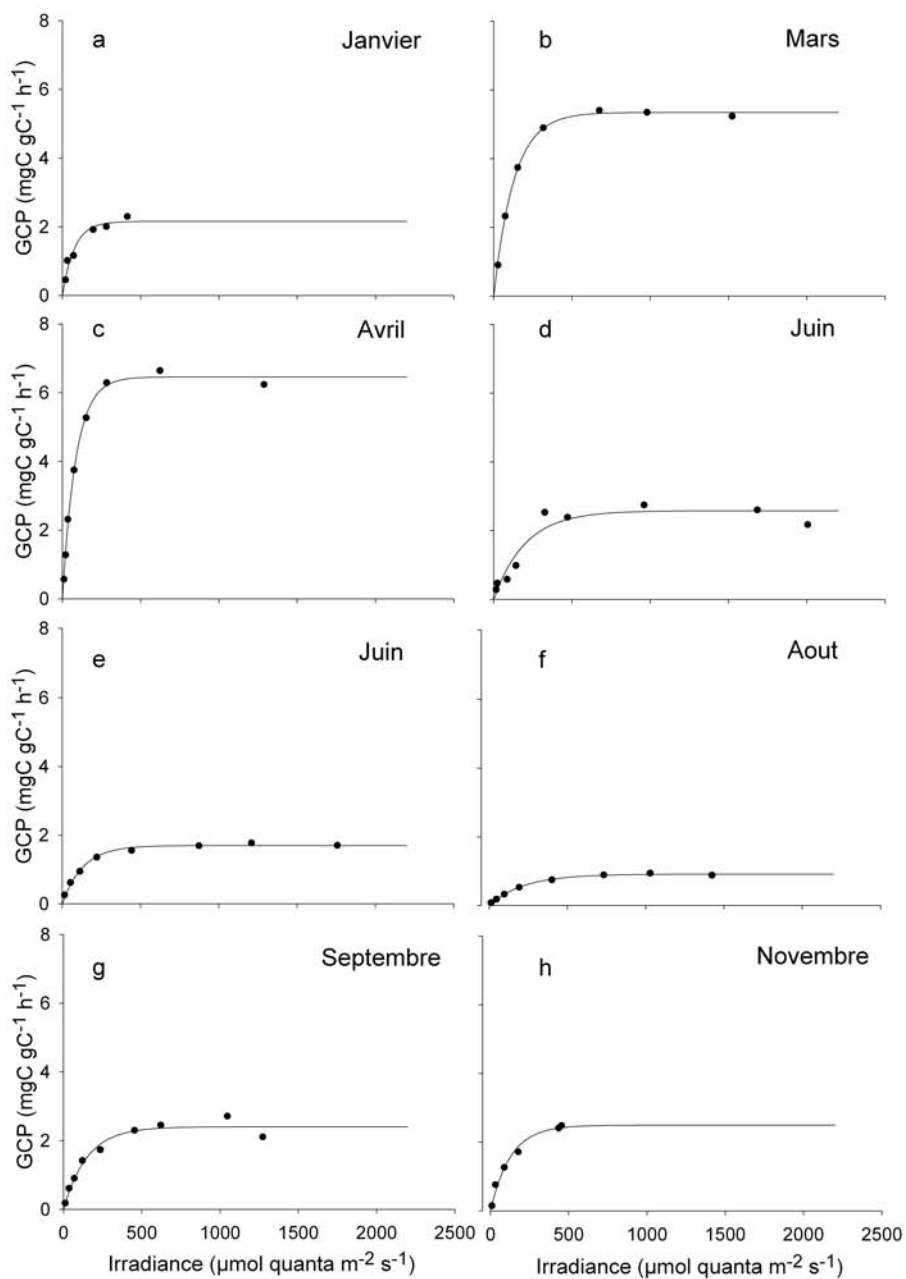


FIGURE 4.6 – Relation entre la production primaire benthique et l’irradiance mesurées à l’émergence sur l’herbier dominé par *Zostera noltii* en (a) janvier, (b) mars, (c) avril, (d et e) juin, (f) aout, (g) septembre et (h) novembre.

La variation annuelle de l' Ik de chaque communauté est prise en compte grâce à l'ajustement d'une sinusoïde (Figure 4.7).

$$Ik_{Zm} = 120,07 + 25,42 \times \sin\left(\frac{2\pi}{365}d + 167,36\right) \quad (n = 5, R^2 = 0,999, p < 0,001) \quad (4.10)$$

$$Ik_{Zn} = 13,70 - 58,98 \times \sin\left(\frac{2\pi}{365}d + 57,53\right) \quad (n = 8, R^2 = 0,965, p < 0,001) \quad (4.11)$$

ou d est le temps en jours juliens.

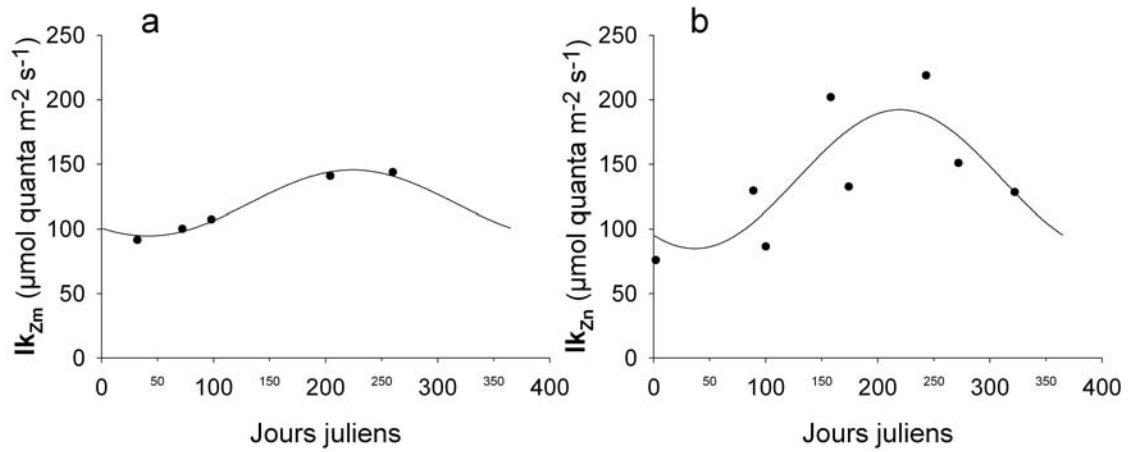


FIGURE 4.7 – Variation annuelle de l'intensité de début saturation (Ik) sur l'herbier dominé par (a) *Zostera marina* et (b) *Zostera noltii*. Les paramètres des ajustements sont donnés dans les équations (4.10) et (4.11).

Afin d'avoir le maximum de données pour ajuster les modèles et de mieux tenir compte de la variabilité spatiale (en particulier sur l'herbier dominé par *Zostera marina*), les productions maximales mesurées à l'émersion au cours des suivis saisonniers (Chapitre 3) ainsi que les productions maximales obtenues par ajustement du modèle de [Webb et al. \(1974\)](#) sur les mesures de la production primaire en fonction de la lumière ont été utilisées (Figure 4.8).

$$GCP_{meZm} = 2,807 - 0,518 \times \sin\left(\frac{2\pi}{365}d + 1,498\right) \quad (n = 35, R^2 = 0,897, p < 0,001) \quad (4.12)$$

$$GCP_{meZn} = 3,313 + \left[-1,669 \times \sin \left[2 \times \frac{2\pi}{365} (d + 34,789) \right] - 0,399 \times \cos \left[\frac{2\pi}{365} (d + 34,789) \right] + 1,448 \times \sin \left[\frac{2\pi}{365} (d + 34,789) \right] \right] \quad (4.13)$$

($n = 51, R^2 = 0,922, p < 0,001$)

ou d est le temps en jours juliens.

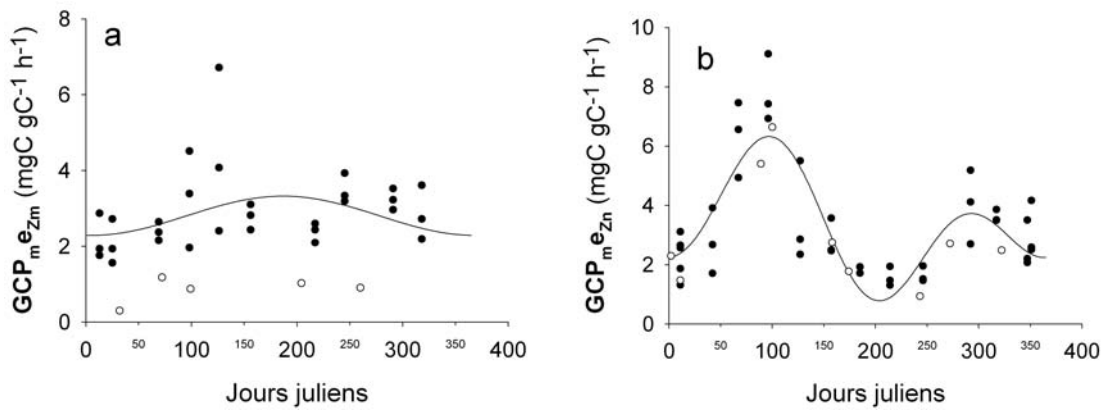


FIGURE 4.8 – Variation annuelle de la production maximale à l'émergence (GCP_{me}) sur l'herbier dominé par (a) *Zostera marina* et (b) *Zostera noltii*. Les paramètres des ajustements sont donnés dans les équations (4.12) et (4.13). Les ronds noirs correspondent aux mesures obtenues lors du suivi annuel. Les ronds blancs correspondent aux estimations établies lors des mesures de la production primaire en fonction de la lumière.

N'ayant que quelques mesures à l'immersion pour lesquelles un ajustement est difficile, le Ik a été considéré constant entre l'émergence et l'immersion pour la communauté benthique.

Une différence importante et variable dans le temps a été mise en évidence entre la production à l'émergence et à l'immersion (Chapitre 2 : Ouisse *et al.*, *En révision*). Cependant, la variation annuelle de la production primaire maximale à l'immersion n'a pu être caractérisée par une sinusoïde pour l'herbier dominé par *Zostera marina*. En effet, la production maximale mesurée en été est très faible (Figure 4.9) mais ceci semble dû à un artefact de la mesure car la chambre benthique provoque un auto-ombrage important à cette période où la biomasse est importante (Chapitre 2 : Ouisse *et al.*, *En révision*). La production maximale sur l'herbier dominé par *Zostera marina* pendant l'immersion (GCP_{miZm}) a donc été considérée constante tout au long de l'année et correspond à

la valeur moyenne mesurée en hiver ($9 \text{ mgC gC}^{-1}\text{h}^{-1}$, période sans auto-ombrage). Au contraire, la variation annuelle de la production maximale à l'immersion de la communauté dominé par *Zostera noltii* est prise en compte par l'ajustement d'une sinusoïde (Figure 4.9).

$$GCP_{m^iZn} = 7,915 + 3,630 \times \sin\left(\frac{2\pi}{365}d + 5,331\right) \quad (n = 12, R^2 = 0,886, p < 0,001) \quad (4.14)$$

ou d est le temps en jours juliens.

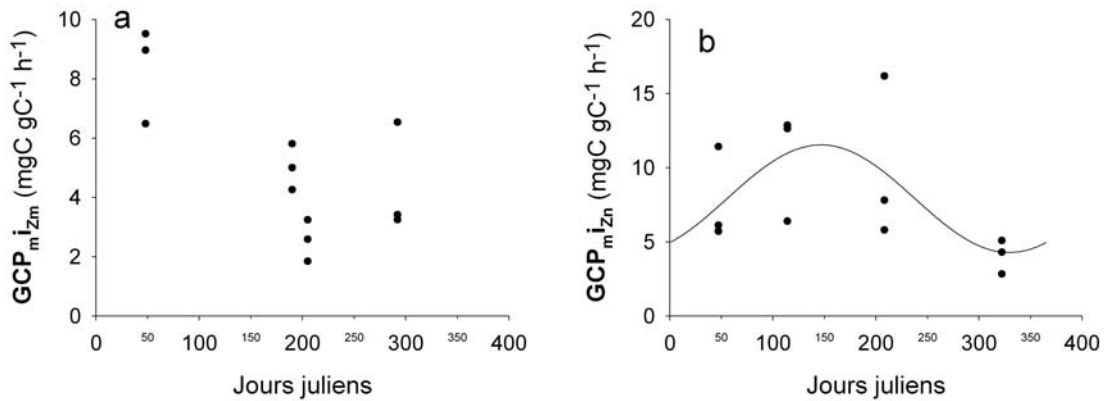


FIGURE 4.9 – Variation annuelle de la production maximale benthique mesurée à l'immersion (GCP_{m^i}) sur l'herbier dominé par (a) *Zostera marina* et (b) *Zostera noltii*. Les paramètres de l'ajustement sont donnés dans l'équation (4.14).

Respiration de la communauté benthique

La respiration des herbiers dominés par *Zostera marina* ou *Zostera noltii* (CR , exprimée en $\text{mgC gC}^{-1} \text{h}^{-1}$) a été mesurée à l'émersion entre janvier 2008 et janvier 2009 (Chapitre 3) et à l'immersion entre avril 2009 et février 2010 (Chapitre 2 : [Ouisse et al., En révision](#)). La variation annuelle de la respiration à l'émersion est prise en compte par l'ajustement d'une sinusoïde sur l'herbier dominé par *Zostera marina* et d'un modèle plus complexe sur l'herbier dominé par *Zostera noltii* (Figure 4.10).

$$CRe_{Zm} = 1,016 - 0,181 \times \sin\left[\frac{2\pi}{365}d + 1,890\right] \quad (n = 35, R^2 = 0,916, p < 0,001) \quad (4.15)$$

$$\begin{aligned}
 CRe_{Zn} = & 0,819 + \left[-0,318 \times \sin \left[2 \times \frac{2\pi}{365} (d + 26,414) \right] \right. \\
 & \left. - 0,366 \times \cos \left[\frac{2\pi}{365} (d + 26,414) \right] + 0,083 \times \sin \left[\frac{2\pi}{365} (d + 26,414) \right] \right] \quad (4.16) \\
 & (n = 51, R^2 = 0,941, p < 0,001)
 \end{aligned}$$

où d correspond au jour julien de l'année.

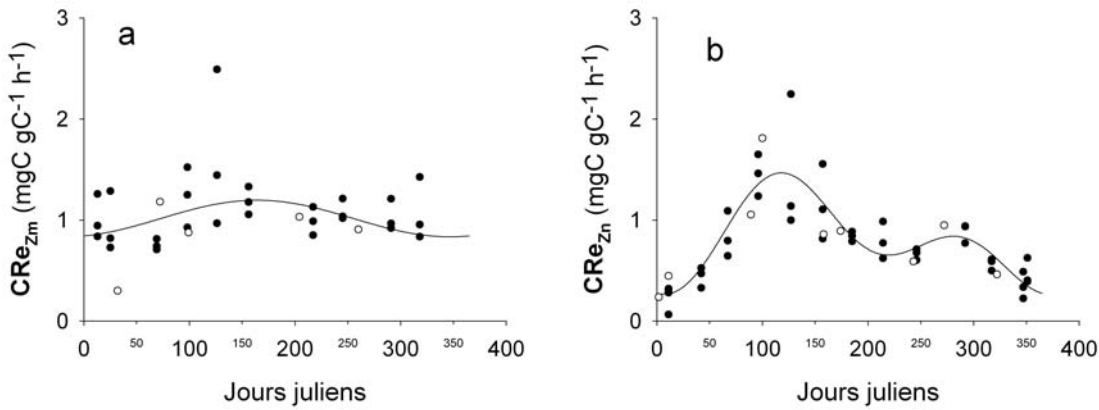


FIGURE 4.10 – Variation annuelle de la respiration mesurée à l'émergence (CRe) sur l'herbier dominé par (a) *Zostera marina* et (b) *Zostera noltii*. Les paramètres des ajustements sont donnés dans les équations (4.15) et (4.16). Les ronds noirs correspondent aux mesures obtenues lors du suivi annuel. Les ronds blancs correspondent aux estimations établies lors des mesures de la production primaire en fonction de la lumière.

La variation annuelle de la respiration à l'immersion est prise en compte par l'ajustement d'une sinusoïde sur l'herbier dominé par *Zostera marina* et *Zostera noltii* (Figure 4.11)

$$CRi_{Zm} = 0,964 - 0,348 \times \sin \left[\frac{2\pi}{365} d + 1,008 \right] \quad (n = 12, R^2 = 0,698, p = 0,010) \quad (4.17)$$

$$CRi_{Zn} = 3,286 - 2,874 \times \sin \left[\frac{2\pi}{365} d + 2,125 \right] \quad (n = 12, R^2 = 0,745, p < 0,005) \quad (4.18)$$

où d correspond au jour julien de l'année.

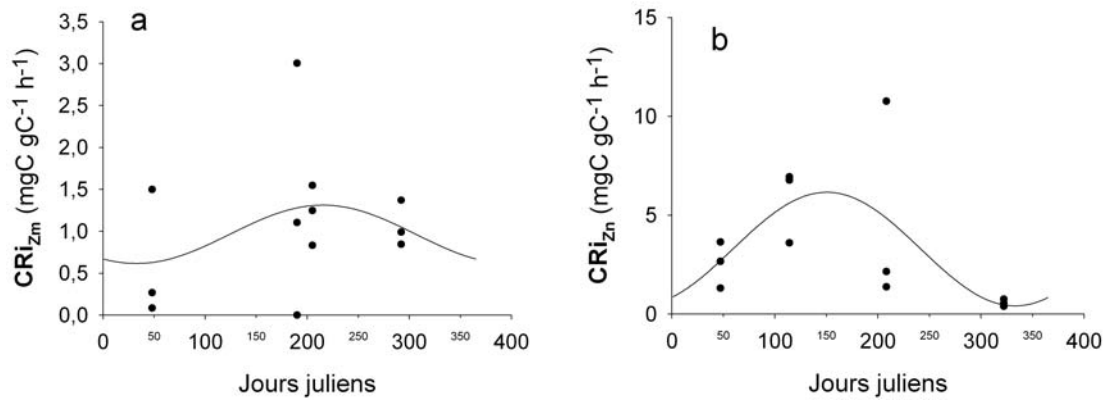


FIGURE 4.11 – Variation annuelle de la respiration mesurée à l'immersion (CRi) sur l'herbier dominé par (a) *Zostera marina* et (b) *Zostera noltii*. Les paramètres des ajustements sont donnés dans les équations (4.17) et (4.18).

Variabilité spatiale au sein de l'herbier

Au sein de chaque herbier, la biomasse des producteurs primaires ainsi que la hauteur varient spatialement. Chaque site a été assimilé à un rectangle divisé en mailles de 25 m^2 pour lesquelles la biomasse et la hauteur sont calculées et dont le nombre total varie en fonction de la taille de la zone étudiée.

- 45×49 mailles dans l'herbier dominé par *Zostera marina* (55125 m^2)
- 22×28 mailles dans l'herbier dominé par *Zostera noltii* (15400 m^2)

Estimation de la biomasse des producteurs primaires sur l'ensemble de l'herbier

La biomasse des producteurs primaires a été estimée fin septembre 2009 à l'aide d'un échantillonnage systématique en plongée pour l'herbier dominé par *Zostera marina* et pendant une émergence pour l'herbier dominé par *Zostera noltii*.

- sur l'herbier dominé par *Zostera marina*, les producteurs primaires pris en compte sont *Zostera marina*, les épiphytes associés et les macroalgues. Ils ont été échantillonnés dans 3 cadrats ($3 \times 177 \text{ cm}^2$), tous les 20 m sur 7 transects parallèles espacés de 40 m (Figure 4.12a).
- sur l'herbier dominé par *Zostera noltii*, les producteurs primaires pris en compte sont *Zostera noltii*, les épiphytes associées, les macroalgues et le microphytobenthos. *Zostera noltii*, les épiphytes associés, les macroalgues ont été échantillonnés dans 1 cadrat (177 cm^2), le microphytobenthos à l'aide d'une seringue (1 cm de profondeur et 1,5 cm de diamètre), tous les 10 m (Figure 4.12b).

Les biomasses, associées à une coordonnée géographique (*a priori* pour l'herbier à *Zostera marina* et relevées lors de l'échantillonnage pour l'herbier à *Zostera noltii*) ont ensuite été interpolées (krigeage) en utilisant le logiciel MatLab avec une distance d'interpolation de 10 m afin d'obtenir une biomasse estimée sur l'ensemble de la zone étudiée. Les données sont ensuite moyennées dans chaque maille dont les coordonnées sont fixes (Figure 4.13).

La variation annuelle de la biomasse sur chaque point a ensuite été estimée à partir de la variation de la biomasse mesurée sur un point au cours de l'année (Equations (4.7) et (4.8)), en admettant, d'une part, que le rapport entre l'amplitude et la moyenne soit

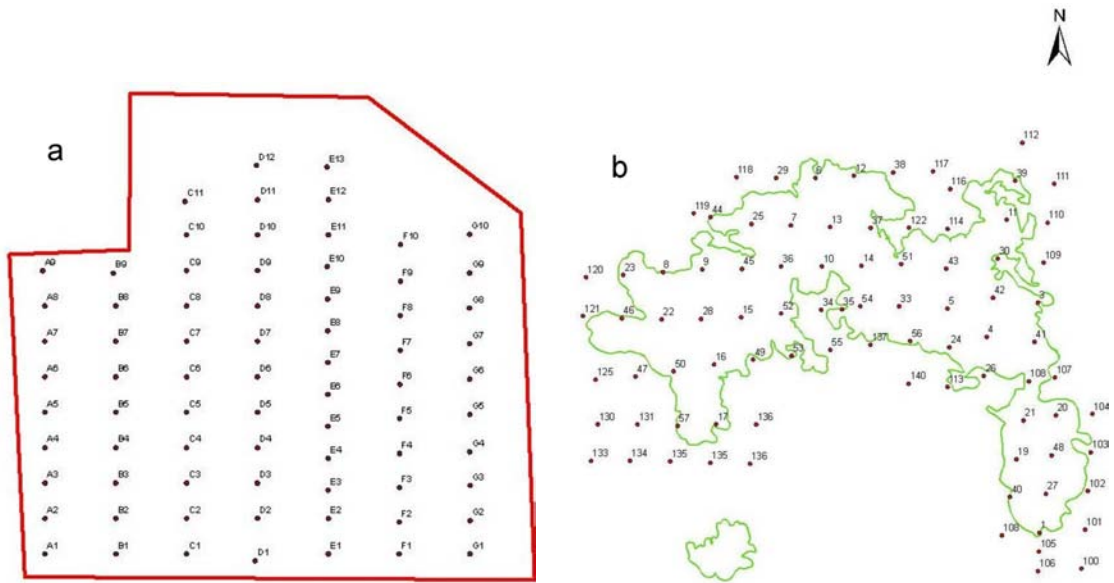


FIGURE 4.12 – Plan d'échantillonnage de la biomasse des producteurs primaires (a) *a priori* dans l'herbier à *Zostera marina* et (b) réalisé dans l'herbier à *Zostera noltii*.

constant sur chaque maille et d'autre part que le maximum de biomasse soit atteint le même jour sur l'ensemble de l'herbier (décalage de phase constant). Cette démarche a permis d'attribuer des paramètres propres à chaque point pour l'estimation de la biomasse à chaque temps t .

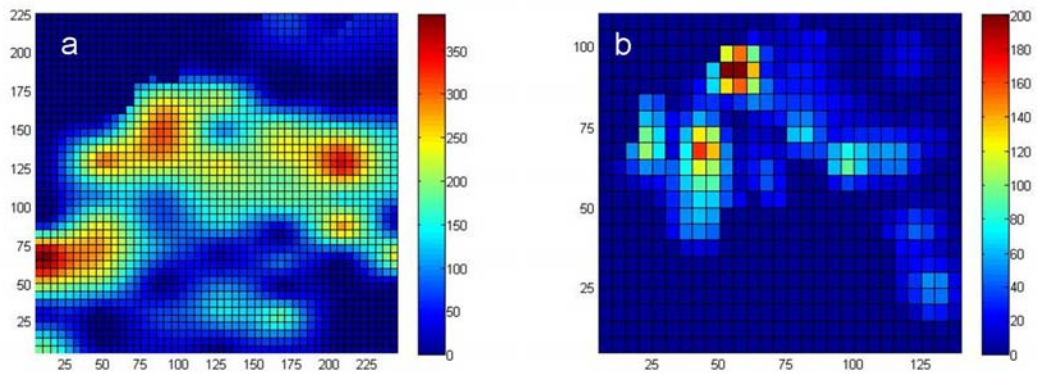


FIGURE 4.13 – Biomasse ($gC\ m^{-2}$) correspondant à la date d'échantillonnage (fin septembre) au sein de l'herbier (a) à *Zostera marina* et (b) à *Zostera noltii*. La distance en abscisse et en ordonnée est donnée en mètre.

Estimation de la lumière disponible sur l'ensemble de l'herbier

La hauteur entre le point le plus bas et le point le plus haut de l'herbier est inférieure à 2 m dans chaque site. Cependant, une telle différence induit des temps d'émersion et des conditions de lumière différents à l'immersion. La hauteur de chaque point des deux zones étudiées a donc été mesurée :

- en utilisant un GPS différentiel (Trimble GOXH) couplé à un sondeur (Sonar Ohmax SW3HPR) pour l'herbier dominé par *Zostera marina* (18869 points, Figure 4.14a). La hauteur de chaque point est calculée par différence entre la hauteur d'eau au-dessus du zéro des cartes marines au moment de la mesure et la profondeur mesurée.
- en utilisant un GPS différentiel (Trimble GOXH) pour l'herbier dominé par *Zostera noltii* (8469 points, Figure 4.14b).



FIGURE 4.14 – Mesure de la hauteur des points des zones étudiées (a) à l'aide d'un GPS différentiel couplé à un sondeur dans l'herbier dominé par *Zostera marina* et (b) un GPS différentiel monté sur une poussette dans l'herbier dominé par *Zostera noltii*.

Les hauteurs de chaque point (h_p) ont ensuite été interpolées (krigeage) en utilisant le logiciel MatLab avec une distance d'interpolation de 10 m afin d'obtenir une hauteur estimée sur l'ensemble de la zone étudiée. Les données ont ensuite été moyennées dans chaque maille dont les coordonnées géographiques sont fixes (Figure 4.15) afin de connaître la hauteur d'eau au niveau de chaque maille à chaque temps t à partir de l'équation (4.1).

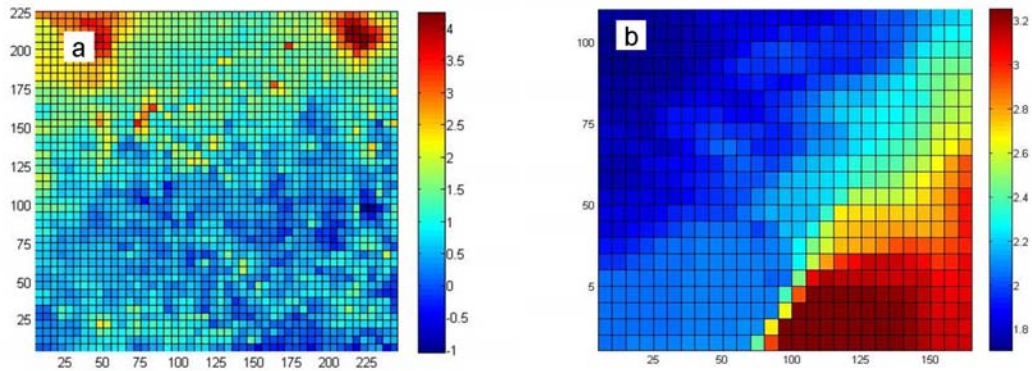


FIGURE 4.15 – Hauteur (m) par rapport au zéro des cartes marines pour chaque maille de l’herbier dominé par (a) *Zostera marina* et (b) par *Zostera noltii*. La distance en abscisse et en ordonnée est donnée en mètres.

A partir des données de hauteur d’eau (h_e) il est ainsi possible de savoir si une maille est émergée ou immergée à un temps t , si elle est immergée, de connaître également la hauteur de la colonne d’eau au-dessus de cette maille

4.3 Bilan des flux de carbone

Un bilan annuel de production primaire et de respiration de la communauté a été calculé, pour chaque herbier, avec un pas de temps de 15 minutes. Ce pas de temps permet de prendre en compte la variation de la hauteur d’eau et de la lumière au cours de la journée. Pour l’analyse temporelle, les échelles du cycle de marée (morte-eau le 17 et vive-eau le 25 juillet 2009), de la demi-période lunaire (du 15 au 31 juillet 2009), du mois (juillet) et de l’année (année 2009) ont été choisies.

La majorité des figures présentées a été obtenue en utilisant la lumière mesurée, seuls les tableaux 4.1 et 4.4 et les figures 4.19 et 4.24 présentent des résultats préliminaires obtenus en utilisant la lumière théorique.

*Herbier à *Zostera marina**

Variation spatiale du métabolisme benthique

A marée basse, le 25 juillet 2009 à 14h (coefficient 103, basse mer prévue à 13h43 heure UT), l'herbier à *Zostera marina* est en partie immergé dans sa partie sud et émergé dans sa partie nord (Figure 4.16a). La biomasse des producteurs primaires au sein de l'herbier est hétérogène et varie entre 0 et 420 gC m^{-2} (Figure 4.16b). La production primaire (Figure 4.16c) et la respiration (Figure 4.16d) de la communauté sont maximales au niveau de la zone médiane et inférieure de l'herbier (zone de plus forte biomasse).

La partie supérieure de l'herbier (entre 150 et 225 m en ordonnée, Figure 4.17) est principalement émergée. La biomasse varie entre 0 et 314 gC m^{-2} au sein de cette zone (Figure 4.16b). La production primaire brute (Figure 4.16c) varie entre 0 et $279 \text{ mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$ parmi les mailles émergées et entre 0 et $663 \text{ mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$ parmi les mailles immergées. La respiration (Figure 4.16d) varie entre 0 et $91 \text{ mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$ parmi les mailles émergées et entre 0 et $96 \text{ mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$ parmi les mailles immergées. La partie médiane de l'herbier (entre 75 et 150 m en ordonnée, Figure 4.17) est partiellement émergée. Dans cette zone, la biomasse varie entre 0 et 374 gC m^{-2} alors que la production primaire et la respiration peuvent atteindre respectivement 279 et $97 \text{ mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$ pour les mailles émergées et 843 et $122 \text{ mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$ pour les mailles immergées. La partie inférieure de l'herbier (entre 0 et 75 m en ordonnée, Figure 4.17) est très peu émergée. La biomasse est importante mais hétérogène et varie entre 0 et 420 gC m^{-2} . La production primaire brute atteint $169 \text{ mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$ parmi les mailles émergées et $945 \text{ mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$ parmi les mailles immergées. La respiration (Figure 4.16d) varie entre 0 et $59 \text{ mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$ parmi les mailles émergées et entre 0 et $137 \text{ mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$ parmi les mailles immergées.

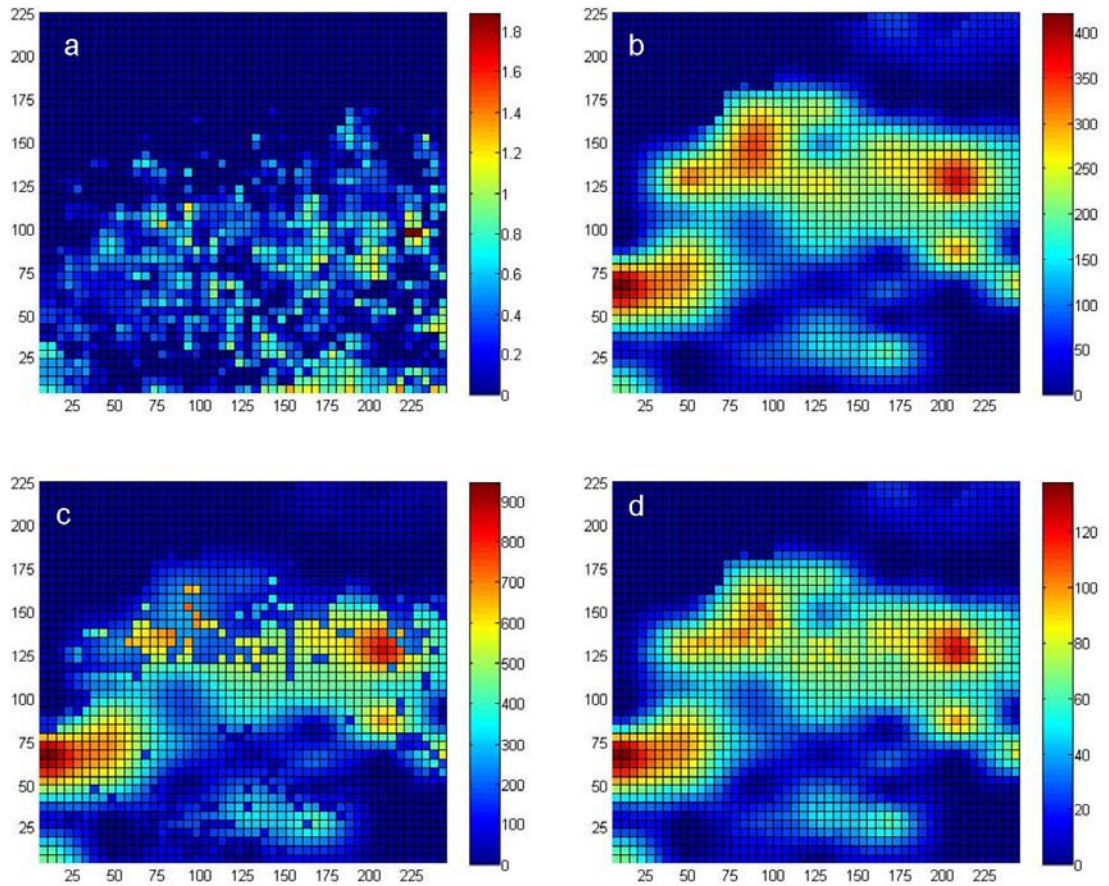


FIGURE 4.16 – Variation spatiale de (a) la hauteur d'eau (m), de (b) la biomasse des producteurs primaires ($gC m^{-2}$), de (c) la production primaire brute (GCP en $mgC m^{-2} 15min^{-1}$) et de (d) la respiration (CR en $mgC m^{-2} 15min^{-1}$) de la communauté dominée par *Zostera marina* le 25 juillet 2009 à 14h (marée basse, coefficient 103). La distance en abscisse et en ordonnée est donnée en mètres.

Variation temporelle du métabolisme benthique

Trois mailles "références" ont été choisies pour illustrer les variations temporelles de la biomasse et du métabolisme de la communauté dans l'herbier à *Zostera marina* selon un gradient de hauteur (Figure 4.17) :

- Une dans la partie inférieure de l'herbier (maille basse, hauteur $-0,31m$, coordonnées : $35^{ième}$ maille en abscisse, $5^{ième}$ maille en ordonnée) où la communauté n'est jamais exposée à l'air. La biomasse des producteurs primaires à t_0 (1^{er} janvier 2009 à 00h00) dans cette maille est de $41 gC m^{-2}$.
- Une dans la partie médiane de l'herbier (maille moyenne, hauteur $0,43m$, coordonnées : 35,20) où la communauté peut être exposée à l'air uniquement lors des grandes marées d'équinoxe (coefficient supérieur à 105). La biomasse des producteurs primaires à t_0 dans cette maille est de $72 gC m^{-2}$.
- Une dans la partie supérieure de l'herbier (maille haute, hauteur $1,21m$, coordonnées : 35,34) où la communauté est exposée à l'air quelques dizaines de minutes à chaque grande marée (coefficient supérieur à 85). La biomasse des producteurs primaires à t_0 dans cette maille est de $3 gC m^{-2}$.

Ces mailles sont considérées comme représentatives des conditions de lumière et de hauteur d'eau rencontrées dans les 3 parties de l'herbier.

Le 25 juillet 2009 (marée de vive-eau, coefficient 103, basse mer prévue à 13h43 heure UT), la hauteur d'eau varie entre $8,7 m$ à 8h00 et $0,8 m$ à 14h15 selon une sinusoïde de période proche de 12h (Figure 4.18a). La lumière incidente mesurée (I_m) varie entre 6h et 18h de 75 à $1991 \mu mol quanta m^{-2} s^{-1}$ avec un maximum proche du midi solaire (Figure 4.18b). A la variation régulière de lumière incidente du lever au coucher du soleil se superposent des variations irrégulières liées aux passages nuageux. La respiration de la communauté varie au cours de la journée entre l'émergence et l'immersion (données non montrées). La production primaire brute (Figure 4.18c) augmente progressivement avec l'intensité lumineuse puis celle-ci est supérieure à l'intensité de saturation et la production de la communauté est alors maximale (GCP_m). Entre 12h et 16h, la production primaire brute est de $408 mgC m^{-2} 15min^{-1}$ au niveau de la maille moyenne et de $311 mgC m^{-2} 15min^{-1}$ au niveau de la maille basse (Figure 4.18c). Au sein de la

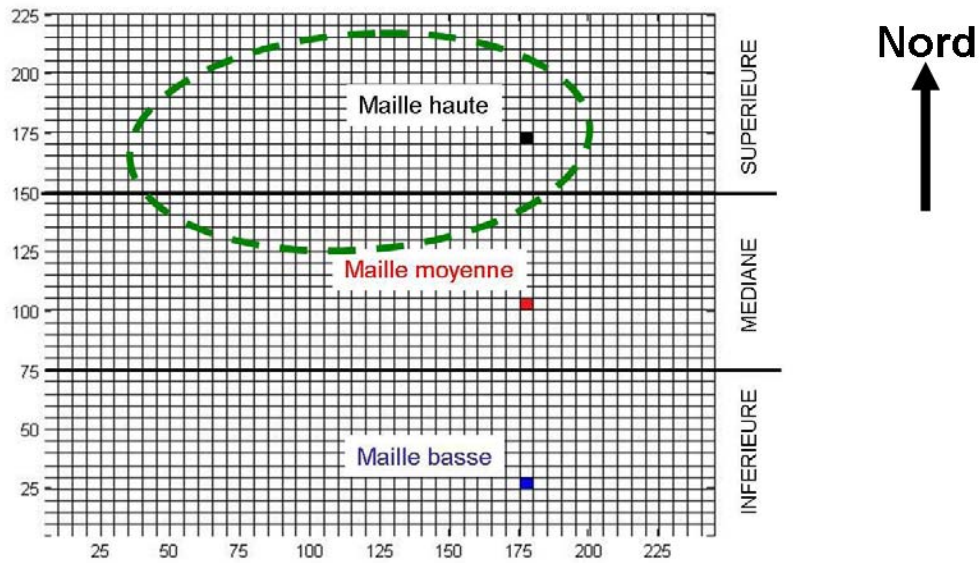


FIGURE 4.17 – Définition géographique des mailles de référence : la maille basse (bleu), la maille moyenne (rouge) et la maille haute (noir). Les pointillés délimitent la partie de l’herbier où les mesures de métabolisme ont été réalisées. La distance en abscisse et en ordonnée est donnée en mètres.

maille haute, la production primaire est maximale à 11h ($21 \text{ mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$) mais diminue lors de l’émergence ($8 \text{ mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$, Figure 4.18c). Enfin la production primaire brute diminue progressivement avec la lumière en fin de journée.

Le 17 juillet 2009 (marée de morte-eau, coefficient 46, basse mer prévue à 5h41 heure UT), la hauteur d’eau varie entre 3,0 m à 6h00 et 6,9 m à 11h45 selon une sinusoïde de période proche de 12h (Figure 4.18d) pendant laquelle aucune des mailles n’émerge. La lumière incidente est comparable à celle mesurée le 25 juillet 2009 (Figure 4.18e). Cependant, la production primaire brute (Figure 4.18f) ne suit pas la variation régulière de la lumière incidente du lever au coucher du soleil mais elle suit la variation de la lumière disponible au niveau du compartiment benthique. La production primaire est maximale le soir lorsque la hauteur de la colonne d’eau est la plus faible et que la lumière incidente est encore importante. La production primaire brute n’atteint jamais la production primaire brute maximale (GCP_m) au cours de cette journée. La respiration de la communauté ne varie pas au cours de la journée.

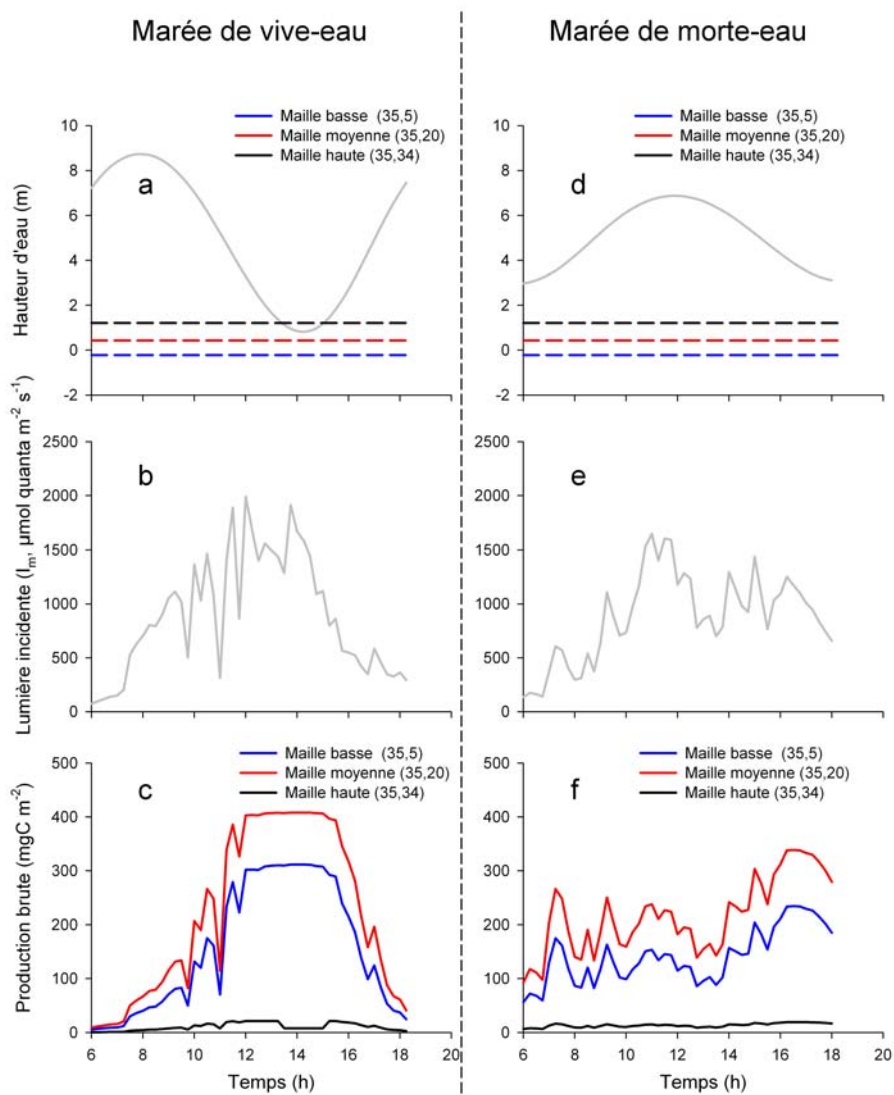


FIGURE 4.18 – Variation de (a et d) la hauteur d'eau (m), de (b et e) la lumière incidente ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), et de (c et f) la production brute (GCP en $\text{mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$) sur une maille haute (ligne noire), une maille moyenne (ligne rouge) et une maille basse (ligne bleue) de l'herbier à *Zostera marina* entre 6h et 18h le (a,b,c) 25 et le (d,e,f) 17 juillet 2009.

La production primaire brute calculée à partir des données de lumière théorique entre le 15 et le 31 juillet 2009 varie largement entre les marées de morte-eau et de vive-eau (Figure 4.19). Pendant les marées de morte-eau, la hauteur de la colonne d'eau est maximale dans la journée, la production primaire est alors maximale le matin et le soir. En période de vive-eau, la production atteint un plateau (GCP_m) autour du midi solaire pour les zones qui ne sont pas exposées à l'air. Pour les zones qui émergent, la production maximale est atteinte juste avant ou après l'exposition à l'air.

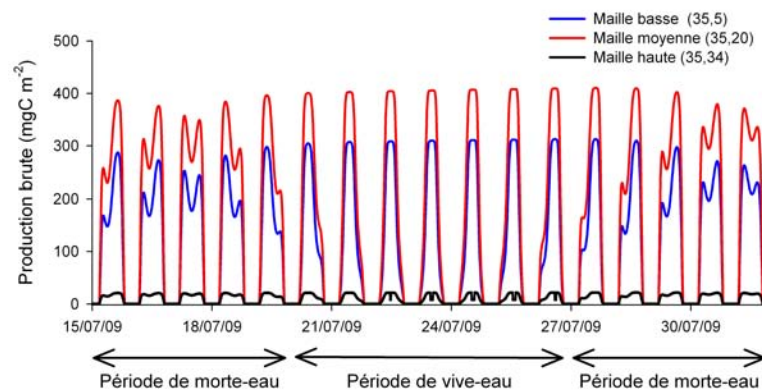


FIGURE 4.19 – Variations de la production primaire brute (GCP en $mgC\ m^{-2}\ 15min^{-1}$) obtenue à partir des données de lumière théorique sur une maille haute (ligne noire), une maille moyenne (ligne rouge) et une maille basse (ligne bleue) de l'herbier à *Zostera marina* entre le 15 juillet 2009 et le 31 juillet 2009.

Chaque mois, le temps d'émergence ne représente qu'une courte période de temps même pour la maille haute (Tableau 4.1) qui peut avoir lieu aussi bien le jour que la nuit. Ceci se traduit par une production de carbone majoritairement assurée durant l'immersion (96 à 100% quelle que soit la maille, Tableau 4.1). En hiver, la part de la production au cours de l'émergence au niveau de la maille haute varie néanmoins entre 0,7% (décembre) et 4,2% (février). Cette période est marquée par une faible intensité lumineuse naturelle et une forte atténuation de cette lumière dans la colonne d'eau.

Tableau 4.1 – Production brute (GCP en $gC\ m^{-2}\ mo^{-1}$), part de la production brute durant l'immersion et du temps d'immersion (respectivement $\%GCPi$ et $\%ti$) au niveau des 3 mailles de référence sur l'herbier dominé par *Zostera marina* entre janvier et décembre 2009.

	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin
MAILLE HAUTE						
GCP	1,10	0,99	3,20	6,64	12,34	17,88
$\%GCPi$	97,0	95,8	97,8	98,8	100	99,7
$\%ti$	98,5	97,0	96,7	97,7	99,2	98,7
MAILLE MOYENNE						
GCP	16,81	16,14	56,40	115,87	208,87	305,44
$\%GCPi$	100	100	100	100	100	100
$\%ti$	100	100	100	100	100	100
MAILLE BASSE						
GCP	9,60	9,56	38,11	79,72	142,27	209,63
$\%GCPi$	100	100	100	100	100	100
$\%ti$	100	100	100	100	100	100
	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
MAILLE HAUTE						
GCP	19,14	18,75	14,42	9,59	4,41	2,13
$\%GCPi$	99,0	98,6	98,8	99,1	99,7	99,3
$\%ti$	97,9	97,6	97,8	98,9	99,9	99,7
MAILLE MOYENNE						
GCP	325,63	323,81	247,14	58,73	70,35	32,56
$\%GCPi$	100	100	100	100	100	100
$\%ti$	100	99,9	100	100	100	100
MAILLE BASSE						
GCP	220,68	220,91	167,45	104,67	45,45	20,08
$\%GCPi$	100	100	100	100	100	100
$\%ti$	100	100	100	100	100	100

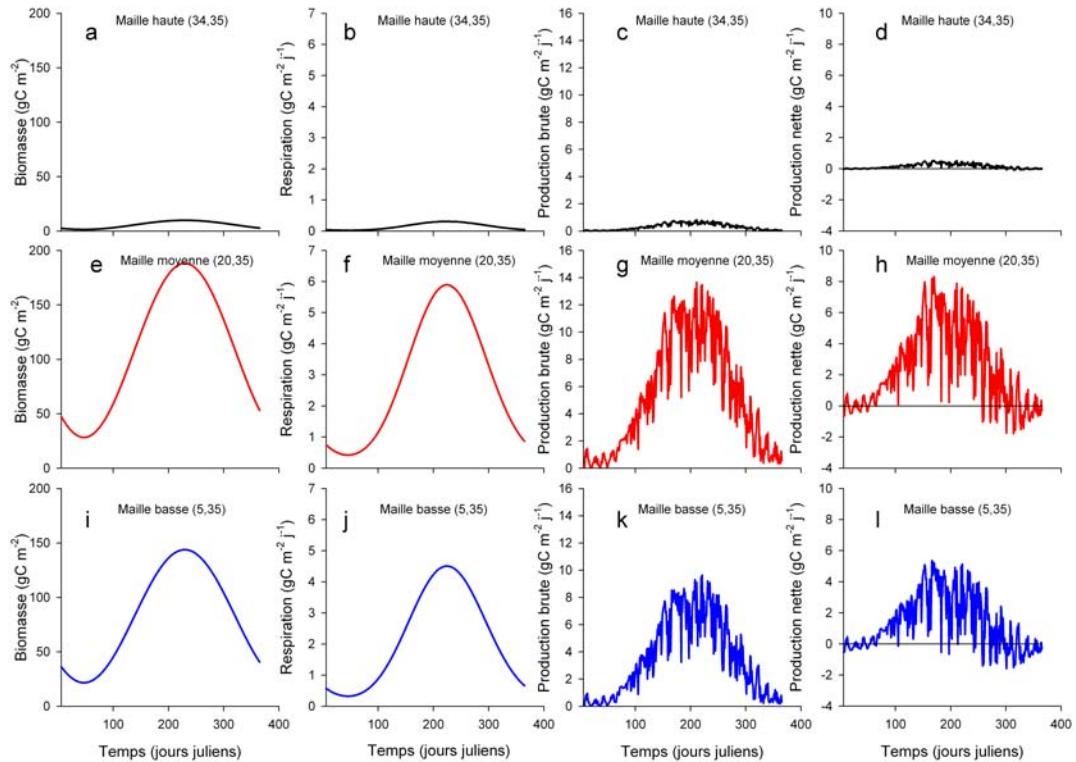


FIGURE 4.20 – Variations annuelles sur une maille haute (a,b,c,d), moyenne (e,f,g,h) et basse (i,j,k,l) de la biomasse (a, e, i en $gC\ m^{-2}$), de la respiration (b, f, j en $gC\ m^{-2}j^{-1}$), de la production brute (c, g, k en $gC\ m^{-2}j^{-1}$) et de la production nette (d, h, l en $gC\ m^{-2}j^{-1}$) de la communauté au niveau des 3 mailles de référence de l'herbier dominé par *Zostera marina*.

La respiration de la communauté varie saisonnièrement avec la biomasse des producteurs primaires (Figures 4.20a,e,i pour la biomasse et Figures 4.20b,f,j pour la respiration de la communauté). La respiration annuelle de la communauté est de $786\ gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ au niveau de la maille basse, $1400\ gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ au niveau de la maille moyenne et $54\ gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ au niveau de la maille haute. La production primaire brute varie saisonnièrement quelle que soit la partie de l'herbier (Figures 4.20c,g,k). La production primaire brute annuelle est de $1281\ gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ pour la maille basse, $2599\ gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ pour la maille moyenne et $111\ gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ (99% pendant l'immersion) pour la maille haute. Enfin le bilan net annuel de carbone est largement autotrophe dans les trois mailles références de l'herbier (Figures 4.20d,h,l) avec

479 $gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ produit au niveau de la maille basse, 846 $gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ au niveau de la maille moyenne et 57 $gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ au niveau de la maille haute (Tableau 4.2). En raison du temps d'émergence très court sur l'année, les flux de carbone à l'émergence ne contribuent que très peu au bilan global quelle que soit la partie de l'herbier étudiée (Tableau 4.2).

Tableau 4.2 – Respiration (*CR*), production brute (*GCP*) et production nette (*NCP*) annuelle de la communauté en $gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ au niveau des 3 mailles de référence sur l'herbier dominé par *Zostera marina*.

	CR	GCP	NCP
MAILLE HAUTE			
Immersion	53	110	57
Emergence	0,8	1	0,2
MAILLE MOYENNE			
Immersion	1032	1878	846
Emergence	0,2	0	-0,2
MAILLE BASSE			
Immersion	789	1268	479
Emergence	0	0	0

En utilisant la lumière théorique qui correspond à un ciel sans nuage, la production primaire est majorée sur l'ensemble des trois mailles de référence (Tableau 4.3). Les différences sont d'autant plus marquées les mois d'hiver (jusqu'à doubler la valeur en décembre). Dans ce cas le bilan annuel de production nette de carbone est de 1054 $gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ au niveau de la maille basse, de 1625 $gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ au niveau de la maille moyenne et 98 $gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ au niveau de la maille haute.

Tableau 4.3 – Production brute estimée en utilisant la lumière théorique (GCP_{It} en $gC\ m^{-2}\ mo^{-1}$), et surestimation par rapport à la valeur obtenue en utilisant la lumière mesurée ($\%GCP_{Im}$) au niveau des 3 mailles de référence entre janvier et décembre sur l’herbier dominé par *Zostera marina*. Les valeurs en gras sont les écarts minimum et maximum.

	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin
MAILLE HAUTE						
GCP_{It}	1,70	1,33	3,62	8,39	15,93	23,12
$\%GCP_{Im}$	154,7	133,8	113,1	126,5	129,1	129,3
MAILLE MOYENNE						
GCP_{It}	26,47	21,69	63,71	149,41	277,10	406,90
$\%GCP_{Im}$	157,4	134,4	113,0	129,0	132,7	133,2
MAILLE BASSE						
GCP_{It}	15,60	13,19	43,26	105,02	193,26	286,72
$\%GCP_{Im}$	162,4	137,9	113,5	131,7	135,8	136,8
	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
MAILLE HAUTE						
GCP_{It}	27,11	26,13	19,56	13,88	7,51	4,02
$\%GCP_{Im}$	141,6	139,4	135,7	144,8	170,1	188,4
MAILLE MOYENNE						
GCP_{It}	475,90	463,81	342,58	239,46	124,77	65,97
$\%GCP_{Im}$	146,2	143,2	138,6	150,9	177,4	202,6
MAILLE BASSE						
GCP_{It}	332,05	325,66	237,45	164,46	83,55	43,17
$\%GCP_{Im}$	150,5	147,4	141,8	157,1	183,8	215,0

*Herbier à *Zostera noltii**

Variation spatiale du métabolisme benthique

L'herbier dominé par *Zostera noltii* est caractérisé par une hauteur qui varie entre 1, 70 et 3, 25 m, les hauteurs sont minimales à l'ouest et maximales à l'est (Figure 4.15b).

À marée basse, le 25 juillet 2009 à 14h (coefficient 103, basse mer prévue à 13h43 heure UT), l'herbier dominé par *Zostera noltii* est totalement émergé (Figure 4.21a). La biomasse des producteurs primaires est hétérogène et varie entre 0 et 284 $gC\ m^{-2}$ (Figure 4.21b). La production primaire brute (Figure 4.21c) et la respiration (Figure 4.21d) de la communauté varient entre 0 et 135 $mgC\ m^{-2}\ 15min^{-1}$ pour la *GCP* et entre 0 et 64 $mgC\ m^{-2}\ 15min^{-1}$ pour la *CR*.

La biomasse dans la partie supérieure de l'herbier (entre 75 et 150 m en abscisse, Figure 4.22) varie entre 0 et 98 $gC\ m^{-2}$ (Figure 4.21b). La production primaire brute (Figure 4.21c) et la respiration (Figure 4.21d) de la communauté y sont faibles et varient respectivement entre 0 et 47 $mgC\ m^{-2}\ 15min^{-1}$ et entre 0 et 22 $mgC\ m^{-2}\ 15min^{-1}$. La biomasse des producteurs primaires dans la partie inférieure de l'herbier (entre 0 et 75 m en abscisse, Figure 4.22) est très hétérogène et varie entre 0 et 284 $gC\ m^{-2}$. La production primaire brute et la respiration de la communauté y sont maximales (jusqu'à 135 $mgC\ m^{-2}\ 15min^{-1}$ pour la *GCP* et 64 $mgC\ m^{-2}\ 15min^{-1}$ pour la *CR*).

Les producteurs primaires de l'herbier dominé par *Zostera noltii* peuvent être exposés à l'air pendant plusieurs heures. La zone supérieure est exposée à l'air à toutes les basses mers de coefficient supérieur à 75 alors que la zone inférieure de l'herbier est émergée seulement lors des marées de grande vive-eau (coefficient > 90).

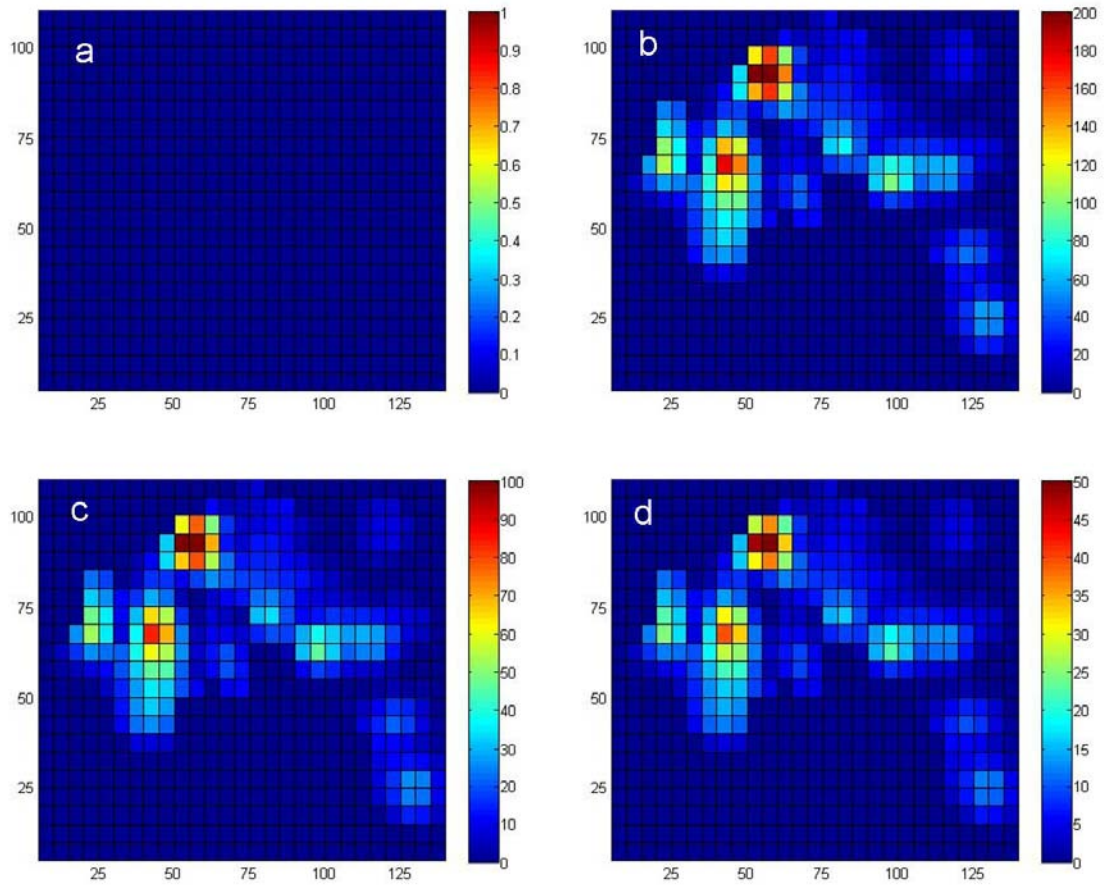


FIGURE 4.21 – Variation spatiale de (a) la hauteur d'eau (m), de (b) la biomasse des producteurs primaires ($gC\ m^{-2}$), de (c) la production primaire brute (GCP en $mgC\ m^{-2}\ 15min^{-1}$) et de (d) la respiration (CR en $mgC\ m^{-2}\ 15min^{-1}$) de la communauté dominée par *Zostera noltii* le 25 juillet 2009 à 14h (marée basse, coefficient 103). La distance en abscisse et en ordonnée est donnée en mètres.

Variation temporelle du métabolisme benthique

Deux mailles "références" ont été choisies pour illustrer les variations temporelles de la biomasse et du métabolisme de la communauté dans l'herbier à *Zostera noltii* (Figure 4.22) :

- Une dans la partie inférieure de l'herbier (maille basse, hauteur 1,95m, coordonnées : 7^{ième} maille en abscisse, 9^{ième} maille en ordonnée)
- Une dans la partie supérieure de l'herbier (maille haute, hauteur 3,05m, coordonnées : 25,5)

la biomasse au sein de ces 2 mailles de référence est très similaire, 53,9 $gC\ m^{-2}$ pour la maille haute et 54,1 $gC\ m^{-2}$ pour la maille basse à t_0 (1^{er} janvier 2009 à 00h00).

Ces deux mailles sont considérées comme représentatives des conditions de lumière et de hauteur d'eau rencontrées dans les 2 parties de l'herbier.

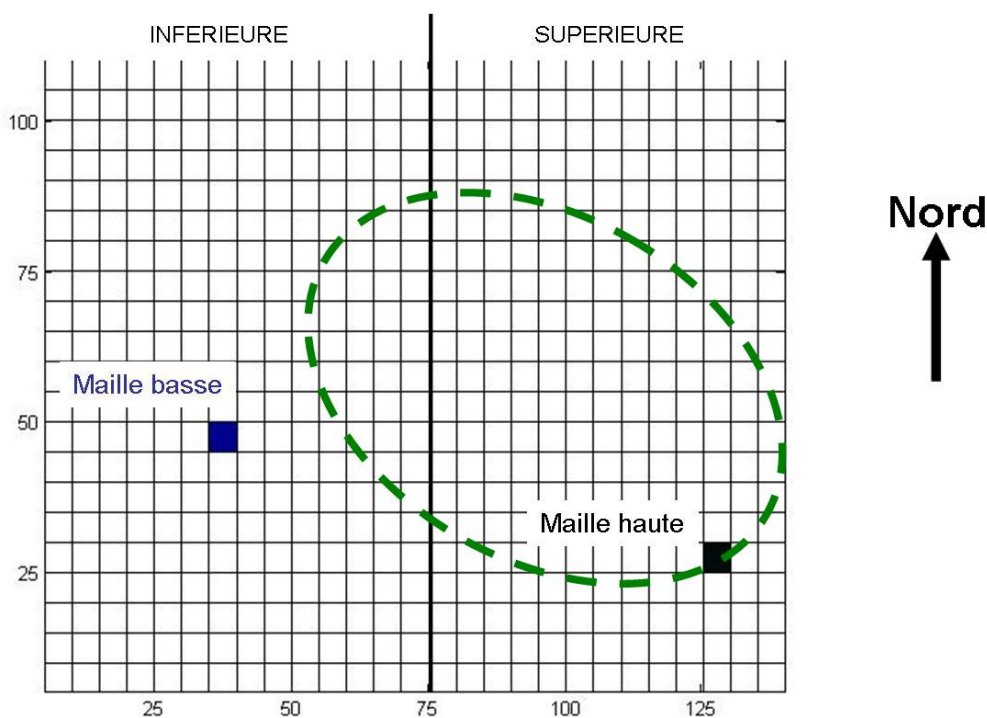


FIGURE 4.22 – Définition géographique des mailles de référence : la maille basse (bleu) et la maille haute (noir). Les pointillés délimitent la partie de l'herbier où les mesures de métabolisme ont été réalisées. La distance en abscisse et en ordonnée est donnée en mètres.

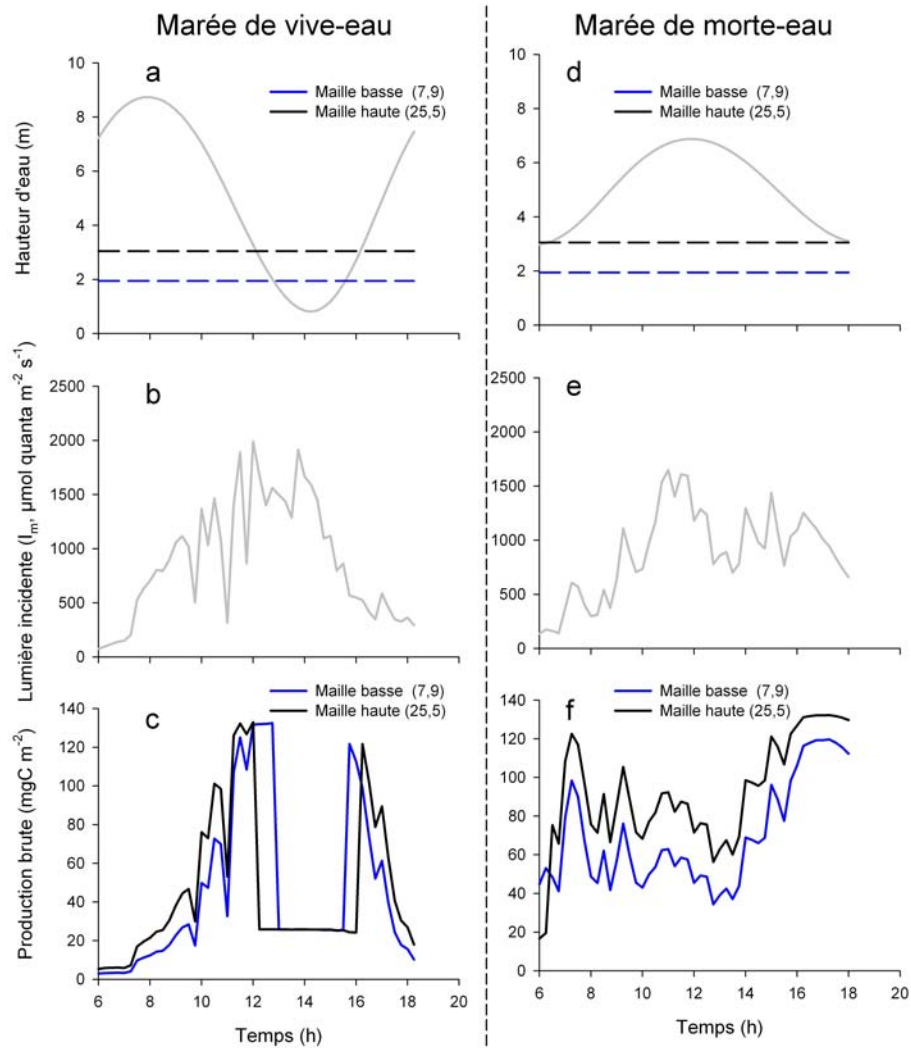


FIGURE 4.23 – Variation de (a et d) la hauteur d'eau (m), de (b et e) la lumière incidente ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), de (c et f) la production brute (GCP en $\text{mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$) de l'herbier sur une maille haute (ligne noire), et une maille basse (ligne bleue) de l'herbier dominé par *Zostera noltii* entre 6h et 18h le (a,b,c) 25 et le (d,e,f) 17 juillet 2009.

Le 25 juillet 2009 (marée de vive-eau, coefficient 103, basse mer prévue à 13h43 heure UT), la lumière incidente (Figure 4.23a) et la hauteur d'eau (Figure 4.23b) au niveau de l'herbier dominé par *Zostera noltii* sont les mêmes que sur l'herbier à *Zostera marina*. En revanche, l'herbier à *Zostera noltii* se situe plus haut sur l'estran (entre 1,70 et 3,25 m au-dessus du zéro des cartes marines). La respiration de la communauté varie au cours de la journée entre l'émergence et l'immersion (données non montrées).

La production primaire brute (Figure 4.23c) augmente progressivement avec l'intensité lumineuse jusqu'à ce que celle-ci soit supérieure à l'intensité de saturation pour laquelle la production est maximale (juste avant midi, $132 \text{ mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$) pour les deux mailles de référence. La brusque diminution de la production primaire brute entre 12h et 16h ($26 \text{ mgC m}^{-2} 15\text{min}^{-1}$) correspond à la production primaire de la communauté lors de l'émergence. Durant cette période, l'intensité lumineuse est supérieure à l'intensité de saturation, la production primaire brute maximale à l'émergence est alors atteinte.

Le 17 juillet 2009 (marée de morte-eau, coefficient 46, basse mer prévue à 5h41 heure UT), la hauteur d'eau varie entre 3,0 m à 6h00 et 6,9 m à 11h45 selon une sinusoïde de période proche de 12h (Figure 4.23d) et aucune des deux mailles n'émerge. La lumière incidente est comparable à celle mesurée le 25 juillet 2009 (Figures 4.23b et 4.23e). Cependant, la production primaire brute (Figure 4.23f) ne suit pas la variation régulière de la lumière incidente du lever au coucher du soleil. La production primaire est maximale le matin et le soir lorsque la hauteur de la colonne d'eau est la plus faible et que la lumière incidente est importante. La production primaire brute n'atteint jamais la production primaire brute maximale (GCP_m) au cours de cette journée. La respiration de la communauté ne varie pas au cours de la journée.

La production primaire brute calculée à partir des données de lumière théorique entre le 15 et le 31 juillet 2009 varie largement entre les marées de morte-eau et de vive-eau (Figure 4.24). Pendant les marées de morte-eau, la hauteur de la colonne d'eau est maximale dans la journée, la production primaire est alors maximale le matin et le soir. En période de vive-eau, la production primaire brute atteint un plateau (GCP_m) avant le midi solaire puis diminue brusquement pendant l'émergence. En lumière théorique, la production primaire maximale est atteinte presque tous les jours entre le 15 et le 31 juillet 2009.

Chaque mois, le temps d'immersion au niveau de la maille haute varie entre 77,0 (juin) et 80,7% (décembre) mais la part de la production primaire brute de la communauté pendant cette période peut varier entre 63,4% en janvier à 95,5% en août (Tableau 4.4). La maille basse est immergée plus de 90% du temps tout au long de l'année et la part de la production primaire durant cette période est supérieure à 80% (Tableau 4.4). Globalement,

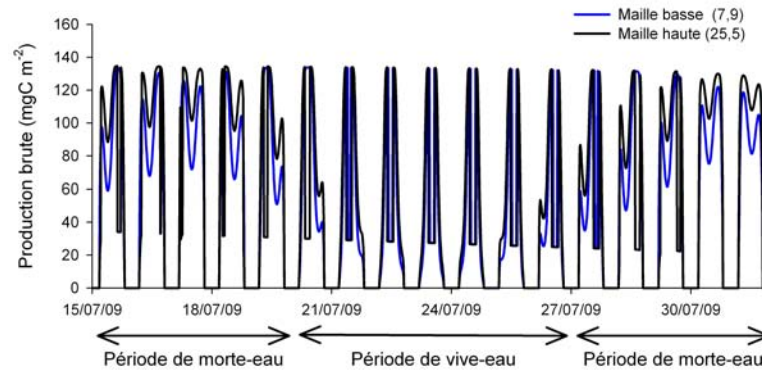


FIGURE 4.24 – Variations de la production primaire brute (GCP en $mgC\ m^{-2}\ 15min^{-1}$) obtenue à partir des données de lumière théorique sur une maille haute (ligne noire) et une maille basse (ligne bleue) de l'herbier à *Zostera noltii* entre le 15 juillet 2009 et le 31 juillet 2009.

la production brute pendant l'immersion représente une part plus importante en fin de printemps et en été malgré un temps d'immersion comparable.

Tableau 4.4 – Production brute (GCP en $gC\ m^{-2}\ mo^{-1}$), part de la production brute durant l'immersion et du temps d'immersion (respectivement $\%GCPi$ et $\%ti$) au niveau des 2 mailles de référence sur l'herbier dominé par *Zostera noltii* entre janvier et décembre 2009.

	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin
MAILLE HAUTE						
GCP	5,20	5,35	19,14	44,97	86,86	115,04
$\%GCPi$	63,4	73,9	81,5	81,7	82,7	84,9
$\%ti$	79,6	79,8	78,6	79,2	78,8	77,0
MAILLE BASSE						
GCP	4,60	4,78	17,64	40,74	77,18	108,90
$\%GCPi$	84,3	86,8	90,4	91,5	94,3	97,4
$\%ti$	93,3	91,8	90,1	91,4	93,3	95,0
	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
MAILLE HAUTE						
GCP	106,34	81,96	50,10	30,42	15,39	9,24
$\%GCPi$	90,9	95,5	92,3	76,7	58,8	61,0
$\%ti$	78,9	80,5	80,2	80,2	80,7	79,5
MAILLE BASSE						
GCP	101,12	78,75	48,18	27,46	12,67	7,59
$\%GCPi$	98,3	98,4	96,5	90,3	81,3	83,5
$\%ti$	94,5	92,4	91,7	92,6	94,3	95,5

A l'échelle annuelle, la respiration atteint un minimum le 14 janvier dans les deux mailles ($0,3 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) et un maximum le 17 juillet ($6,4 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ au niveau de la maille haute et $6,6 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ au niveau de la maille basse). Les variations sont dues à l'alternance mortes-eaux vives-eaux au sein des mailles étudiées (Figure 4.25). La respiration annuelle de la communauté est de $936 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ au niveau de la maille basse et $832 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ au niveau de la maille haute (Tableau 4.5). La production primaire de la communauté est minimale le 19 janvier ($0,1 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ au niveau de la maille haute et $0,03 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ au niveau de la maille basse) et maximale le 3 juillet ($5,4 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ au niveau de la maille haute et $4,4 \text{ gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ au niveau de la maille basse) (Figure 4.25). La production primaire brute annuelle de la communauté est de $570 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ au niveau de la maille haute et de $530 \text{ gC m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ au niveau de la maille basse. Le bilan annuel des flux de carbone (Figure 4.25d, h) à l'émersion est autotrophe alors qu'il est largement hétérotrophe à l'immersion (Tableau 4.5). Globalement, le bilan annuel de production nette de carbone est largement hétérotrophe sur les deux mailles de référence.

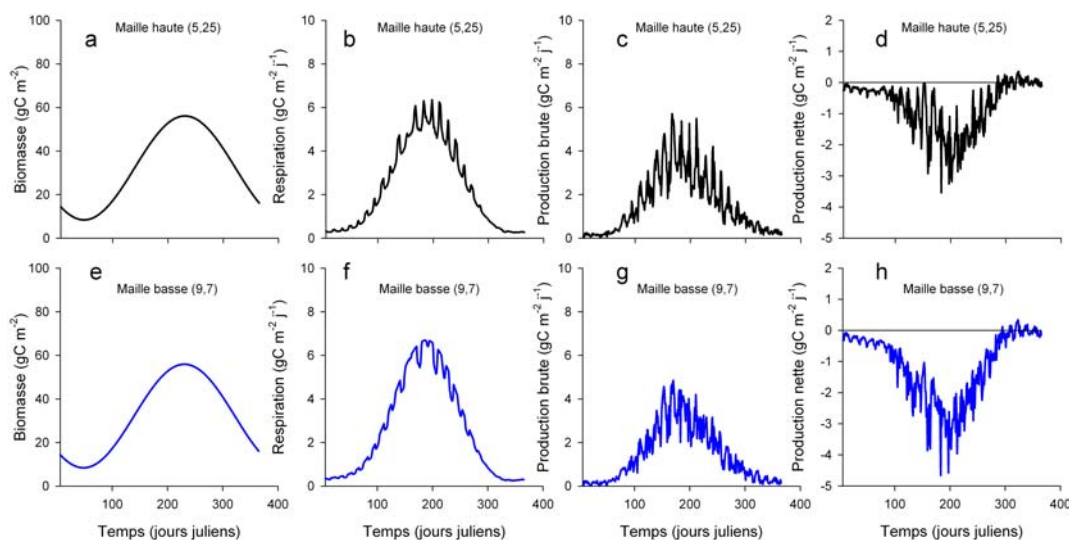


FIGURE 4.25 – Variations annuelles sur une maille haute (a,b,c,d) et basse (e,f,g,h) de la biomasse (a,e en gC m^{-2}), respiration (b,f en $\text{gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$), production brute (c,g en $\text{gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) et production nette (d,h en $\text{gC m}^{-2} \text{ j}^{-1}$) de la communauté sur l'herbier dominé par *Zostera noltii*.

Tableau 4.5 – Respiration (CR), production brute (GCP) et production nette (NCP) annuelles de la communauté (en $gC\ m^{-2}\ an^{-1}$) au niveau des 2 mailles de référence sur l’herbier dominé par *Zostera noltii*.

	CR	GCP	NCP
MAILLE HAUTE			
Immersion	779	488	-291
Emersion	53	82	29
MAILLE BASSE			
Immersion	919	505	-414
Emersion	17	25	8

En utilisant la lumière théorique, la production primaire est majorée à l’échelle mensuelle et annuelle sur l’ensemble des deux mailles de référence (Tableau 4.6). Les différences sont d’autant plus marquées les mois d’hiver. Dans ce cas le bilan annuel de production nette de carbone (production brute moins respiration de la communauté) est de $-57\ gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ au niveau de la maille haute et $-199\ gC\ m^{-2}\ an^{-1}$ au niveau de la maille basse. Là encore, malgré la surestimation de la production primaire brute, le bilan annuel reste hétérotrophe.

Tableau 4.6 – Production brute estimée en utilisant la lumière théorique (GCP_{It} en $gC\ m^{-2}\ mo^{-1}$), et surestimation par rapport à la valeur en utilisant la lumière mesurée ($\%GCP_{Im}$) au niveau des 2 mailles de référence entre janvier et décembre sur l’herbier dominé par *Zostera noltii*. Les valeurs en gras sont les écarts minimum et maximum.

	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin
MAILLE HAUTE						
GCP_{It}	7,49	7,04	21,34	55,70	110,50	148,46
$\%GCP_{Im}$	143,9	131,5	111,5	123,9	127,2	129,0
MAILLE BASSE						
GCP_{It}	4,04	3,81	11,69	30,56	60,82	82,98
$\%GCP_{Im}$	162,6	147,3	121,0	136,7	143,2	136,3
	Juillet	Août	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre
MAILLE HAUTE						
GCP_{It}	153,63	120,02	69,61	43,12	24,31	14,54
$\%GCP_{Im}$	144,5	146,4	139,0	141,8	158,0	157,5
MAILLE BASSE						
GCP_{It}	87,1	67,04	38,64	23,69	13,04	7,84
$\%GCP_{Im}$	151,9	152,4	144,5	157,0	191,9	191,7

4.4 Discussion

Variabilité spatiale

La variation de la hauteur d'eau au sein de chaque herbier est un paramètre important qui conditionne directement le temps d'émersion et indirectement la quantité de lumière disponible et la disponibilité en sels nutritifs pour les producteurs primaires, ainsi que l' O_2 disponible pour les organismes hétérotrophes présents en haut de l'herbier. La prise en compte de cette variabilité spatiale met en avant la grande disparité des conditions environnementales rencontrées par les communautés benthiques. Pendant l'immersion, la lumière disponible pour les communautés benthiques du haut et du bas de l'herbier (plus d'un mètre de différence ici) varie avec l'atténuation de la lumière dans la colonne d'eau. Dans notre étude, la lumière disponible diminue de plus de 40% tous les mètres pour l'herbier dominé par *Zostera marina* et de plus de 50% tous les mètres pour l'herbier dominé par *Zostera noltii*.

Ainsi, dans l'herbier dominé par *Zostera marina*, comme dans celui dominé par *Zostera noltii*, la cartographie de la biomasse des producteurs primaires établie à partir de mesures ponctuelles et de l'interpolation correspond aux observations *in situ*. L'alternance de zones d'herbier et de clairières au sein même des herbiers est le résultat à la fois d'un recrutement faible et d'un développement clonal souterrain important des individus (Laugier *et al.*, 1999). De la partie basse vers la partie haute de l'herbier dominé par *Zostera marina*, la biomasse des producteurs primaires est très hétérogène mais augmente progressivement jusqu'à des maxima dans la partie médiane de l'herbier (Figure 4.13a) puis diminue jusqu'à devenir nulle en haut de l'herbier. Cette distribution reflète une préférence écologique de l'ensemble des producteurs primaires (en particulier de *Zostera marina*) pour la zone médiane qui satisferait le mieux les exigences de cette communauté. En revanche, dans l'herbier dominé par *Zostera noltii*, la biomasse des producteurs primaires est répartie de manière hétérogène sans tendance marquée du bas vers le haut de la zone. Ces résultats sont en accord avec les observations faites sur un autre herbier dominé par *Zostera noltii* dans la baie de Marennes-Oléron par Lebreton *et al.* (2009). Cela suggère que le temps d'émersion n'influence pas la répartition de la biomasse des

producteurs primaires dans ces herbiers dominés par *Zostera noltii*.

Ainsi, la variabilité spatiale de la biomasse, du temps d'émersion et de la lumière disponible (fonction de la hauteur) jouent un rôle important dans la structuration spatiale de la production primaire et de la respiration des communautés benthiques au sein des herbiers intertidaux.

En plus d'être soumises à des conditions environnementales qui reflètent leur position sur l'estran, les mailles de référence sont également représentatives de la distribution spatiale de la biomasse des producteurs primaires le long du gradient de hauteur au sein des deux herbiers : la biomasse varie le long du gradient de hauteur sur l'herbier dominé par *Zostera marina* (utilisation de trois mailles avec des biomasses de producteur primaire différentes) alors que la biomasse des producteurs primaires sur l'herbier dominé par *Zostera noltii* ne suivent aucune tendance marquée le long du gradient de hauteur (utilisation de mailles avec une biomasse de producteur primaire égale).

Flux de carbone

La respiration (CR) et la production primaire brute (GCP) journalière de la communauté estimées dans cette étude sont proches des valeurs obtenues sur d'autres herbiers intertidaux et subtidaux dominés par *Zostera marina* où *Zostera noltii* (Tableau 4.7) avec, cependant, des valeurs maximales toujours supérieures aux données issues de la littérature. Les estimations existantes étaient basées sur des mesures ponctuelles dans le temps ou dans l'espace alors que la forte hétérogénéité spatiale et temporelle des paramètres environnementaux (hauteur d'eau, lumière, température) et biotiques (biomasse des autotrophes et des hétérotrophes, capacité photosynthétique des autotrophes) imposent le calcul ou la mesure des flux de carbone à une échelle supérieure. A partir d'un modèle analytique, la variabilité spatiale et temporelle des principaux paramètres qui influencent le métabolisme a pu être prise en compte pour la première fois, permettant ainsi d'obtenir une gamme de variation des flux de carbone au sein des herbiers dominés par *Zostera marina* et *Zostera noltii*.

L'influence de la température sur le métabolisme de la communauté benthique à l'échelle annuelle est largement admis (Marsh *et al.*, 1986; Plus *et al.*, 2001; Touchette

Tableau 4.7 – Estimations de la respiration journalière (CR) et de la production primaire brute (GCP) des communautés benthiques de l’herbier dominé par *Zostera marina* et *Zostera noltii*. MH =Maille haute, MM =Maille moyenne et MB =Maille basse. ^avaleur moyenne, ^bvaleur ponctuelle et ^cgamme de variation annuelle.

Communauté	Int./Sub.	CR	GCP	Sources
		$gC\ m^{-2}\ j^{-1}$	$gC\ m^{-2}\ j^{-1}$	
<i>Z. marina</i>	Subtidal	1,1 ^a		Lindeboom and de Bree (1982)
<i>Z. marina</i>	Subtidal	2,7 ^a	4,4 ^a	Murray and Wetzel (1987)
<i>Z. marina</i>	Subtidal	2,3 ^b		Nixon and Oviatt (1972)
<i>Z. marina</i>	Subtidal	0,6 ^b	0,3 ^b	Martin <i>et al.</i> (2005)
<i>Z. marina</i>	Intertidal (MH)	0,1-0,3 ^c	0,1-0,7 ^c	Cette étude
<i>Z. marina</i>	Intertidal (MM)	0,4-5,9 ^c	0,1-13,5 ^c	Cette étude
<i>Z. marina</i>	Intertidal (MB)	0,3-4,5 ^c	0,1-9,5 ^c	Cette étude
<i>Z. noltii</i>	Intertidal	1,1 ^a	1,8 ^a	Santos <i>et al.</i> (2004)
<i>Z. noltii</i>	Intertidal (MH)	0,1-5,7 ^c	0,3-6,6 ^c	Cette étude
<i>Z. noltii</i>	Intertidal (MB)	0,1-4,6 ^c	0,3-6,3 ^c	Cette étude

and Burkholder, 2000). Elle a donc été prise en compte indirectement dans cette analyse dans le calcul par la biomasse des producteurs primaires. En revanche, l’influence de la variation de la température au cours de la journée n’a pas été prise en compte. En effet, la variation de température au cours de la journée est généralement faible sauf lors des grandes marées de vive-eau où la température peut varier (augmenter ou diminuer selon la température de l’air) de quelques degrés au cours de l’émersion et de la ré-immersion. Or la production primaire et la respiration durant cette période ne participent que très peu au bilan annuel (Tableaux 4.2 et 4.5), ce qui suggère que la prise en compte de ce paramètre ne modifierait que très peu les bilans annuels de respiration et de production primaire brute des herbiers intertidaux étudiés.

L’herbier dominé par *Zostera marina* est largement autotrophe sur l’année au niveau des mailles références, avec des valeurs maximales journalières ($2,3\ gC\ m^{-2}\ j^{-1}$, Tableau 4.2) supérieures aux estimations moyennes de Duarte and Cebrian (1996) ($0,8\ gC\ m^{-2}\ j^{-1}$) ou de Duarte and Chiscano (1999) ($1,1\ gC\ m^{-2}\ j^{-1}$) basées uniquement sur la production primaire nette des phanérogames marines. Les producteurs primaires associés joueraient donc un rôle important dans les flux de carbone dans les herbiers à *Zostera marina*. Les résultats obtenus sur des mailles dont la biomasse et les conditions

environnementales varient (mailles de référence), suggèrent que l'ensemble de l'herbier est autotrophe. Dans notre étude, la respiration représente environ 50% de la production primaire benthique de la communauté. Cette valeur est comparable aux valeurs avancées par Duarte and Cebrian (1996) (entre 51 et 57% de la *GCP*) et serait attribuée à l'ensemble des organismes hétérotrophes et autotrophes (une part importante serait attribuée à la partie souterraine de la plante d'après Hemminga and Duarte, 2000). Le bilan de carbone de la communauté dominée par *Zostera noltii* est au contraire largement hétérotrophe. Ce résultat est très surprenant et va à l'encontre de ce qui est attendu pour un herbier intertidal où la biomasse des feuilles est entièrement renouvelée plusieurs fois dans l'année (Vermaat *et al.*, 1987). Le fonctionnement du système serait donc largement dépendant d'apports de matière venant d'autres systèmes adjacents. Une autre explication à cette observation serait que la production primaire ne serait pas exportée mais dégradée directement dans le sédiment (Isaksen and Finster, 1996) pour être réutilisée ensuite comme substrat, ce qui limiterait les apports nécessaires à la croissance des feuilles. Même si cette hypothèse peut s'appuyer sur la quantité importante de chlorophylle *a* mesurée dans le sédiment pendant l'année 2008 sur ce site (Ouisse *et al.*, 2010), elle ne peut pas expliquer le bilan de carbone hétérotrophe. Le bilan de carbone n'est hétérotrophe qu'à l'immersion, et est autotrophe à l'émersion. Bien que les conditions de lumière ne soient pas toujours optimales pendant l'immersion (atténuation de la lumière dans la colonne d'eau), la production primaire y est importante et toujours largement supérieure à celle pendant l'émersion (Figure 4.24). En revanche, la respiration journalière à l'immersion calculée à partir des mesures *in situ* représente toujours plus de 60% de la production primaire brute (entre 68 et 747% sur la maille basse et entre 61 et 754% sur la maille haute) et un tel système ne pourrait pas perdurer dans le temps sans des apports de matière très importants. La respiration de la communauté a donc sûrement été surestimée à l'immersion sur l'herbier à *Zostera noltii* et donc également sûrement sur l'herbier à *Zostera marina*. Les mesures de respiration ont été réalisées juste après l'émersion (ré-immersion de la communauté), au moment où la température de l'eau est toujours maximale et pourrait stimuler la respiration des organismes hétérotrophes. Une mesure ponctuelle de la respiration à cette échelle de temps ne serait donc pas suffisante

pour bien estimer la respiration de la communauté.

Variabilité temporelle

Les cycles de marée jouent un rôle important dans la production primaire des herbiers intertidaux. Lors des vives eaux, la production primaire des zones qui restent immergées n'est pas limitée par la lumière mais uniquement par les capacités photosynthétiques des producteurs de la communauté. Pour la partie de l'herbier émergé, la communauté est soumise à des contraintes physiques (auto-ombrage) et biotiques (sels nutritifs) qui limitent fortement la production primaire. En revanche, pendant les mortes eaux, la hauteur d'eau (et le coefficient d'extinction de la lumière dans l'eau) va limiter directement la production primaire du compartiment benthique. La production primaire de la communauté est ainsi assurée le matin et le soir lorsque la lumière est suffisante. En été, la durée du jour est longue, l'intensité lumineuse disponible pour la communauté benthique est importante aussi bien en mortes eaux qu'en vives eaux. En revanche, la diminution importante de la quantité de lumière disponible pour la communauté benthique à partir du début de l'automne (diminution de la durée du jour, de l'intensité maximale) pourrait expliquer la baisse de biomasse pendant l'hiver.

A l'échelle mensuelle, l'émersion semble jouer un rôle mineur dans la production primaire benthique de l'herbier dominé par *Zostera marina* puisque la plus grande partie de l'herbier n'est jamais émergée. Bien que le temps d'émersion de la maille haute de référence sur l'herbier dominé par *Zostera noltii* ne dépasse pas 25% du temps total, la production primaire brute à l'émersion peut contribuer largement à la production primaire brute mensuelle (40% en novembre et décembre). Ainsi, lorsque la durée du jour est courte, que la lumière incidente est faible (autour du solstice d'hiver) et que les particules sont régulièrement remises en suspension (biomasse faible de phanérogames et coups de vent répétés en milieu peu profond), l'émersion constitue une période propice à la photosynthèse dans l'herbier dominé par *Zostera noltii*. Cette période contribue donc largement à la production brute mensuelle de la communauté malgré une réduction de la disponibilité en sels nutritifs pour les feuilles.

4.5 Synthèse et perspectives

Le bilan net journalier et annuel des flux de carbone des herbiers dominés par *Zostera marina* et *Zostera noltii*, calculé à partir des mesures *in situ*, a permis de mettre en évidence les principales tendances des flux de carbone à l'échelle de la communauté dans ces systèmes complexes. L'estimation de la production primaire benthique est plus robuste que celles basées uniquement sur des variations de biomasse du producteur primaire dominant dans la communauté mais les calculs sont dépendants des équations utilisées et des données disponibles. L'analyse des résultats, encore préliminaire, met déjà en évidence des tendances marquées et un fonctionnement différent de ces deux herbiers, soulignant l'importance de la prise en compte de la variabilité spatiale et temporelle en milieu côtier.

L'utilisation d'un modèle analytique est une étape dans la quantification des flux de carbone au sein des écosystèmes côtiers. En plus de donner des estimations des flux de carbone au sein des deux herbiers étudiés, le modèle est un outil de détection de certains manques qui pourront être comblés par de nouvelles mesures *in situ*. Une analyse de sensibilité des paramètres utilisés permettrait également de classer les paramètres selon les variations qu'ils génèrent et d'en extraire les paramètres clés qui aideront à expliquer de manière simple les variations du métabolisme des herbiers intertidaux.

PARTIE III

Devenir de la production benthique dans le réseau trophique

Ecologie trophique au sein d'herbiers intertidaux

5.1 *Isotopes stables : principe de mesure et utilisation en écologie trophique*

Deux atomes sont dits isotopes s'ils ont le même nombre de protons mais un nombre de neutrons différent. Ils sont dits stables s'ils persistent indéfiniment sous la même forme ou radioactifs si le noyau se désintègre spontanément au cours du temps. Les différents isotopes stables de chaque élément sont présents en proportion fixe dans la nature (Table 5.1).

Tableau 5.1 – Abondances moyennes des principaux isotopes stables utilisés en écologie.

Element	Isotope 1		Isotope 2	
	Forme	Abondance (%)	Forme	Abondance (%)
Carbone	^{12}C	98,89	^{13}C	1,11
Azote	^{14}N	99,63	^{15}N	0,37
Oxygène	^{16}O	99,76	^{18}O	0,20
Soufre	^{32}S	95,00	^{34}S	4,21

Les éléments les plus utilisés en écologie trophique sont le carbone et l'azote. L'abondance de chacun des isotopes dans un organisme peut être déterminée par analyse en spectrométrie de masse isotopique.

Dans l'analyseur élémentaire, les échantillons sont d'abord oxydés à 1050°C, puis réduits à 650°C afin de transformer l'intégralité de la matière organique en CO_2 , N_2 et H_2O (Figure 5.1). Les molécules d'eau sont ensuite éliminées. Le CO_2 et le N_2 sont transférés dans le spectromètre de masse isotopique, via une interface à flux continu, pour y être séparés. Les gaz sont ionisés et focalisés dans un champ magnétique qui les

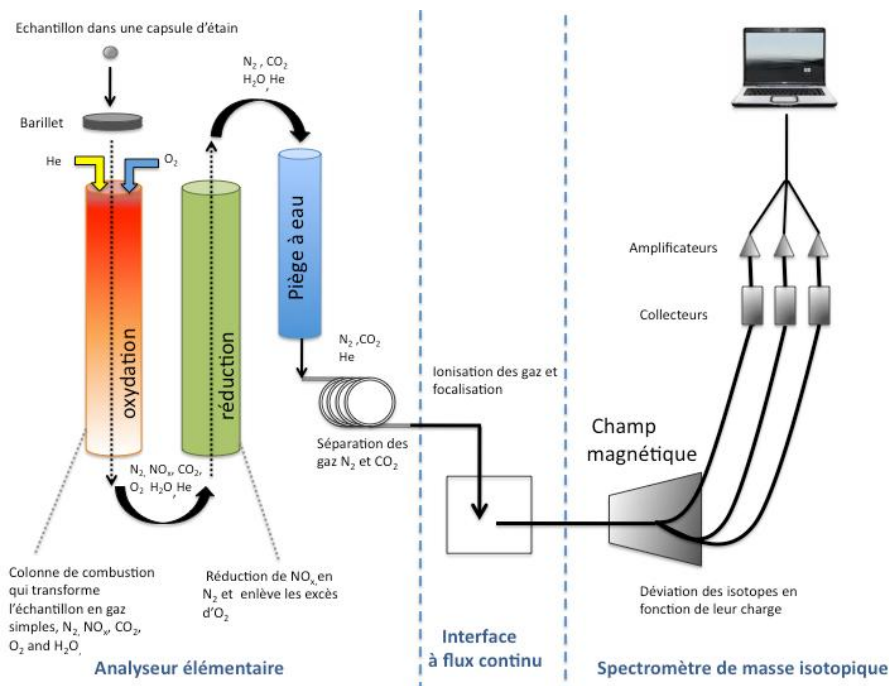


FIGURE 5.1 – Fonctionnement du spectromètre de masse isotopique.

dévie en fonction de leur masse. Des collecteurs comptabilisent les différents isotopes et transmettent l'information à l'interface informatique. L'hélium est utilisé comme gaz vecteur dans l'ensemble du système de mesure.

L'abondance de l'isotope lourd est rapportée à l'abondance de l'isotope léger et ce rapport est comparé à un rapport fixé par un standard international. Le rapport $^{12}C/^{13}C$ du Vienna Pee Dee Belemnite (V-PDB), roche fossile du Carbonifère, est utilisé pour le carbone et le rapport $^{15}N/^{14}N$ de l'azote atmosphérique pour l'azote. Les rapports isotopiques utilisés en écologie trophique s'expriment en unité δ (‰).

$$\delta^{13}C = \left[\frac{(^{13}C/^{12}C)_{\text{echantillon}}}{(^{13}C/^{12}C)_{\text{standard}}} - 1 \right] \times 10^3 \quad (5.1)$$

$$\delta^{15}N = \left[\frac{(^{15}N/^{14}N)_{\text{echantillon}}}{(^{15}N/^{14}N)_{\text{standard}}} - 1 \right] \times 10^3 \quad (5.2)$$

Par définition, la valeur δ des standards est égale à zéro.

La composition isotopique des producteurs primaires dépend à la fois de celle des éléments minéraux incorporés mais également des réactions chimiques intervenant au

cours de la synthèse de la matière organique. Lors de la photosynthèse, les producteurs primaires acquièrent les rapports isotopiques de leur source minérale de carbone et d'azote et l'assimilation du carbone inorganique (CO_2 et HCO_3^-) via différentes voies de synthèse (C3, C4 ou CAM) affecte la composition isotopique des producteurs primaires (Raven *et al.*, 2002). Par conséquent, chaque producteur primaire, appelé source, est alors caractérisé par un δ propre au sein d'un écosystème (Fry and Sherr, 1984; DeNiro and Epstein, 1981).

Lors du transfert de matière d'un producteur primaire vers un niveau trophique supérieur, la signature isotopique est légèrement altérée, le consommateur s'enrichit en isotope lourd (^{13}C et ^{15}N), c'est ce qu'on appelle le fractionnement isotopique. Celui-ci résulte des mécanismes d'assimilation de la nourriture, de la respiration (carbone) et de l'excrétion (azote) des organismes. Bien que la variabilité du fractionnement isotopique soit importante, un enrichissement moyen peut être établi le long du réseau trophique (Figure 5.2). Ainsi, un enrichissement moyen en carbone de 1‰ entre une source et son consommateur ou entre un organisme et son consommateur est souvent admis (Vander Zanden and Rasmussen, 2001; McCutchan *et al.*, 2003). En revanche, l'enrichissement du $\delta^{15}N$ varie, entre autre, selon le niveau trophique et un fractionnement moyen de 2,5‰ est considéré entre un producteur primaire et son consommateur et de 3,4‰ entre un consommateur primaire et un prédateur (Vander Zanden and Rasmussen, 2001).

Ainsi, le fractionnement isotopique entre deux niveaux trophiques permet de reconstituer les grandes voies de transfert au sein d'un écosystème.

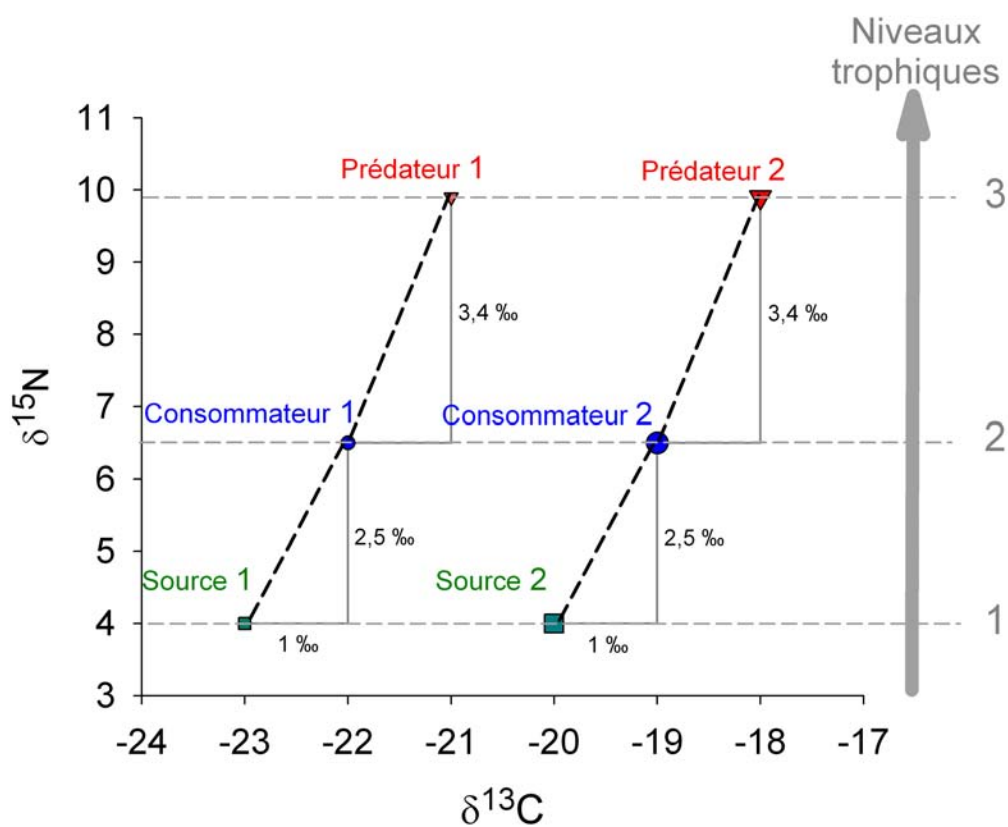


FIGURE 5.2 – Illustration du principe de fractionnement isotopique théorique au sein de deux voies trophiques entre une source (matière organique ou producteur primaire), un consommateur primaire et un prédateur.

5.2 Contexte général et résumé

La production primaire au sein de communautés de phanérogames marines est très importante (Duarte and Cebrian, 1996) et peut varier en fonction des conditions environnementales (Chapitre 3 : Ouisse *et al.* (En révision)). La matière ainsi synthétisée à partir de composés inorganiques par les autotrophes peut alors être exportée dans des systèmes adjacents ou bien consommée sur place par des organismes de niveau trophique supérieur. L'exportation peut représenter une part importante du devenir de la matière cependant, la mise en évidence de ce phénomène est difficile et sa quantification impossible. En revanche, l'étude des réseaux trophiques dans les herbiers de phanérogames marines est possible grâce notamment à l'utilisation de traceurs naturels comme les isotopes stables (Lepoint *et al.*, 2004) ou les acides gras (Jaschinski *et al.*, 2008). Il a ainsi été mis en évidence que les phanérogames marines ne sont que très rarement consommées directement par les invertébrés (Lepoint *et al.*, 2000; Kitting *et al.*, 1984; Moncreiff and Sullivan, 2001; Kang *et al.*, 2003, par exemple). Les micro- ou macroalgues associées aux phanérogames marines (épiphytes ou fixées sur les roches) constituent une autre source de nourriture plus facilement assimilable sur laquelle de nombreux invertébrés se nourriraient (Borowitzka *et al.*, 2006; Moncreiff and Sullivan, 2001; Kitting *et al.*, 1984, par exemple). Enfin le microphytobenthos semble avoir un rôle prépondérant dans le réseau trophique des herbiers sablo-vaseux (Lebreton, 2009; Kang *et al.*, 2003) où leur biomasses sont bien plus importantes que dans cette étude.

Le réseau trophique semble donc très variable en fonction des herbiers étudiés et de leurs caractéristiques respectives. De plus il pourrait être fortement affecté par les variations d'abondance des sources au cours de l'année. Par exemple, l'absence d'*Enteromorpha* spp. en hiver (herbier à *Zostera marina*) ou d'épiphytes en été (herbier à *Zostera noltii*) pourraient affecter l'abondance des brouteurs, celle-ci influençant par la suite l'ensemble des interactions au sein de la communauté.

Dans ce contexte, l'objectif de ce chapitre est de mettre en évidence les principales voies trophiques qui existent dans ces deux herbiers intertidaux dominés par *Zostera marina* et *Zostera noltii* dans des conditions contrastées d'abondance de sources, en hiver et en été.

Le réseau trophique de chaque herbier a été étudié en février et septembre 2009 en s'appuyant sur le fractionnement isotopique entre une source et son consommateur décrit pour le carbone et l'azote dans la section 1 de ce chapitre.

9 sources ont été échantillonnées pour chaque herbier aux deux dates de prélèvement : 4 macroalgues, les épiphytes associés aux phanérogames marines, la matière organique sédimentée (*SOM*) et en suspension sur le site (*POM_S*) et au large (*POM_M*) ainsi que des plants de *Zostera marina* ou *Zostera noltii* selon le site. Le $\delta^{13}C$ des sources couvre une large gamme de valeurs dans l'herbier à *Zostera marina* (entre $-23,5$ et $-10,5\%$ en février et entre $-23,2$ et $-10,2\%$ en septembre) et dans l'herbier à *Zostera noltii* (entre $-23,5$ et $-10,5\%$ en février et entre $-23,2$ et $-9,2\%$ en septembre). La signature isotopique du *POM* est la plus appauvrie en $\delta^{13}C$ alors que celles de *Zostera marina* et *Zostera noltii* sont les plus enrichies en $\delta^{13}C$. La signature isotopique des épiphytes est différente de celles des *Zostera marina* et *Zostera noltii* mais proche de celles des macroalgues, rendant difficile la mise en évidence de leur place dans le réseau trophique. La matière organique sédimentée (*SOM*) a la signature moyenne de l'ensemble des sources. Cette source serait donc composée d'un mélange de sources présentes dans les herbiers toute l'année.

78 consommateurs ont été collectés dans l'herbier à *Zostera marina* et 45 dans l'herbier à *Zostera noltii*. Seules les espèces collectées aux deux dates ont été prises en compte pour l'analyse de la structure du réseau trophique, soit 34 consommateurs pour l'herbier dominé par *Zostera marina* et 18 pour l'herbier dominé par *Zostera noltii*. Le réseau trophique de chaque herbier apparaît stable dans le temps malgré la variation d'abondance des producteurs primaires. Les structures des réseaux trophiques de chaque herbier sont également proche avec une forte dominance des prédateurs. Compte tenu du fractionnement isotopique, le *POM* et *Zostera noltii* semblent peu consommés directement par les organismes échantillonnés. La source théorique de *Jujubinus striatus* (Gastéropode brouteur) a une signature proche de la signature de *Zostera marina*, ce qui indique une consommation directe. Les brouteurs dans cet herbier ont une signature isotopique variable qui suit la grande variabilité de la signature des macroalgues. Les filtreurs ne se nourriraient pas sur la *POM* mais plutôt sur la *SOM* qui serait remise

en suspension à proximité du fond comme cela a été suggéré dans d'autres milieux côtiers sédimentaires (Riera and Richard, 1996; Schaal *et al.*, 2008). Les dépositives de surface ou de subsurface ont une signature proche de la *SOM*. Enfin, les prédateurs sont nombreux et leur signature isotopique variable en $\delta^{15}N$ ce qui suggère un régime omnivore. Ces prédateurs pourraient contrôler également la biomasse de l'ensemble des autres consommateurs ("Top-down control") comme cela a déjà été décrit dans un herbier à *Zostera marina* (Jaschinski and Sommer, 2008).

En conclusion, la stabilité du réseau trophique des deux herbiers intertidaux au cours du temps souligne une utilisation importante de la *SOM* qui permettrait, via la voie détritique, l'incorporation de *Zostera marina* et *Zostera noltii* dans le réseau trophique. Il reste néanmoins à quantifier l'intensité des flux entre sources et consommateurs dans ces écosystèmes complexes.

L'article présenté ci-après a été soumis à *Marine Biology* le 29 septembre 2010.

5.3 Article 4: Food web stability in intertidal *Zostera marina* and *Zostera noltii* communities over the seasonal primary producer biomass variations: stable isotopes evidence

Vincent OUISSE, Pascal RIERA, Aline MIGNÉ, Cédric LEROUX and Dominique DAVOULT

Manuscript in revision to *Marine Biology*

Abstract

The food web of two intertidal seagrass (*Zostera marina* and *Zostera noltii*) beds which may be influenced by the seasonal abundance of source variations was studied in winter and in summer through $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ analysis. In spite of high relative variation abundance of main primary producers in the two sites, the food web did not vary over the course of the year. The $\delta^{13}C$ range of primary producers was wide. *Zostera marina* was the most ^{13}C -depleted source that could only be consumed by the grazer *Jujubinus striatus*. Deposit and filter feeders have a similar $\delta^{13}C$ and could use a mix of particulate and sedimented organic matter (*POM* and *SOM*, respectively), largely composed by detritus from macroalgae and seagrass. This trophic pathway allows to incorporate locally the high biomass produced by seagrasses. The wide $\delta^{15}N$ range of predators revealed an omnivore feeding behaviour.

Introduction

Seagrass beds constitute extremely complex ecosystems in shallow coastal waters regard to both diversity and abundance of organisms (Heck *et al.*, 1995). Although often the most important in biomass, seagrasses only represent one component of primary producers that also include significant biomass of benthic micro and macroalgae, epiphytic algae and phytoplankton (McRoy and McMillan, 1977). These complex systems are highly productive (Duarte and Cebrian, 1996) but the fate of primary production is still a matter of study. The export of detrital matter from seagrass beds to adjacent areas is probably important. It has been highlighted by few food web studies (Schaal *et al.*, 2008), but the intensity of fluxes is difficult to quantify. The transfer of matter from primary producers to higher trophic levels in seagrass bed has been largely investigated in subtidal areas using stable isotopes. This technique has been shown to be relevant to study several aspects of seagrass ecosystem functioning (see Lepoint *et al.*, 2004, for review). In particular, stable isotope ratios of carbon and nitrogen are frequently used in marine habitats to discriminate which primary producers support the food web (e.g. DeNiro and Epstein, 1978, 1981; Fry and Sherr, 1984). Based on this technique, the contribution of phytoplankton to the diet of filter feeders in coastal areas can be variable according to organisms (e.g. Riera and Richard, 1997; Riera, 1998). Recent studies in seagrass beds have shown strong trophic linkages between epiphytic algae and consumers whereas fresh seagrass leaves were assumed to be of a minor importance (e.g. Lepoint *et al.*, 2000; Moncreiff and Sullivan, 2001; Jaschinski *et al.*, 2008). Benthic microalgae can also be of great importance in the food web of muddy seagrass beds, as recently reported in the Montego estuary (Baeta *et al.*, 2009b) or in the Marennes-Oléron basin (Lebreton, 2009). Finally, macroalgae through the detrital material pool have also been suggested to significantly contribute to consumers diet (e.g. McConnaughey and McRoy, 1979; Kharlamenko *et al.*, 2001; Connolly *et al.*, 2005).

Ouisse *et al.* (2010) have recently shown a strong seasonal variation in the relative abundance of the different co-occurring primary producers in a *Zostera noltii* bed. This challenges conclusions of food web studies based on a single sampling. Considering the temporal variability of food web functioning in these ecosystems sounds therefore of

paramount importance to understand the significance of each potential food source.

In this context, the aims of this study were to (1) highlight the main trophic pathways characterizing the food webs of two intertidal seagrass (*Zostera marina* and *Zostera noltii*) communities and (2) to study the impact of the seasonal variability of primary producer abundance on the food web structure and functioning of these communities.

Materials and methods

Study site

The present study was carried out on two temperate intertidal seagrass beds in a mega-tidal system near Roscoff (Western English Channel, France). The *Zostera marina* (48°N44.299, 3°W58.390) and the *Zostera noltii* (48°N41.735, 3°W57.653) beds are located below 1.80 and 3.30m (above chart datum) respectively, and can emerge for several hours during low water spring tides. The sediment was sandy (median grain size: 329 and 260 μm in *Zostera marina* and *Zostera noltii* sites, respectively) and the fine grain part ($< 63 \mu\text{m}$) was negligible ($< 2.1\%$) in both sites.

Sample collection

The sampling was carried out during spring tide in February and August 2008 in the two *Zostera* beds. The most abundant food sources (organic matter, algae and seagrass) and the most common consumers (endofauna, epifauna and fishes) were sampled during low tide in each sampling site. Benthic microalgae were not collected in both sites because of the lack of collecting methods appropriate to low benthic microalgae biomass in sandy beds. At the *Zostera noltii* site, [Ouisse et al. \(2010\)](#) have measured high Chlorophyll *a* content (133.70 mgChla m^{-2}) in sediment but the associated primary production remained very low, highlighting the low benthic microalgae biomass in the site. All samples of macroalgae, seagrass (roots, leaves) and macrozoobenthic organisms were collected by hand whereas fishes were collected with a fishnet (mesh size 1 cm) in *Zostera* beds. In the *Zostera noltii* bed, few fishes have been sampled due to the presence of large drifting macroalgae. 20 L sea water was collected at ca 50 cm depth on each site for suspended particulate organic matter (*POM* of the site, *POM_S*) and at more than 5 km offshore (in order to avoid the presence of macrophyte detritus in the water column) for

marine *POM* (POM_M). Sedimented Organic Matter (*SOM*) was collected by scraping the upper two centimetres of sediment at low tide in each site.

Sample processing

In the laboratory, the macroalgae and seagrass with epiphytes were cleaned in filtered ($0.45 \mu m$) seawater in order to remove detrital fragments and attached animals. *Zostera* leaves were carefully scraped with a thin brush (Dauby and Poulicek, 1995) and removed epiphytes were then cautiously resuspended in filtered seawater. Both *POM* and epiphytes were pre-filtered on a $63 \mu m$ mesh to remove zooplankton, meiofauna organisms and large detritus. The cleaned *POM* and epiphyte samples were then filtered on precombusted ($450^\circ C$, $4h$) Whatman GF/F filters. All macrozoobenthic individuals were starved ($12h$ in $0.45 \mu m$ filtered seawater) to clear their guts. Fleshes were then extracted from their shell (molluscs) or their cuticle (crustaceans). Whole animal (small specimens) or muscle tissue (large specimens and fishes) were analysed. All samples (*POM*, *SOM*, *Zostera* spp., epiphytes, macroalgae and consumers) were quickly acidified ($1M HCl$) in order to remove carbonates, rinsed with distilled water and dried ($60^\circ C$, $48h$). All samples were then ground to powder using a mortar and pestle before being frozen at $-32^\circ C$ for preservation pending stable isotope analyses.

Stable isotope analyses

Carbon and nitrogen isotope ratios were determined using a Flash EA CN analyser coupled with a Finnigan Delta Plus mass spectrometer, via a Finnigan Con-Flo III interface. Data were expressed in conventional δ unit notation

$$\delta X = \left[\frac{R_{sample}}{R_{standard}} - 1 \right] \times 10^3 \quad (5.3)$$

with X is ^{13}C or ^{15}N and R is $^{13}C/^{12}C$ ratio for carbon or $^{15}N/^{14}N$ ratio for nitrogen. The ^{13}C and ^{15}N abundances were calculated in relation to the certified reference materials Vienna-Pee Dee Belemnite-limestone (V-PDB) and atmospheric di-nitrogen (N_2). The V-PDB and N_2 at air-scales were achieved using in-house protein standards, calibrated against NBS-19 and IAEA N3 reference materials. The standard deviation of repeated measurements of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of the laboratory standard was 0.10‰ versus V-PDB and 0.05‰ versus at-air, respectively.

Primary producer biomass and organic matter in the sediment

In February and August 2008, Primary producer biomass in three samples (cores of 0.071 m^2) was determined in *Zostera marina* and *Zostera noltii* beds. *Rhodophyta*, *Phaeophyta*, *Chlorophyta* and seagrass (seagrass leaves and epiphytes) were dried separately at 60°C to a constant weight. On additional samples, *Zostera* leaves and epiphytes were separated (see above for method) and dried at 60°C to a constant weight. Epiphyte biomass per area unit was finally calculated from the ratio epiphyte-seagrass biomass and the total seagrass-plus-epiphyte biomass per area unit. Carbon part of Dry Weight (*DW*) of each primary producer was estimated from CHN analysis and then used to express biomass as $gC \text{ m}^{-2}$ using a carbon part of DW of 43.5% for *Zostera noltii*, 40.1% for *Zostera marina*, 33.7% for perennial macroalgae (small red and brown algae) and 35.2% for ephemeral macroalgae (*Enteromorpha* spp.).

Organic matter content in sediment was estimated in spring and autumn 2008 in *Zostera marina* and *Zostera noltii* beds. At each sampling date, six sediment cores (2.9 cm^2 , 1 cm depth) were sampled (three at the upper and three at the lower level). Samples were dried at 60°C to a constant weight (W_d), combusted for $6h$ (520°C) and weighed again (W_c). The percentage of organic matter in the sediment (OM_{sed}) was calculated using the following formula

$$OM_{sed} = 100 \times \frac{(W_d - W_c)}{W_d} \quad (5.4)$$

Data and Statistical analyses

At each site, only common sources and consumers of the two sampling dates were used for further analyses. For statistical analyses on isotopic ratios, macrozoobenthic organisms were merged in four trophic groups, grazers, deposit feeders, filter feeders and predators, according to literature.

As most outputs did not satisfy the conditions of normality, differences between sampling dates for organic matter content in sediment and isotopic ratios of potential primary food sources (organic matter, seagrass, macroalgae and epiphytes) and trophic groups were analysed using non-parametric Mann-Whitney U tests.

Results

Abundance and isotope ratios of sources

At the *Zostera marina* site, the main benthic primary producer biomass ($mean \pm SD$) was $23.0 \pm 6.7 \text{ gC m}^{-2}$ in February and $80.0 \pm 29.7 \text{ gC m}^{-2}$ in August (Figure 5.3a). Seagrass leaves represented more than 90% of the benthic primary producer biomass in February while the biomass of red and brown macroalgae fixed on small rocks were low (9%). Epiphytes biomass and ephemeral green macroalgae (*Enteromorpha* spp.) biomass were negligible. In contrast, *Enteromorpha* spp. was the most abundant source in August (53%) and *Zostera marina* leaves represented only 39% of the main primary producer biomass. The relative biomass of other macroalgae biomass did not vary (8%). The mean ($\pm SD$) organic matter content in the sediment was low and varied between $1.33 \pm 0.16\%$ in spring and $1.86 \pm 0.51\%$ in autumn.

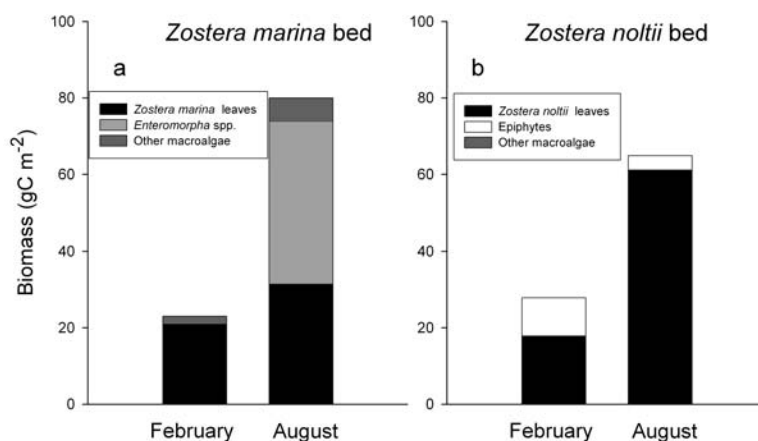


FIGURE 5.3 – Mean biomass (gC m^{-2}) of main benthic primary producers in the (a) *Zostera marina* and (b) *Zostera noltii* beds in February and August 2009.

At the *Zostera noltii* site, the biomass of main benthic primary producers ($mean \pm SD$) was $27.9 \pm 13.8 \text{ gC m}^{-2}$ in February and more than two fold higher in August ($57.0 \pm 22.1 \text{ gC m}^{-2}$, Figure 5.3b). Macroalgae were present but scattered on little rocks and their biomass was negligible for both dates. While *Zostera noltii* leaves dominated the biomass of primary producer in February (64%) and August 2008 (94%), epiphytes represented more than one third of the main benthic primary producer

biomass in February (35%). The mean organic matter content in the sediment was low ($0.98 \pm 0.29\%$ in spring and $1.12 \pm 0.19\%$ in autumn).

At both sites, 9 sources were collected for stable isotope analyses in February and August (Tables 5.2 and 5.3). Among them, *Zostera* spp. (roots, leaves and old leaves, depending on the site) was the most ^{13}C -enriched source whereas the marine *POM* (POM_M) was the most ^{13}C -depleted source (Figure 5.4 and 5.5).

Table 5.2 – $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ (mean \pm standard deviation) of sources and consumers sampled in February and August 2008 in *Zostera marina* bed. According to the literature, *TG* corresponds to trophic groups: symbiosis (*S*), grazers (*G*), filter feeders (*FF*), deposit feeders (*DF*) and predators (*P*).

Code	Group/species	TG	February			August		
			n	$\delta^{15}N$	$\delta^{13}C$	n	$\delta^{15}N$	$\delta^{13}C$
POLYCHAETA								
1	<i>Cirriiformia tentaculata</i>	DF	3	8.5 \pm 0.4	-17.5 \pm 0.3	3	7.0 \pm 0.4	-17.8 \pm 0.4
2	<i>Arenicola marina</i>	DF	2	9.2	-16.4	1	9.8	-17.3
3	<i>Glycera tridactyla</i>	P	2	13.0	-16.6	3	11.9 \pm 0.2	-16.7 \pm 0.2
4	<i>Lanice conchilega</i>	FF	2	10.2	-17.9	2	8.1	-18.7
5	<i>Lumbrineris</i> sp.	P	3	11.0 \pm 0.0	-17.2 \pm 1.0	3	8.9 \pm 0.3	-16.9 \pm 0.5
6	<i>Megalomma vesiculosum</i>	FF	3	8.0 \pm 0.4	-18.3 \pm 0.3	3	8.2 \pm 0.4	-18.1 \pm 0.3
7	<i>Notomastus latericeus</i>	DF	3	8.9 \pm 1.6	-17.3 \pm 0.2	3	5.4 \pm 0.1	-17.4 \pm 0.6
8	<i>Perinereis cultrifera</i>	DF	3	9.2 \pm 0.3	-18.6 \pm 0.8	3	7.6 \pm 0.5	-18.0 \pm 0.1
9	<i>Phyllodoce</i> sp.	P	1	11.0	-17.3	2	10.7	-16.6
MOLLUSCA								
10	<i>Aplysia punctata</i>	G	2	7.4	-23.7	3	7.7 \pm 0.3	-20.0 \pm 0.3
11	<i>Dosinia exoleta</i>	FF	3	9.8 \pm 0.3	-19.1 \pm 0.2	2	8.5	-18.6
12	<i>Ensis ensis</i>	FF	1	7.8	-18.0	1	7.0	-17.9
13	<i>Gibbula cineraria</i>	G	3	9.9 \pm 0.1	-14.9 \pm 1.5	3	9.0 \pm 0.5	-16.5 \pm 0.2
14	<i>Gibbula penmanti</i>	G	3	9.3 \pm 0.4	-16.2 \pm 0.1	3	9.3 \pm 0.3	-16.0 \pm 0.4
15	<i>Jujubinus striatus</i>	G	3	9.6 \pm 0.1	-7.4 \pm 0.8	2	9.1	-11.5
16	<i>Loripes lucinalis</i>	S	3	-1.1 \pm 0.6	-28.4 \pm 0.6	3	2.2 \pm 0.2	-27.6 \pm 0.6
17	<i>Lucinoma borealis</i>	S	3	1.8 \pm 0.5	-28.1 \pm 0.1	2	0.7	-25.8
18	<i>Nassarius reticulatus</i>	P	3	12.0 \pm 0.3	-15.4 \pm 0.3	3	12.2 \pm 0.2	-14.2 \pm 0.6
19	<i>Tricolia pullus</i>	G	3	9.8 \pm 0.2	-14.2 \pm 0.2	3	10.5 \pm 0.5	-17.7 \pm 0.4
ECHINODERMATA								
20	<i>Ophiura ophiura</i>	P	1	9.0	-15.2	1	7.9	-15.2
CNIDARIA								
21	<i>Anemonia viridis</i>	P	3	10.2 \pm 0.2	-16.9 \pm 0.5	3	9.2 \pm 0.1	-16.3 \pm 0.3
22	<i>Cereus pedunculatus</i>	P	3	9.2 \pm 0.6	-16.0 \pm 0.4	3	10.2 \pm 0.1	-15.3 \pm 0.1
CRUSTACEA								
23	<i>Carcinus maenas</i>	P	3	12.7 \pm 0.3	-15.6 \pm 0.3	2	10.6	-15.7
24	<i>Crangon crangon</i>	P	3	12.8 \pm 0.3	-14.9 \pm 0.5	3	11.3 \pm 0.3	-14.1 \pm 0.0
25	<i>Hippolyte inermis</i>	P	2	11.1	-16.2	1	9.3	-16.4
26	<i>Hippolyte varians</i>	P	1	10.1	-16.2	1	8.1	-15.9
27	<i>Liocarcinus navigator</i>	P	3	10.9 \pm 0.5	-15.2 \pm 0.9	1	7.8	-16.1
28	<i>Pagurus bernhardus</i>	P	3	9.3 \pm 0.3	-15.8 \pm 0.9	3	7.9 \pm 0.1	-16.1 \pm 0.1
29	<i>Palaemon serratus</i>	P	3	12.4 \pm 0.5	-15.9 \pm 0.6	3	12.0 \pm 0.0	-15.8 \pm 0.0
CHORDATA								
30	<i>Callionymus lyra</i>	P	1	13.0	-16.6	2	11.5	-15.7
31	<i>Ctenolabrus rupestris</i>	P	1	13.3	-17.1	1	11.9	-17.9
32	<i>Entelurus aequoreus</i>	P	3	10.5 \pm 0.3	-19.1 \pm 0.2	2	9.9	-15.6
33	<i>Labrus bergylta</i>	P	3	13.3 \pm 0.1	-15.4 \pm 1.0	3	12.7 \pm 0.3	-15.7 \pm 0.3
34	<i>Taurulus bubalis</i>	P	2	14.3	-15.1	3	12.3 \pm 0.6	-15.8 \pm 0.1
MACROPHYTES								
Cho	<i>Chondrus crispus</i>		3	6.6 \pm 0.3	-18.9 \pm 0.4	3	5.0 \pm 0.3	-17.7 \pm 0.1
Ent	<i>Enteromorpha</i> spp.		3	5.3 \pm 0.3	-17.4 \pm 0.3	3	5.3 \pm 0.4	-14.4 \pm 0.4
Him	<i>Himantalia elongata</i>		3	4.4 \pm 0.5	-15.3 \pm 0.2	3	4.8 \pm 0.1	-13.7 \pm 0.1
Gra	<i>Gracilaria gracillis</i>		3	4.8 \pm 0.3	-21.8 \pm 0.4	3	6.1 \pm 0.1	-18.7 \pm 0.3
Zmo	<i>Zostera marina</i> (old leaves)		3	4.4 \pm 0.4	-12.1 \pm 0.2	3	5.4 \pm 0.3	-12.7 \pm 0.4
Zml	<i>Zostera marina</i> (leaves)		3	4.4 \pm 0.3	-11.2 \pm 0.5	3	5.6 \pm 0.3	-11.0 \pm 1.0
Zmr	<i>Zostera marina</i> (roots)		3	4.4 \pm 0.3	-10.5 \pm 0.4	3	1.4 \pm 0.5	-10.2 \pm 0.4
Ep	Epiphytes of <i>Z. marina</i>		2	7.2	-12.7	3	6.6 \pm 0.2	-17.5 \pm 0.7
ORGANIC MATTER								
POM _M	Marine POM		3	6.7 \pm 1.1	-23.5 \pm 0.2	3	7.7 \pm 0.1	-23.2 \pm 0.1
POM _S	Site POM		3	6.5 \pm 0.2	-22.2 \pm 0.1	3	6.8 \pm 0.2	-21.1 \pm 0.0
SOM	SOM		3	3.0 \pm 0.2	-17.2 \pm 0.1	3	6.5 \pm 0.4	-17.5 \pm 0.5

Table 5.3 – $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ (mean \pm standard deviation) of sources and consumers sampled in February and August 2008 in *Zostera noltii* bed. According to the literature, TG corresponds to trophic groups: symbiosis (S), grazers (G), filter feeders (FF) and predators (P).

Code	Group/species	TG	February			August		
			n	$\delta^{15}N$	$\delta^{13}C$	n	$\delta^{15}N$	$\delta^{13}C$
	POLYCHAETA							
1	<i>Lanice conchilega</i>	FF	2	9.5	-16.8	3	9.5 \pm 0.4	-16.1 \pm 0.7
2	<i>Megalomma vesiculosum</i>	FF	3	9.6 \pm 0.1	-17.5 \pm 0.4	3	9.3 \pm 0.1	-17.3 \pm 0.3
3	<i>Nephtys hombergii</i>	P	3	11.8 \pm 0.3	-14.8 \pm 0.3	3	11.3 \pm 0.6	-13.9 \pm 0.3
4	<i>Marphysa bellii</i>	P	3	11.7 \pm 0.4	-15.4 \pm 0.4	3	10.8 \pm 0.5	-15.6 \pm 1.2
5	<i>Glycera</i> sp.	P	1	12.9	-14.5	2	13.5	-15.0
	NEMERTEA							
6	Nemerte		3	10.0 \pm 0.6	-17.5 \pm 1.1	3	9.4 \pm 0.3	-19.1 \pm 0.0
	MOLLUSCA							
7	<i>Gibbula pennanti</i>	G	3	10.7 \pm 0.5	-14.7 \pm 0.9	3	10.6 \pm 0.6	-14.1 \pm 0.5
8	<i>Gibbula cineraria</i>	G	3	10.2 \pm 0.3	-14.2 \pm 0.8	3	10.2 \pm 0.0	-14.5 \pm 0.7
9	<i>Nassarius reticulatus</i>	P	3	13.2 \pm 0.0	-14.6 \pm 0.2	3	13.5 \pm 0.0	-14.5 \pm 0.3
10	<i>Cerastoderma edule</i>	FF	1	7.5	-17.5	3	10.0 \pm 0.5	-17.3 \pm 0.2
11	<i>Venerupis decussatus</i>	FF	2	10.4	-17.1	3	9.5 \pm 0.3	-17.1 \pm 0.2
12	<i>Venerupis aurea</i>	FF	3	9.7 \pm 0.3	-16.7 \pm 0.1	1	8.9	-17.6
13	<i>Loripes lucinalis</i>	S	3	1.6 \pm 0.1	-26.8 \pm 0.2	3	0.8 \pm 0.1	-26.0 \pm 0.1
14	<i>Lutraria lutraria</i>	FF	2	9.8	-17.8	3	10.8 \pm 0.1	-17.1 \pm 0.1
	CRUSTACEA							
15	<i>Pagurus bernhardus</i>	P	3	10.0 \pm 0.3	-15.3 \pm 0.4	3	10.5 \pm 0.5	-15.6 \pm 1.3
	CHORDATA							
16	<i>Pomatoschistus minutus</i>	P	3	14.7 \pm 0.1	-13.9 \pm 0.1	3	13.0 \pm 0.4	-16.1 \pm 0.3
	NEMATODA							
17	Nematoda		1	8.8	-19.0	1	7.4	-18.1
	MACROPHYTES							
Ent	<i>Enteromorpha</i> spp.		3	6.6 \pm 0.4	-16.9 \pm 0.2	3	6.6 \pm 0.3	-15.5 \pm 0.5
Fuc	<i>Fucus serratus</i>		3	4.6 \pm 0.6	-18.0 \pm 0.3	3	6.5 \pm 0.3	-13.1 \pm 0.0
Gig	<i>Gigartina acicularis</i>		3	7.7 \pm 0.3	-19.9 \pm 0.3	3	7.0 \pm 0.4	-19.5 \pm 0.6
Mas	<i>Mastocarpus stellatus</i>		3	8.2 \pm 0.2	-18.1 \pm 0.1	3	6.2 \pm 0.5	-18.9 \pm 0.7
Znl	<i>Zostera noltii</i> (leaves)		3	5.7 \pm 0.2	-11.9 \pm 0.4	3	7.4 \pm 0.0	-10.3 \pm 0.2
Znr	<i>Zostera noltii</i> (roots)		3	5.5 \pm 0.2	-10.5 \pm 0.2	3	7.0 \pm 0.4	-9.2 \pm 0.2
Ep	Epiphytes of <i>Z. noltii</i>		3	5.5 \pm 0.2	-14.3 \pm 0.1	3	7.3 \pm 0.0	-17.7 \pm 0.2
	ORGANIC MATTER							
POM _M	Marine POM		3	6.7 \pm 1.1	-23.5 \pm 0.2	3	7.7 \pm 0.1	-23.2 \pm 0.1
POM _S	Site POM		3	7.6 \pm 0.3	-22.2 \pm 0.2	3	7.4 \pm 0.3	-20.4 \pm 0.1
SOM	SOM		3	5.3 \pm 0.1	-17.8 \pm 0.1	3	7.7 \pm 0.1	-17.5 \pm 0.2

At the *Zostera marina* site, the $\delta^{13}C$ range displayed by primary producers was not different between the two dates (from -21.8 to -10.5‰ in February and from -18.7 to -10.2‰ in August, Figure 5.4). The range of $\delta^{15}N$ displayed by macroalgae and epiphytes was low and mean $\delta^{15}N$ did not vary between the two dates ($n_{Feb} = 14$, $n_{Aug} = 15$, $p > 0.05$). The $\delta^{15}N$ of the roots of *Zostera marina* differed between February and August. The mean C/N ratio of *Zostera marina* leaves and roots did not differ in February (C/N = 16) whereas it was greatly higher in roots than in leaves in August (C/N = 16 and 45 for leaves and roots, respectively). The roots of *Zostera marina* was the most

^{15}N -depleted source in August. The *SOM* was the most ^{15}N -depleted source in February (Table 5.2).

At the *Zostera noltii* site, mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of *Zostera noltii* (leaves and roots) significantly varied between February and August ($n = 6$, $p = 0.004$ and $p = 0.010$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively, Figure 5.5). The range of $\delta^{13}\text{C}$ of macroalgae was two fold lower in February (3.0‰) than in August (6.4‰). Their range of $\delta^{15}\text{N}$ was wide in February (3.6‰) and narrow in August (0.8‰). Neither $\delta^{13}\text{C}$ nor $\delta^{15}\text{N}$ of algae (macroalgae and epiphytes) varied between the two dates ($n = 15$, $p > 0.05$). The *SOM* was the most ^{15}N -enriched source in August (Table 5.3).

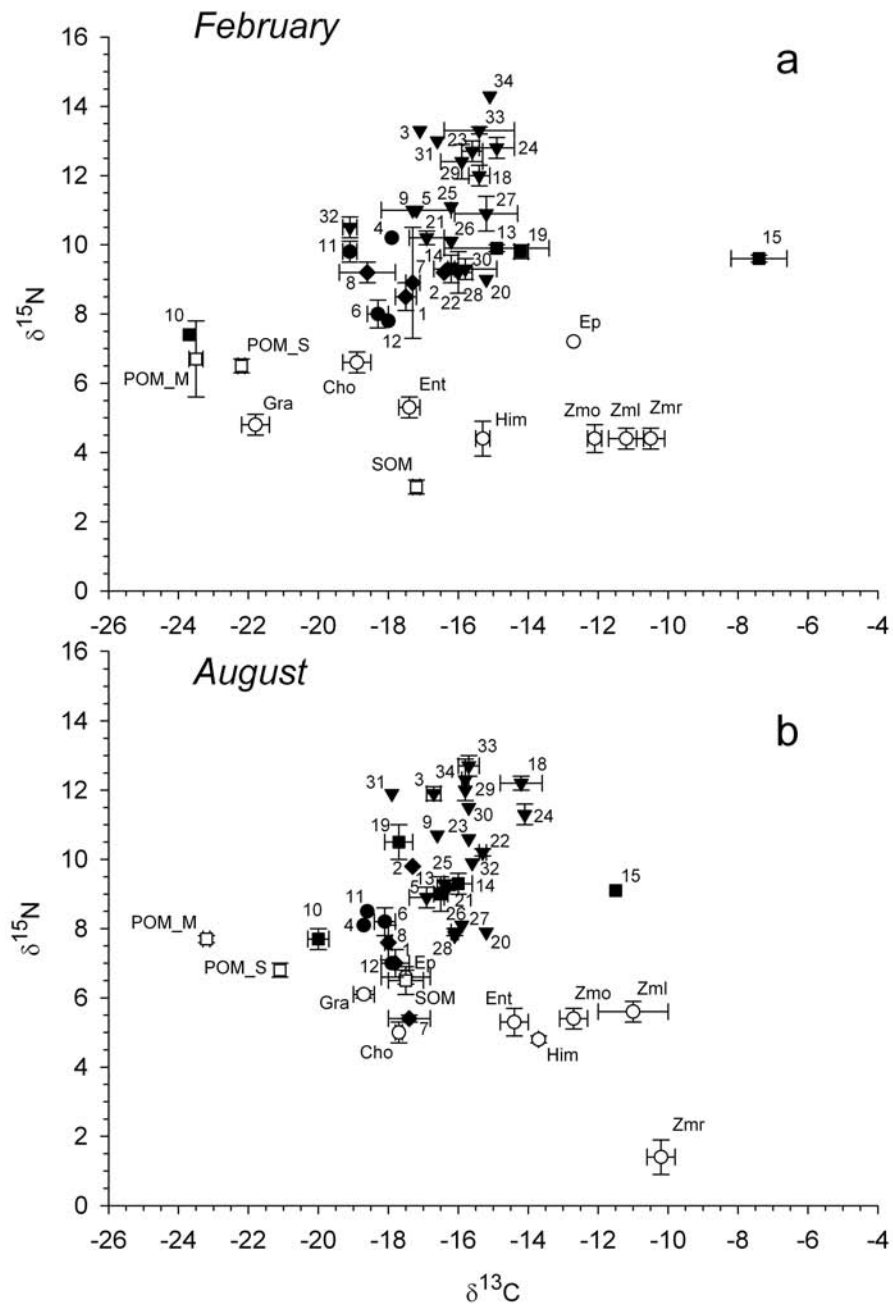


FIGURE 5.4 – Mean (\pm standard deviation) $\delta^{15}N$ vs $\delta^{13}C$ of potential sources and consumers sampled in (a) February and (b) August 2008 in the *Zostera marina* bed. Legends for consumers (closed symbol and number) and sources (open symbol) are given in the table 5.2. *Loripes lucinalis* (16) and *Lucinoma borealis* (17) are not represented on the figure. Symbol shape corresponds to trophic group: grazers (square), filter feeders (circle), deposit feeders (diamond) and predators (triangle).

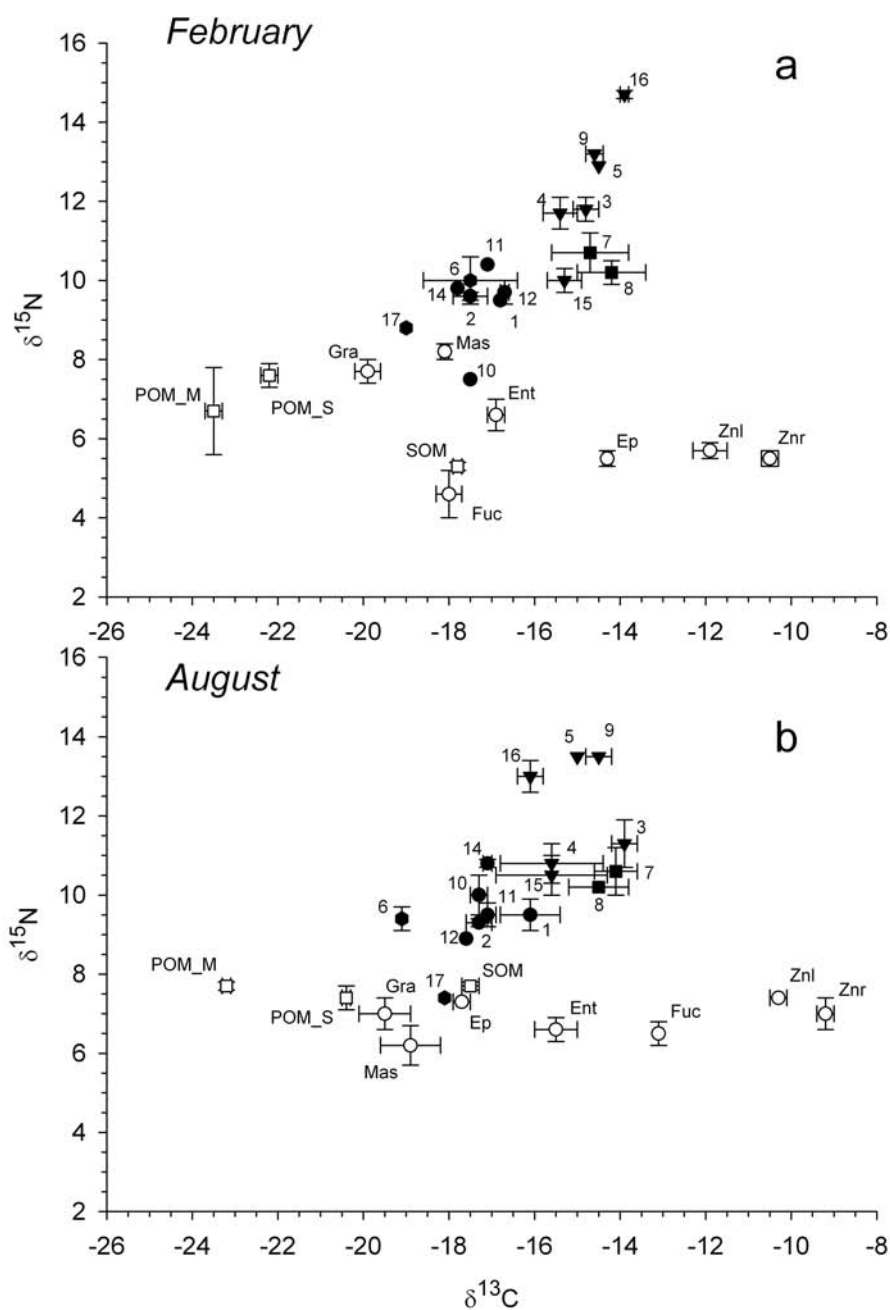


FIGURE 5.5 – Mean (\pm standard deviation) $\delta^{15}N$ vs $\delta^{13}C$ of potential sources and consumers sampled in (a) February and (b) August 2008 in the *Zostera noltii* bed. Legends for consumers (closed symbol and number) and sources (open symbol) are given in the table 5.3. *Loripes lucinalis* (13) is not represented on the figure. Symbol shape corresponds to trophic group: grazers (square), filter feeders (circle) and predators (triangle).

Consumer stable isotope ratios

At the two sites, the molluscs *Loripes lucinalis* and *Lucinoma borealis* exhibited a very depleted $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ (Table 5.2 and Table 5.3). This did not reflect an utilisation of very depleted source but the presence of endosymbiotic bacteria in the gills of these bivalves (Kiyashko *et al.*, 1997). These two species were thus excluded from the determination of main trophic pathways in seagrass beds.

At the *Zostera marina* site, $\delta^{13}C$ of grazers (5 species of mollusca) varied significantly between the two dates ($n = 14$, $p < 0.05$). Grazers displayed the widest range of $\delta^{13}C$ of consumers for both dates (16.3‰ in February and 8.4‰ in August, Figure 5.4). *Aplysia punctata* was the most ^{13}C -depleted consumer in February and August (−23.7 and −20.0‰ respectively, see 10 in Figure 5.4) and *Jujubinus striatus* was the most ^{13}C -enriched consumer in February and August (−7.4 and −11.5‰ respectively, see 15 in Figure 5.4). Mean stable carbon isotope ratios of other deposit feeders (4 species of polychaeta, Table 5.2) varied between −18.6 and −16.4‰ in February and between −18.0 and −17.3‰ in August. $\delta^{15}N$ of deposit feeders varied significantly between the two dates ($n_{Feb} = 11$, $n_{Aug} = 10$, $p = 0.004$). The mean $\delta^{13}C$ of filter feeders (2 species of polychaeta and 2 species of mollusca) varied from −19.1 to −17.9‰ in February and from −18.7 to −17.9‰ in August and their $\delta^{15}N$ between 7.8 and 10.2‰ in February and between 7.0 and 8.5‰ in August. Neither $\delta^{13}C$ nor $\delta^{15}N$ varied between the two dates ($n_{Feb} = 9$, $n_{Aug} = 8$, $p > 0.05$).

Among all 34 consumers, predators were the most diversified trophic group (19 species among the six sampled phyla) in the *Zostera marina* bed. They displayed a wide range of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ for both dates (Figure 5.6). The fishes *Labrus bergylta* and *Taurulus bubalis* were the most ^{15}N -enriched consumer in February and August, respectively (see 33 and 34 in Figure 5.4).

At the *Zostera noltii* bed, 15 species (2 grazers, 7 filter feeders and 6 predators) and 2 groups of species (nematodes and nemertean which trophic group could not be specified) have been collected in February and August (Table 5.3). The 2 grazers (the molluscs *Gibbula pennanti* and *Gibbula cineraria*) had a similar mean $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ (see 7 and 8 in Figure 5.5). Filter feeders (polychaeta and mollusca) displayed a narrow range of $\delta^{13}C$

(from -17.5 to $-16.8‰$ in February and from -17.6 to $-16.1‰$ in August). Their mean $\delta^{15}N$ varied between 7.5 and $10.4‰$ in February and between 8.9 and $10.8‰$ in August (Figure 5.7). Predators (3 polychaeta, 1 mollusca, 1 crustacea and 1 chordata) displayed a low range of mean $\delta^{13}C$ values ($1.4‰$ in February and $1.6‰$ in August) whereas the range of mean $\delta^{15}N$ value was wide ($4.7‰$ in February and $3.0‰$ in August). The mean $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of each trophic groups in *Zostera noltii* community did not vary between dates ($n = 3, p > 0.05$).

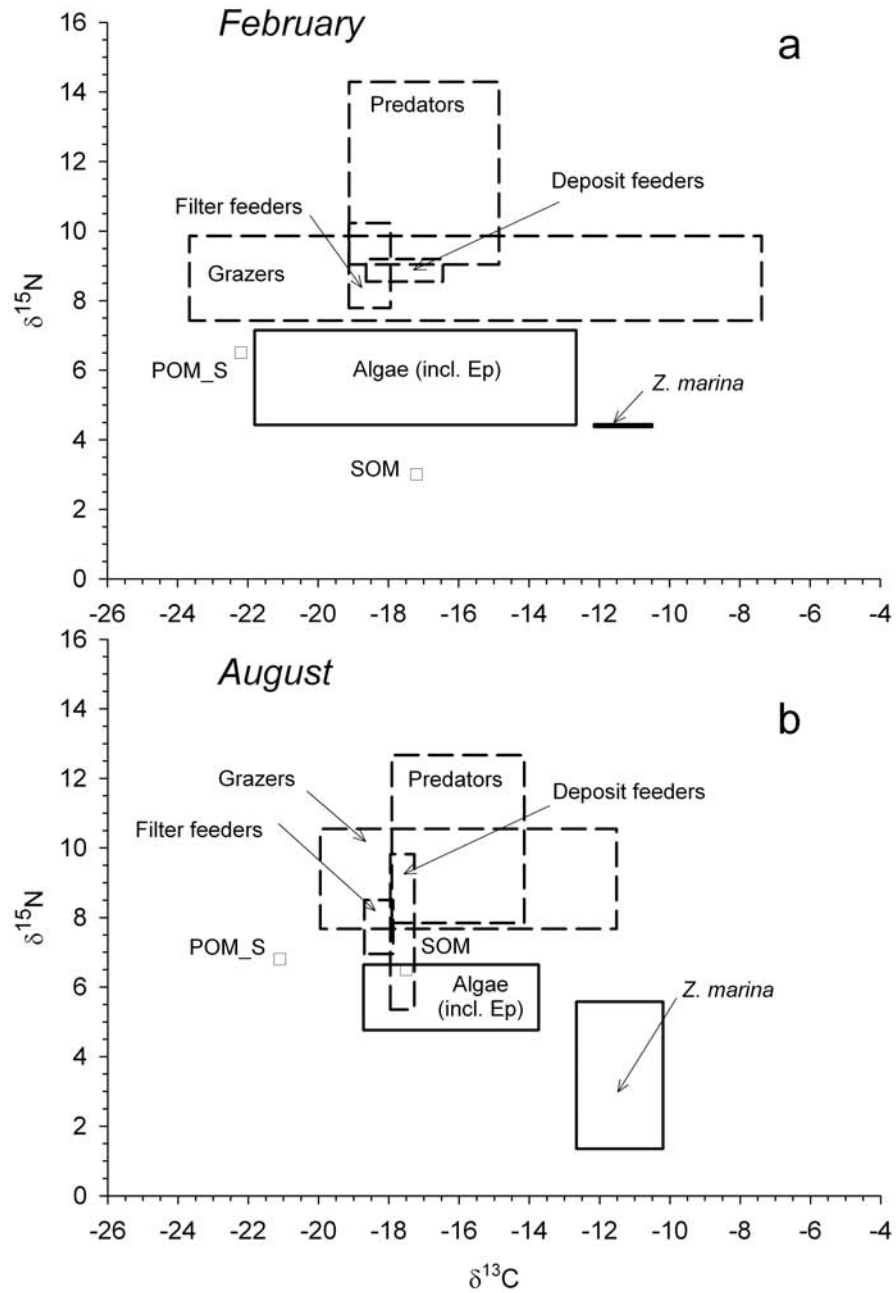


FIGURE 5.6 – $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$ of potential sources and consumers sampled in (a) February and (b) August 2008 in the *Zostera marina* bed. Polygons represent the mean $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$ range of functional group: macroalgae, epiphytes and *Zostera marina* (solid line), grazers, filter feeders, deposit feeders (except *Loripes lucinalis* and *Lucinoma borealis*) and predators (dashed line). Mean $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$ of SOM and POM of the site (POM_S) are represented with open square symbol.

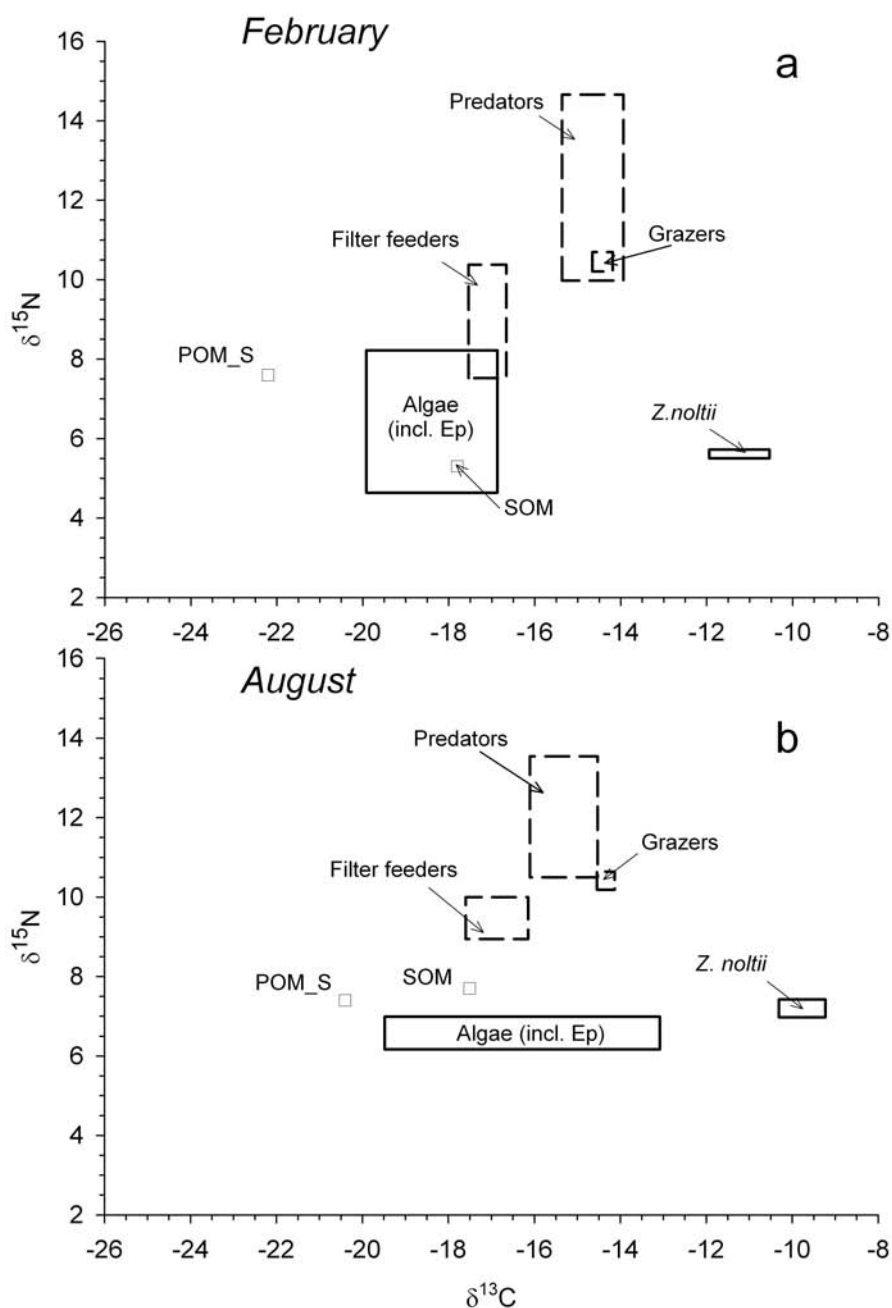


FIGURE 5.7 – $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$ of potential sources and consumers sampled in (a) February and (b) August 2008 in the *Zostera noltii* bed. Polygons represent the mean $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$ range of functional group: macroalgae, epiphytes, *Zostera noltii* (solid line), grazers, filter feeders and predators (dashed line). Mean $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$ of SOM and POM of the site (POM_S) are represented with open square symbol.

Discussion

Characterization of sources in Zostera food web

Zostera marina and *Zostera noltii* were the most ^{13}C enriched source in February and August. The $\delta^{13}\text{C}$ values fell in the range reported by Hemminga and Mateo (1996) for seagrass and the difference between *Zostera* leaves and roots was low (c.a. $< 1\text{‰}$) as previously observed by Boschker *et al.* (2000) on the same species. In addition, the $\delta^{13}\text{C}$ of old *Zostera marina* leaves was gently more ^{13}C depleted ($< 1\text{‰}$) compared to fresh tissue for both dates, as previously measured by Kharlamenko *et al.* (2001) and Hoshika *et al.* (2006) in the Sea of Japan. However, the difference in C/N ratio and mean $\delta^{15}\text{N}$ of *Zostera marina* roots and leaves observed only in August reflected seasonal variations of roots vs. leaves nutrient content. Aquatic vascular plants are capable of nutrients uptake from both water column and the sediments (see Romero *et al.*, 2006, for review) but high light intensity promotes high photosynthetic rates in leaves which can lead to decrease of local nutrient supplies in the water column. In order to avoid a lack of nutrients during growth period, the translocation of nitrogen from the roots to leaves occurs (Iizumi and Hattori, 1982) which leads to higher C/N ratio in roots. In addition, the nitrogen sources (oxidized or reduced) and their $\delta^{15}\text{N}$ can be different between sediment and water column in seagrass bed, inducing a difference in $\delta^{15}\text{N}$ between root and leaf tissues. In the other site, the *Zostera noltii* tissues (leaves and roots) were significantly more ^{15}N enriched in August than in February. In the Montego estuary, Baeta *et al.* (2009a) highlighted a ^{15}N enrichment of primary producers (seagrass and macroalgae) over the course of the year with warmer temperature. In the seagrass bed, microbial processes such as denitrification are strongly affected by temperature and thus higher denitrification could result in notable fractionation of $\delta^{15}\text{N}$ (McClelland and Valiela, 1998).

In the present study, epiphytes were clearly separated from *Zostera* in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ which should allow to distinguish their respective roles in the food web. However, epiphytes were dominated by several diatoms and small red microalgae in winter (Ouisse *et al.*, 2010) and their isotopic values were similar to the ones of macroalgae collected in both season. It was then not possible to discriminate the importance of epiphytes in the food web.

The macroalgae collected in *Zostera* beds were distributed over a wide range of $\delta^{13}\text{C}$ values, typical of *Zostera marina* (4‰ for [Jephson et al., 2008](#)) and *Zostera noltii* associated macroalgae communities (6‰ for [Baeta et al., 2009b](#)). Indeed, the fixation in different proportion of HCO_3^- rather than dissolved CO_2 as inorganic source of carbon influences the $\delta^{13}\text{C}$ of algae ([Raven et al., 2002](#), or review), leading to a wide $\delta^{13}\text{C}$ range of macroalgae. In contrast, the differences of $\delta^{15}\text{N}$ between co-occurring macroalgae were low and the values observed here are in accordance with the absence of anthropogenic or freshwater nitrogen sources in both sites which would have resulted in ^{15}N enrichment in primary producers (e.g. [Baeta et al., 2009b](#)).

Marine *POM* (POM_M) was the most ^{13}C -depleted source, which is typical of *POM* dominated by marine phytoplankton, as already measured in the Western English Channel ([Schaal et al., 2010](#)). The *POM* of the site (POM_S) reflected the pool of organic matter in the water column available for organisms inhabiting *Zostera* spp. beds. It was less ^{13}C depleted than the POM_M and the difference can be ascribed to a large part of detritus resuspended from the benthic compartment (seagrass beds or adjacent ecosystems), such as macroalgae blended with marine phytoplankton in the water column ([Kaehler et al., 2000](#)).

The organic matter in the sediment (*SOM*) can be derived from various marine sources (mean $\delta^{13}\text{C}$ of all the primary producers). First, benthic microalgae are not sampled but their $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ presented in the literature are in the range of the *SOM* ([Riera and Hubas, 2003](#); [Jaschinski et al., 2008](#)). In addition, seagrass (in particularly leaves) can greatly modify the hydrodynamic processes which enhance the sedimentation of suspended particulate ([Koch et al., 2006](#)) and decrease the export of matter from seagrass bed to neighbouring environment. The *SOM* in seagrass beds is therefore a pool of sources of various origins. Here, the isotopic values found at both sites suggested the *SOM* pool was composed by a mix of benthic macroalgae (wide range of values) seagrass detritus (^{13}C enriched) and sedimented phytoplankton (^{13}C -depleted).

Overall, a temporally consistent pattern was observed for primary producers, which enabled us to infer the main food sources supporting the food web in *Zostera marina* and *Zostera noltii* communities. *Zostera* spp. (*Zostera marina* and *Zostera noltii*) displayed

the most ^{13}C -enriched signatures for both sites/dates, while *POM* (site *POM* and offshore *POM*) was the most ^{13}C -depleted. Other sources (i.e. epiphytes, *SOM* and the different macroalgae) displayed intermediate $\delta^{13}\text{C}$ values. Unfortunately, the similarity of isotopic ratios within the list group did not enable us to determine their respective trophic significance for the associated food web.

Trophic structure and pathways

The theoretical sources of consumers can be estimated by considering a mean trophic enrichment factor in $\delta^{13}\text{C}$ of 1‰ (DeNiro and Epstein, 1978; Rau *et al.*, 1983). For $\delta^{15}\text{N}$, the trophic enrichment resulting from differential excretion of nitrogen, depends on the trophic level of organisms: a mean fractionation factor of 3.4‰ is often used for carnivores (McCutchan *et al.*, 2003; Vanderklift and Ponsard, 2003) whereas 2.5‰ is often preferred for primary consumers (Vander Zanden and Rasmussen, 2001). However, this fractionation coefficient has been reported to be variable, between different species, dates or ecosystems (Vanderklift and Ponsard, 2003).

Among all consumers, *Jujubinus striatus* seems to be the only grazer able to use directly *Zostera marina* as a source of carbon in the present study. At the opposite, *Aplysia punctata* had very depleted $\delta^{13}\text{C}$ values. This can be ascribed to the particular life cycle of this species which is exclusively grazer. *Aplysia punctata* lays its eggs in the seagrass bed but it grazed before on red macroalgae more ^{13}C -depleted like *Palmaria* sp. or *Mastocarpus* sp. (G. Schaal, unpublished data) outside the seagrass bed.

The range of $\delta^{13}\text{C}$ of consumers was low whatever the sites and sampling dates. Using fractionation coefficient, these isotopic ratios reflected only one trophic pathway based on the consumption of a mix of macroalgae, *SOM* and epiphytes and excluded the *Zostera* spp. and *POM* direct assimilation. The trophic structure appeared stable over the course of the year for both sites in spite of the important seasonal variability of macroalgae and seagrass biomass. This can be explained by a preferential utilization of a source which did not vary in abundance, as the *SOM*.

Grazer is the only trophic group different between sites but the respective $\delta^{13}\text{C}$ variability among grazers remained similar over the course of the year. In *Zostera marina* bed, five species exhibited a wide range of $\delta^{13}\text{C}$. One species out of five seems to

be able to graze on *Zostera marina* in the present study. According to the literature, few species are able to use directly seagrass tissues as a carbon source (Stephenson *et al.*, 1986; Jaschinski *et al.*, 2008). Seagrass contains lignin, which promotes structural rigidity to the leaves and increases the proportion of indigestible material. In addition, phenolic compounds present in seagrass are known to deter herbivory (Harrison, 1982). Therefore, it can be assumed that *Zostera marina* and *Zostera noltii* primarily provides habitat and shelter for consumers, whereas food is mainly supplied indirectly by providing space for attached epiphytes or partially via detritus pathway. For the other grazers in *Zostera marina* bed and all grazers in *Zostera noltii* bed, their carbon derives more from macroalgae or epiphytes than from seagrass, as already concluded in other temperate seagrass beds (e.g. McConnaughey and McRoy, 1979; Stephenson *et al.*, 1986; Jaschinski *et al.*, 2008). In *Zostera noltii* bed, the isotopic ratio of *Gibbula pennanti* and *Gibbula cineraria* reflected a possible consumption of epiphytes and macroalgae as a main carbon and nitrogen source. Using the mixing models of Phillips (2001) on many potential sources, Jaschinski *et al.* (2008) concluded also that epiphytes were one of the major carbon sources for grazers in the *Zostera marina* beds. In the present study, the epiphyte biomass varied in *Zostera noltii* bed and their contribution to higher trophic levels remained to be demonstrated during summer. Grazers can play an important role in controlling the biomass of primary producers as top-down control as previously described in a *Zostera marina*-epiphyte system by Jaschinski and Sommer (2008) who found high decrease of epiphyte biomass under grazing pressure in mesocosm experiments.

The isotopic values of potential source of deposit feeders of the *Zostera marina* bed were close to *SOM* as expected. Potential source of filter feeders were more ^{13}C enriched than *POM* of each sites in February and August which suggested that the diet of these consumers was not exclusively based on the consumption of *POM*, as already reported in several systems (e.g. Riera and Richard, 1996, 1997). The isotopic values of their theoretical source suggested an assimilation of *SOM* or *SOM* blended with *POM*. The *SOM* contribution to the diet for these filter feeders would reveal the importance of resuspension events in the trophic functioning of these seagrass beds, as previously reported in the Roscoff Aber Bay by Ouisse *et al.* (2011). Thus, it seems that filter feeders

and deposit feeders assimilate the same food source in these systems and the $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ range of each trophic group reflected that these consumers may display more or less selective ability while foraging in the sediment or in the water column, as already evidenced for filter feeder bivalves for example (Jorgensen, 1996). Deposit feeders and filter feeders assimilated thus a mix of *POM* and *SOM* which is composed by a large part of detritus from macroalgae and seagrass. This trophic pathway is the only one way to incorporate indirectly seagrass in the food web. Unfortunately, the intensity of this flux is unknown but it may be not negligible in the food web.

In the present study, the $\delta^{15}N$ range of predators was wide and overlapped those of primary consumers (deposit feeders, filter feeders and grazers) for both sites in February and August. This wide $\delta^{15}N$ range can be linked to an omnivore feeding behaviour of predators or to the wide $\delta^{15}N$ range of primary consumers and primary producers. The misleading consequences of wide $\delta^{15}N$ range of primary producers on the determination of trophic levels have recently been highlighted for rocky shore ecosystems nearby the present study area (Riera *et al.*, 2009). In this context, it was impossible in the present study to differentiate each trophic level based on $\delta^{15}N$ as it has been currently done in seagrass beds (Lepoint *et al.*, 2004, for review). *Zostera marina* and *Zostera noltii* beds are two complex habitats which can offer protection for several predators Duarte (2002). The high diversity of predators found in this study suggests that this trophic group is likely to exert an important top-down control in the food web associated with the *Zostera* spp. meadow (Moksnes *et al.*, 2008).

In conclusion, these results have pointed out the functional complexity of the food web associated with two seagrass beds in temperate coastal zone. Demersal and benthic compartments were coupled in the same trophic pathway, based on a mix of sedimented and suspended particulate organic matter, originating from the different compartments of ecosystem (including seagrass detritus). Although macroalgae, seagrass and epiphytes varied in biomass and isotope ratios over the course of the year, the food webs displayed a striking seasonal stability supporting the idea that the food web associated to *Zostera marina* and *Zostera noltii* is mostly based on composite sources rather than pure food sources. The trophic structure of present study has not been previously observed in other

Zostera spp. beds. As a consequence, the different trophic pathways must be taking into account which render impossible to generalize the ecosystem functioning to all intertidal *Zostera* spp. beds. The biomass of epiphytes may be controlled by an important constant grazing from grazers, as also described by [Jaschinski *et al.* \(2008\)](#) or a bottom-up control by low nutrients available for epiphyte development. Although *Zostera marina* and *Zostera noltii* sounded of limited importance as fresh food sources for the food web, seagrass created substrate and decreased the flow enhancing the sedimentation of particles which can be used in the food web. In addition detrital matter of seagrass is incorporated in the *SOM* pool and integrated in the food web. Finally, the high diversity of generalist predators, in particular in *Zostera marina* bed, suggests an important top-down control of the seagrass community.

Acknowledgments

This study forms part of the Ph.D thesis of V. Ouisse and was financially supported by the "Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche". The authors would like to thank G.Schaal for his knowledge of isotope stable analyses, the Service Mer et Observation, G. Schaal, R. Michel and L. Oppliger for their help in field sampling.

Synthèse et perspectives

Fonctionnement des herbiers intertidaux

La respiration et la production primaire à l'échelle de la communauté sont importantes dans les deux herbiers dominés par *Zostera marina* et *Zostera noltii* et sont conditionnées par les variations de température, de biomasse, de lumière (uniquement pour la production primaire) et de la disponibilité en sels nutritifs, en carbone inorganique (photosynthèse) et en oxygène (respiration et photorespiration). En milieu intertidal, ces paramètres (excepté la biomasse) varient de manière drastique en quelques heures au cours d'un cycle de marée et provoquent des changements importants du métabolisme des communautés benthiques à cette échelle de temps. Les vives-eaux (émersion proche du zénith) et des mortes-eaux (hauteur d'eau maximale proche du zénith en Manche occidentale) imposent des conditions environnementales, en particulier de lumière, très particulières. En période de mortes-eaux, les herbiers n'émergent pas mais la variation de la hauteur influence directement la lumière disponible pour la communauté benthique et limitent ainsi indirectement la production benthique. En période de vives-eaux, une partie des herbiers est exposée à l'air à marée basse. Aucun effet de la dessiccation n'a été mis en évidence à l'échelle de la communauté bien qu'elle soit possible à l'échelle de la plante (Björk *et al.*, 1999) ou de la feuille (Shafer *et al.*, 2007). En revanche, l'auto-ombrage (diminution de lumière disponible pour la plante et les autres producteurs primaires)

et la diminution de la disponibilité en sels nutritifs pourraient réduire le métabolisme benthique au cours de l'émersion. Pour la partie de l'herbier qui n'émerge pas lors de ces marées de vives eaux, la production primaire est alors principalement limitée par la lumière (matin et soir) et les capacités photosynthétiques de la communauté (autour du zénith). La respiration de la communauté, conséquence de l'activité des organismes hétérotrophes en particulier, est également largement réduite pendant l'émersion. Même si de nombreuses questions restent en suspens concernant l'explication des fortes différences entre l'immersion et l'émersion, l'influence de l'émersion sur le bilan annuel de production de carbone de la communauté intertidale reste faible voire négligeable. Cependant, la variation de la hauteur d'eau au cours de la journée et le moment où la hauteur est maximale vont intervenir largement dans le bilan de production de carbone. A l'échelle de l'année, les variations saisonnières du métabolisme des communautés benthiques peuvent être souvent reliées à la biomasse des différents producteurs primaires. Ainsi, l'association de plusieurs producteurs primaires peut conduire, soit à une certaine stabilité (développement asynchrone des producteurs primaires), soit à une forte saisonnalité (développement synchrone des producteurs primaires) de la production primaire au cours de l'année. Il semble donc difficile de généraliser les variations du métabolisme des communautés benthiques des herbiers intertidaux.

La structure du réseau trophique varie peu au cours de l'année malgré la variation importante de l'abondance des producteurs primaires. Le réseau trophique des herbiers intertidaux n'est pas basé sur les producteurs primaires les plus abondants mais plutôt sur l'utilisation de plusieurs sources de matière présentes dans la zone. Seul un brouteur (*Jujubinus striatus*) s'alimente directement sur le producteur primaire majoritaire (*Zostera marina*). De nombreux travaux antérieurs ont fait part de l'existence de cette voie de transfert de matière dans les herbiers intertidaux (Jacobs *et al.*, 1981; Portig *et al.*, 1994; Tubbs and Tubbs, 1983) en soulignant la consommation possible des feuilles de *Zostera* spp. par les oiseaux pendant la marée basse. Cette partie du réseau trophique n'a pas été abordée dans cette étude et la prise en compte uniquement des brouteurs benthiques sous-estimerait l'importance de cette voie de transfert de matière qui constituerait ainsi une voie alternative à celle basée essentiellement sur la matière détritique et les algues. Les

filtreurs ont un régime trophique proche de celui des détritivores et utilisent probablement un mélange issu des macrophytes et de la matière détritique de l'herbier. Enfin, les prédateurs (en particulier les espèces démersales) constituent un groupe fonctionnel important qui ferait le lien entre le compartiment benthique et le compartiment pélagique (prédateurs supérieurs), permettant ainsi un export de la production primaire vers les systèmes adjacents. La capacité des consommateurs à s'adapter aux variations temporelles de diversité et d'abondance des sources de matière (communauté algale en particulier) permettrait le maintien des grandes voies de transfert de matière au sein des herbiers intertidaux tout au long de l'année (Figure 6.1). *Zostera marina* et *Zostera noltii* ont donc un rôle fondateur et soutiennent indirectement le réseau trophique en permettant le développement d'autres espèces de macro- et micro-algues ou en produisant de la matière qui se retrouve ensuite dans le pool de matière détritique tout au long de l'année.

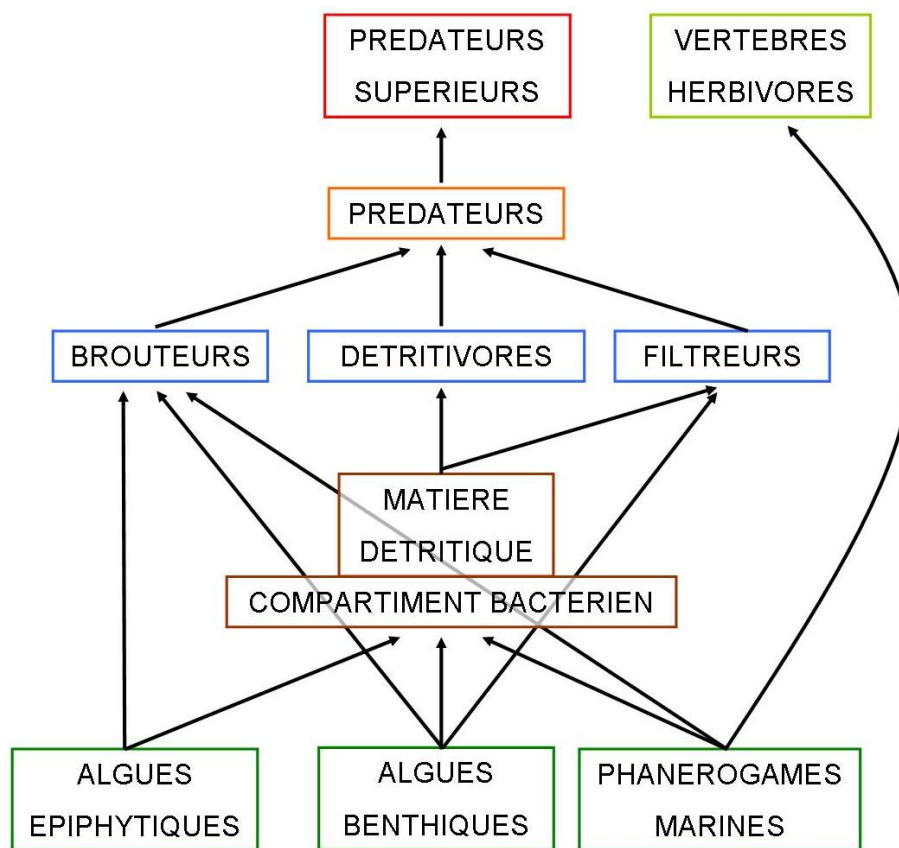


FIGURE 6.1 – Schéma du réseau trophique d'un herbier intertidal.

Rôle des herbiers dans le cycle du carbone en milieu côtier

Pour la première fois, la prise en compte de la variabilité spatiale et temporelle des conditions environnementales et des paramètres biotiques a permis de calculer le bilan des flux de carbone au sein des communautés benthiques de deux herbiers intertidaux soumis à de fortes contraintes de marée. La production primaire brute et la respiration à l'échelle de la communauté sont importantes dans les deux herbiers et dépassent les estimations disponibles dans la littérature au sein des mêmes communautés (Martin *et al.*, 2005; Murray and Wetzel, 1987; Santos *et al.*, 2004). Les flux de carbone sont essentiellement dus à l'activité métabolique pendant l'immersion où les rendements photosynthétiques et l'activité des organismes hétérotrophes sont importants. Le calcul des bilans de carbone à l'aide du modèle analytique a mis en évidence le manque de données concernant la variation de la respiration au cours de la journée, conduisant ainsi à un bilan net très hétérotrophe pour l'herbier dominé par *Zostera noltii* et autrophe (mais sûrement sous-estimé) pour l'herbier dominé par *Zostera marina*. La prise en compte de la variabilité journalière de la respiration à l'échelle de la communauté corrigerait sûrement ces estimations. Les quelques données existantes qui tiennent compte de la variabilité temporelle des flux de carbone à l'échelle de la communauté font état d'un bilan annuel autotrophe pour un herbier subtidal dominé par *Posidonia oceanica* (P:R égale à 1,09 Frankignoulle and Bouquegneau, 1987). L'étude du métabolisme des herbiers intertidaux a permis de donner une gamme de variation des flux de carbone qui confirme le rôle important de ces milieux dans le fonctionnement des systèmes côtiers. Les flux de carbone à l'émergence ne représente qu'une part limitée dans le bilan annuel de respiration et de production primaire nette. Cependant la prise en compte pour la première fois de la variabilité spatiale au sein de herbier est une réelle avancée dans la compréhension du rôle des herbiers intertidaux dans le cycle du carbone en milieu côtier. Ces systèmes sont très productifs mais la matière synthétisée est peu consommée directement. L'étude des voies de transfert des producteurs primaires vers les niveaux supérieurs suggère que le compartiment bactérien jouerait un rôle clé dans les herbiers intertidaux où la dégradation et le recyclage de la matière dans le sédiment est indispensable au bon fonctionnement du système, comme cela a déjà été mis en évidence sur d'autres milieux sédimentaires

(Middelburg *et al.*, 2005; Rowe *et al.*, 2002; Yamamuro, 1999, par exemple).

La quantité de matière exportée est difficile à déterminer. L'observation régulière de feuilles de phanérogames marines en dépôt sur les côtes suggère une perte non négligeable de matière au sein de l'herbier. De plus, la consommation directe des phanérogames marines par les oiseaux en milieu intertidal et le transfert de matière vers le compartiment pélagique *via* les interactions trophiques accentuent l'export de la matière vers des systèmes adjacents en milieu côtier. Ainsi, en plus de soutenir un réseaux trophique complexe (*via* la voie détritique en particulier), l'ensemble des producteurs primaires de l'herbier, pourrait également participer au fonctionnement d'autres systèmes côtiers adjacents. Réciproquement, les herbiers recevraient d'importantes quantités de matière organique issues des systèmes adjacents qui serait dégradée dans le sédiment par le compartiment bactérien, remettant ainsi à disposition des sels nutritifs utilisés par les producteurs primaires pour maintenir un production brute importante (Barrón *et al.*, 2004).

Limites des méthodes utilisées

L'utilisation des chambres benthiques pour l'étude du métabolisme a permis de quantifier, *in situ*, les flux de carbone à l'échelle de la communauté, intégrant ainsi l'ensemble des organismes et leurs interactions. La mesure en parallèle des flux d' O_2 et du carbone organique dissout (*DIC*) dans l'eau a permis de montrer l'importante variation des quotients respiratoires et photosynthétiques de la communauté au cours de la saison. Ainsi, la conversion des flux d'oxygène en flux de carbone *via* un quotient constant semble impossible à l'échelle de la communauté. Par conséquent, les nombreuses données obtenues *via* les mesures de flux d' O_2 à l'échelle des communautés ne peuvent être exploitées pour établir des bilans de carbone des herbiers. La mesure simultanée des flux de carbone et d'oxygène à l'échelle de la communauté fournit une information essentielle pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes. Cette information pourrait être complétée par des mesures de la concentration en sels nutritifs dans la chambre benthique comme cela est fait couramment (Plus *et al.*, 2001; Thouzeau *et al.*, 2007). Les quotients respiratoires et photosynthétiques peuvent également varier entre l'immersion et

l'émergence, des conditions environnementales différentes pouvant favoriser ou défavoriser certains processus métaboliques. Il serait donc intéressant de coupler les mesures de flux de CO_2 à des mesures de flux d' O_2 à l'émergence.

Le modèle analytique a permis d'intégrer spatialement et temporellement l'ensemble des données ponctuelles et de décrire les grandes tendances de la variation du métabolisme benthique au sein des herbiers intertidaux. Cette étape s'intègre dans une démarche de compréhension des variations du métabolisme afin de mieux définir le rôle de cet écosystème dans les flux de carbone en milieu côtier.

Les isotopes stables permettent d'appréhender le devenir de la matière dans le réseau trophique de systèmes complexes. Ainsi, les grandes voies trophiques de deux herbiers intertidaux ont été caractérisées. Elles sont peu variables dans le temps et montrent le faible intérêt que portent les consommateurs au producteur principal dominant, la phanérogame marine. L'étude des signatures isotopiques devient néanmoins limitée lorsque les sources de nourriture (producteurs primaires et matière organique) sont nombreuses et que la majorité d'entre elles intervient dans le réseau trophique. La faible variabilité de la signature isotopique entre les algues benthiques et épiphytiques dans cette étude ne permet pas de séparer le rôle de ces deux sources dans le fonctionnement du réseau trophique. Des traceurs naturels complémentaires comme les acides gras pourraient permettre de distinguer l'assimilation des différentes sources ayant une signature isotopique proche comme cela a été fait dans l'étude du réseau trophique d'herbiers subtidaux dominés par *Zostera marina* (Jaschinski *et al.*, 2008; Kharlamenko *et al.*, 2001). Une approche expérimentale avec des nutriments marqués (proportion de l'un des isotopes stables largement hors de la gamme des valeurs trouvées naturellement) peut également être envisagée pour suivre l'assimilation du carbone et de l'azote (revue de Lepoint *et al.*, 2004). La différence de vitesse d'assimilation des sels nutritifs entre les producteurs primaires, permet en effet de différencier d'un point de vue isotopique les sources présentant des signatures isotopiques similaires, et ainsi de déterminer lesquelles contribuent le plus au régime alimentaire d'un consommateur donné. Cette approche pourrait être appliquée *in situ* à l'intérieur des chambres benthiques pour mieux comprendre les interactions consommateurs - sources au sein des herbiers.

Conclusions et perspectives générales de ce travail de thèse

L'ensemble de cette étude a permis de mettre en évidence des fonctionnements différents au sein de deux herbiers intertidaux établis depuis plusieurs années. Le fonctionnement d'un herbier peut par ailleurs varier à une échelle temps plus importante que celle prise en compte ici, en particulier au cours des différentes étapes de sa colonisation, comme cela a été montré par [Barrón *et al.* \(2004\)](#) sur un herbier subtidal dominé par *Cymodocea nodosa*. Ainsi, la prise en compte des variations de surface et de métabolisme au cours des étapes de colonisation permettrait de mieux comprendre le rôle des herbiers dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers.

La mise en évidence des principales voies de transfert de matière est une première étape dans l'étude du fonctionnement du réseau trophique. Celle-ci a permis de souligner le fonctionnement complexe du système et le rôle central de la matière détritique. Néanmoins, il reste à quantifier les flux de matière entre compartiments en menant dans un premier temps, une étude quantitative de la structure de la communauté animale en particulier.

Le compartiment bactérien apparaît comme un compartiment clé. Il intervient à la fois dans le transfert de la matière des producteurs primaires vers les niveaux trophiques supérieurs et dans la régénération des sels nutritifs dans le sédiment. Le fonctionnement de ce compartiment est encore mal connu et un travail spécifique permettrait de quantifier son importance au sein des herbiers intertidaux et subtidaux.

Les processus de dégradation de la matière, lents pour les phanérogames marines en particulier, impliquent nécessairement un temps de latence entre la production de détritus et leur disponibilité pour les consommateurs. Durant cette période, la matière peut être exportée et participer au fonctionnement d'autres milieux côtiers. Un suivi du temps de dégradation des détritus et de sa qualité dans la colonne d'eau et au niveau du sédiment aurait un intérêt particulier dans la compréhension du rôle des herbiers dans le cycle du carbone en milieu côtier.

Bibliographie

- Abril G., 2009. Comment on: "Underwater measurements of carbon dioxide evolution in marine plant communities: a new method" by J. Silva and R. Santos [Estuarine, Coastal and Shelf Science 78 (2008) 827-830]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 82: 357–360.
- Asmus H. and Asmus R., 1985. The importance of grazing food chain for energy flow and production in three intertidal sand bottom communities of the northern Wadden Sea. *Helgolander Meeresuntersuchungen*, 39: 273–301.
- Asmus H. and Asmus R., 2000. Material exchange and food web of seagrass beds in the Sylt-Rømø Bight: how significant are community changes at the ecosystem level? *Helgolander Marine Research*, 54(2): 137–150.
- Auby I., 1991. *Contribution à l'étude des herbiers de Zostera noltii dans le bassin d'Arcachon : dynamique, production et dégradation, macrofaune associée*. Ph.D. thesis, Université de Bordeaux I.
- Auby I. and Labourg P.J., 1996. Seasonal dynamics of *Zostera noltii* Hornem. in the bay of Arcachon (France). *Journal of Sea Research*, 35(4): 269–277.
- Baeta A., Pinto R., Valiela I., Richard P., Niquil N. and Marques J.C., 2009a. $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ in the Mondego estuary food web: Seasonal variation in producers and consumers. *Marine Environmental Research*, 67(3): 109–116.
- Baeta A., Valiela I., Rossi F., Pinto R., Richard P., Niquil N. and Marques J., 2009b. Eutrophication and trophic structure in response to the presence of the eelgrass. *Marine Biology*, 156(10): 2107–2120.
- Baird D., Asmus H. and Asmus R., 2007. Trophic dynamics of eight intertidal communities of the Sylt-Rømø Bight ecosystem, northern Wadden Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 351: 25–41.

- Barranguet C. and Alliot E., 1995. Spatial and temporal variations of benthic fluxes (oxygen and ammonia) and microphytic biomass in a shellfish cultivation area of Thau lagoon (France). *Journal de Recherche Océanographique*, 20: 15–26.
- Barrón C., Marba N., Terrados J., Kennedy H. and Duarte C.M., 2004. Community metabolism and carbon budget along a gradient of seagrass (*Cymodocea nodosa*) colonization. *Limnology and Oceanography*, 49(5): 1642–1651.
- Barrón C., Duarte C., Frankignoulle M. and Borges A., 2006. Organic carbon metabolism and carbonate dynamics in a Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) meadow. *Estuaries and Coasts*, 29(3): 417–426.
- Bartoli M., Nizzoli D., Castaldelli G. and Viaroli P., 2008. Community metabolism and buffering capacity of nitrogen in a *Ruppia cirrhosa* meadow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 360(1): 21–30.
- Beer S. and Rehnberg J., 1997. The acquisition of inorganic carbon by the seagrass *Zostera marina*. *Aquatic Botany*, 56(3-4): 277–283.
- Björk M., Uku J., Weil A. and Beer S., 1999. Photosynthetic tolerances to desiccation of tropical intertidal seagrasses. *Marine Ecology Progress Series*, 191: 121–126.
- Blanchard G., Guarini J.M., Richard P., Gros P. and Mornet F., 1996. Quantifying the short-term temperature effect on light saturated photosynthesis of intertidal microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, 134: 309–313.
- Borowitzka M.A., Lavery P. and van Keulen M., 2006. Epiphytes of seagrasses. In *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (eds. A.W. Larkum, R.J. Orth and C.M. Duarte), Springer, Dordrecht, pp. 441–461.
- Borum J., 1985. Development of epiphytic communities on eelgrass (*Zostera marina*) along a nutrient gradient in a Danish estuary. *Marine Biology*, 87: 211–218.
- Borum J., 1987. Dynamics of epiphyton on eelgrass (*Zostera marina* L.) leaves: relative roles of algal growth, herbivory, and substratum turnover. *Limnology and Oceanography*, 32(4): 986–992.
- Boschker H.T.S., Wielemaker A., Schaub B.E.M. and Holmer M., 2000. Limited coupling of macrophyte production and bacterial carbon cycling in the sediments of *Zostera* spp. meadows. *Marine Ecology Progress Series*, 203: 181–189.
- Buesa R., 1977. Photosynthesis and respiration of some tropical marine plants. *Aquatic Botany*, 3: 203–216.
- Burris J.E., 1981. Effects of oxygen and inorganic carbon concentrations on the photosynthetic quotients of marine algae. *Marine Biology*, 65(3): 215–219.

- Charpy-Roubaud C. and Sournia A., 1990. The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans. *Marine Microbial Food Webs*, 4(1): 31–57.
- Connolly R.M., Hindell J.S. and Gorman D., 2005. Seagrass and epiphytic algae support nutrition of a fisheries species, *Sillago schomburgkii*, in adjacent intertidal habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 286: 69–79.
- Cook P.L.M., Butler E.C.V. and Eyre B.D., 2004. Carbon and nitrogen cycling on intertidal mudflats of a temperate Australian estuary. I. Benthic metabolism. *Marine Ecology Progress Series*, 280: 25–38.
- Dauby P. and Poulicek M., 1995. Methods for removing epiphytes from seagrasses: SEM observations on treated leaves. *Aquatic Botany*, 52(3): 217–228.
- Davoult D., Migné A., Créach A., Gévaert F., Hubas C., Spilmont N. and Boucher G., 2009. Spatio-temporal variability of intertidal benthic primary production and respiration in the western part of the Mont Saint-Michel Bay (Western English Channel, France). *Hydrobiologia*, 620(1): 163–172.
- Dayton P.K., 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs*, 45: 137–159.
- de Jonge V., 1980. Fluctuation in the organic carbon to chlorophyll a ratios for estuarine benthic diatom populations. *Marine Ecology Progress Series*, 2: 345–353.
- del Giorgio P. and Williams P., 2005. *Respiration in Aquatic Ecosystems*. Oxford University Press, Oxford.
- den Hartog C. and Kuo J., 2006. Taxonomy and biogeography of seagrasses. In *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (eds. A.W. Larkum, R.J. Orth and C.M. Duarte), Springer, Dordrecht, pp. 1–23.
- DeNiro M.J. and Epstein S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42(5): 495–506.
- DeNiro M.J. and Epstein S., 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45(3): 341–351.
- Dennison W.C., Aller R.C. and Alberte R.S., 1987. Sediment ammonium availability and eelgrass *Zostera marina* growth. *Marine Biology*, 94(3): 469–477.
- Dickson A.G. and Millero F.J., 1987. A comparison of the equilibrium constants for the dissociation of carbonic acid in seawater media. *Deep Sea Research*, 34: 1733–1743.
- Drew E.A., 1979. Physiological aspects of primary production in seagrasses. *Aquatic Botany*, 7: 139–150.

- Duarte C., 1989. Temporal biomass variability and production/biomass relationships of seagrass communities. *Marine Ecology Progress Series*, 51: 269–276.
- Duarte C. and Cebrian J., 1996. The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography*, 41: 1758–1766.
- Duarte C. and Chiscano C., 1999. Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquatic Botany*, 65: 159–174.
- Duarte C.M., 2002. The future of seagrass meadows. *Environmental conservation*, 29: 192–206.
- Frankignoulle M. and Bouquegneau J.M., 1987. Seasonal variation of the diel carbon budget of a marine macrophyte ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 38: 197–199.
- Fry B. and Sherr E., 1984. $\delta^{13}C$ measurements as indicators of carbon flows in marine and freshwaters ecosystems. *Contributions in Marine Science*, 27: 13–47.
- Gattuso J.P., Frankignoulle M. and Wollast R., 1998. Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 405–434.
- Gazeau F., Smith S., Gentili B., Frankignoulle M. and Gattuso J.P., 2004. The European coastal zone : characterization and first assement of ecosystem metabolism. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 60(4): 673–694.
- Giblin A.E., Hopkinson C.S. and Tucker J., 1997. Benthic metabolism and nutrient cycling in Boston Harbor, Massachusetts. *Estuaries and Coasts*, 20(2): 346–364.
- Golléty C., Migné A. and Davoult D., 2008. Benthic metabolism on a sheltered rocky shore: role of the canopy in the carbon budget. *Journal of Phycology*, 44(5): 1146–1153.
- Gribsholt B. and Kristensen E., 2003. Benthic metabolism and sulfur cycling along an inundation gradient in a tidal *Spartina anglica* salt march. *Limnology and Oceanography*, 48(6): 2151–2162.
- Harlin M.M., 1980. Seagrass epiphytes. In *Handbook of seagrass biology* (eds. R. Phillips and C. McRoy), Garland STPM Press, New York, pp. 117–151.
- Harrison P.G., 1982. Control of microbial growth and of amphipod grazing by water-soluble compounds from leaves of *Zostera marina*. *Marine Biology*, 67(2): 225–230.
- Hasegawa N., Hori M. and Mukai H., 2008. Seasonal changes in eelgrass functions: current velocity reduction, prevention of sediment resuspension, and control of sediment water column nutrient flux in relation to eelgrass dynamics. *Hydrobiologia*, 596(1): 387–399.
- Heber U., Bligny R., Streb P. and Douce R., 1996. Photorespiration is essential for the protection of the photosynthetic apparatus of C3 plants against photoinactivation under sunlight. *Botanica acta*, 109: 307–315.

- Heck K., Able K., Roman C. and Fahay M., 1995. Composition, abundance, biomass, and production of macrofauna in a New England estuary: comparisons among eelgrass meadows and other nursery habitats. *Estuaries and Coasts*, 18(2): 379–389.
- Hellblom F., Beer S., Björk M. and Axelsson L., 2001. A buffer sensitive inorganic carbon utilisation system in *Zostera marina*. *Aquatic Botany*, 69(1): 55–62.
- Hemminga M. and Duarte C.M., 2000. *Seagrass ecology*. Cambridge university press, Cambridge.
- Hemminga M.A. and Mateo M.A., 1996. Stable carbon isotopes in seagrasses: variability in ratios and use in ecological studies. *Marine Ecology Progress Series*, 140: 285–298.
- Holme N. and McIntyre A., 1984. *Methods for the Study of Marine Benthos*. second edition ed., Blackwell Scientific Publication, London.
- Holmer M. and Nielsen S.L., 1997. Sediment sulfur dynamics related to biomass-density patterns in *Zostera marina* (eelgrass) beds. *Marine Ecology Progress Series*, 146: 163–171.
- Holmquist J.G., 1997. Disturbance and gap formation in a marine benthic mosaic: influence of shifting macroalgal patches on seagrass structure and mobile invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 158: 121–130.
- Hoshika A., Sarker M., Ishida S., Mishima Y. and Takai N., 2006. Food web analysis of an eelgrass (*Zostera marina* L.) meadow and neighbouring sites in Mitsukushi Bay (Seto Inland Sea, Japan) using carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Aquatic Botany*, 85: 191–197.
- Hubas C. and Davoult D., 2006. Does seasonal proliferation of *Enteromorpha* sp. affect the annual benthic metabolism of a small macrotidal estuary? (Roscoff Aber Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 70: 287–296.
- Hubas C., Davoult D., Cariou T. and Artigas L., 2006. Factors controlling benthic metabolism during low tide along a granulometric gradient in an intertidal bay (Roscoff Aber Bay, France). *Marine Ecology Progress Series*, 316: 53–68.
- Iizumi H. and Hattori A., 1982. Growth and organic production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in temperate waters of the Pacific coast of Japan. III. The kinetics of nitrogen uptake. *Aquatic Biology*, 12: 245–256.
- Isaksen M.F. and Finster K., 1996. Sulphate reduction in the root zone of the seagrass *Zostera noltii* on the intertidal flats of a coastal lagoon (Arcachon, France). *Marine Ecology Progress Series*, 137: 187–194.
- Jacobs R., 1979. Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff, France. *Aquatic Botany*, 7: 151–172.
- Jacobs R.P.W.M., Den Hartog C., Braster B.F. and Carriere F.C., 1981. Grazing of the seagrass *Zostera noltii* by birds at terschelling (Dutch Wadden Sea). *Aquatic Botany*, 10: 241–259.

- Jaschinski S. and Sommer U., 2008. Top-down and bottom-up control in an eelgrass-epiphyte system. *Oikos*, 117(5): 754–762.
- Jaschinski S., Brepohl D.C. and Sommer U., 2008. Carbon sources and trophic structure in an eelgrass *Zostera marina* bed, based on stable isotope and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series*, 358: 103–114.
- Jeffrey S. and Humphrey G., 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochemical Physiological Pflanzen*, 167: 191–194.
- Jephson T., Nystrom P., Moksnes P.O. and Baden S.P., 2008. Trophic interactions in *Zostera marina* beds along the Swedish coast. *Marine Ecology Progress Series*, 369: 63–76.
- Jiménez C., Niell F.X. and Algarra P., 1987. Photosynthetic adaptation of *Zostera noltii* Hornem. *Aquatic Botany*, 29(3): 217–226.
- Jorgensen B.B., 1977. The sulfur cycle of a coastal marine sediment (Limfjorden, Denmark). *Limnology and Oceanography*, 22(5): 814–832.
- Jorgensen C.B., 1996. Bivalve filter feeding revisited. *Marine Ecology Progress Series*, 142: 287–302.
- Kaehler S., Pakhomov E.A. and McQuaid C.D., 2000. Trophic structure of the marine food web at the Prince Edward Islands (Southern Ocean) determined by $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 208: 13–20.
- Kang C.K., Kim J., Lee K.S., Kim J., Lee P.Y. and Hong J.S., 2003. Trophic importance of benthic microalgae to macrozoobenthos in coastal bay system in Korea: dual stable C and N isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series*, 259: 79–92.
- Kharlamenko V., Kiyashko S., Imbs A. and Vyshkvartzev D., 2001. Identification of food sources of invertebrates from the seagrass *Zostera marina* community using carbon and sulfur stable isotope ratio and fatty acid analyses. *Marine Ecology Progress Series*, 220: 103–117.
- Kirchman D.L., Mazzella L., Alberte R.S. and Mitchell R., 1984. Epiphytic bacterial production on *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 15(1-2): 117–123.
- Kirk J., 1983. *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kitting C.L., Fry B. and Morgan M.D., 1984. Detection of inconspicuous epiphytic algae supporting food webs in seagrass meadows. *Oecologia*, 62(2): 145–149.
- Kiyashko S., Chernyaev M. and Rodionov I., 1997. Mixotrophy in shallow-water bivalve molluscs with bacterial endosymbionts: data on stable carbon isotope ratios. *Russian Journal of Aquatic Ecology*, 6: 53–57.

- Koch E., Ackerman J.D., Verduin J. and van Keulen M., 2006. Fluid dynamics in seagrass ecology - from molecules to ecosystems. In *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (eds. A.W. Larkum, R.J. Orth and C.M. Duarte), Springer, Dordrecht, pp. 193–225.
- Laugier T., Rigollet V. and de Casabianca M.L., 1999. Seasonal dynamics in mixed eelgrass beds, *Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem., in a Mediterranean coastal lagoon (Thau lagoon, France). *Aquatic Botany*, 63(1): 51–69.
- Lebreton B., 2009. *Analyse de la structure et du fonctionnement du réseau trophique d'un herbier par approche multi-traceurs: traçage isotopique naturel et profils acides gras*. Ph.D. thesis, Université de La Rochelle.
- Lebreton B., Richard P., Radenac G., Bordes M., Bréret M., Arnaud C., Mornet F. and Blanchard G., 2009. Are epiphytes a significant component of intertidal *Zostera noltii* beds? *Aquatic Botany*, 91(2): 82–90.
- Lee K.S., Park S. and Kim Y., 2007. Effects of irradiance, temperature, and nutrient on growth dynamics of seagrasses: A review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350: 144–175.
- Lepoint G., Nyssen F., Gobert S., Dauby P. and Bouquegneau J.M., 2000. Relative impact of a seagrass bed and its adjacent epilithic algal community in consumer diets. *Marine Biology*, 136(3): 513–518.
- Lepoint G., Dauby P. and Gobert S., 2004. Application of C and N stable isotopes to ecological and environmental studies in seagrass ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, 49: 887–891.
- Leuschner C. and Rees U., 1993. CO_2 gas exchange of two intertidal seagrass species, *Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem., during emersion. *Aquatic Botany*, 45: 53–62.
- Leuschner C., Landwehr S. and Mehlig U., 1998. Limitation of carbon assimilation of intertidal *Zostera noltii* et *Zostera marina* by desiccation at low tide. *Aquatic Botany*, 62: 171–176.
- Lindeboom H.J. and de Bree B.H.H., 1982. Daily production and consumption in an eelgrass (*Zostera marina*) community in saline lake grevelingen: Discrepancies between the O_2 and ^{14}C method. *Netherland Journal of Sea Research*, 16: 362–379.
- Lizon F., Seuront L. and Lagadeuc Y., 1998. Photoadaptation and primary production study in tidally mixed coastal waters using a Lagrangian model. *Marine Ecology Progress Series*, 169: 43–54.
- Mann K.H., 1972. Ecological energetics of the sea-weed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. II. Productivity of the seaweeds. *Marine Biology*, 14(3): 199–209.
- Marba N., Cebrian J., Enriquez S. and Duarte C.M., 1996. Growth patterns of Western Mediterranean seagrasses: species-specific responses to seasonal forcing. *Marine Ecology Progress Series*, 133: 203–215.

- Marsh J.A., Dennison W.C. and Alberte R.S., 1986. Effects of temperature on photosynthesis and respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 101(3): 257–267.
- Martin S., Clavier J., Guarini J.M., Chauvaud L., Hily C., Grall J., Thouzeau G., Jean F. and Richard J., 2005. Comparison of *Zostera marina* and maerl community metabolism. *Aquatic Botany*, 83: 161–174.
- Mateo M.A., Cebrian J., Dunton K.H. and Mutchler T., 2006. Carbon flux in seagrass ecosystems. In *Seagrasses: Biology, ecology and conservation* (eds. A.W. Larkum, R.J. Orth and C.M. Duarte), Springer, Dordrecht, pp. 159–192.
- Mazzella L. and Alberte R.S., 1986. Light adaptation and the role of autotrophic epiphytes in primary production of the temperate seagrass, *Zostera marina* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 100(1-3): 165–180.
- McClelland J.W. and Valiela I., 1998. Nitrogen in estuarine producers to land-derived sources. *Limnology and Oceanography*, 43(4): 577–585.
- McConnaughey T. and McRoy C.P., 1979. $\delta^{13}\text{C}$ label identifies eelgrass (*Zostera marina*) Carbon in an Alaskan estuarine food web. *Marine Biology*, 53(3): 263–269.
- McCutchan J., Lewis W., Kendall C. and McGrath C., 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2): 378–390.
- McRoy C. and McMillan C., 1977. Production ecology and physiology of seagrasses. In *Seagrass Ecosystems: A Scientific Perspective* (eds. C. McRoy and C. Helfferich), vol. 58, Dekker, New York, pp. 53–81.
- Mehrbach C., Culberson C.H., Hawley J.E. and Pytkowicz R.M., 1973. Measurement of the apparent dissociation constants of carbonic acid in seawater at atmospheric pressure. *Limnology and Oceanography*, 18(6): 897–907.
- Menard H. and Smith S., 1966. Hypsometry of ocean provinces. *Journal of Geophysical Research*, 71: 4305–4325.
- Middelburg J.J., Duarte C.M. and Gattuso J.P., 2005. Respiration in aquatic ecosystems. In *Respiration in coastal benthic communities* (eds. P. Del Giorgio and P. Williams), Oxford University Press, Oxford, pp. 206–224.
- Migné A., Davoult D., Spilmont N., Menu D., Boucher G., Gattuso J.P. and Rybarczyk H., 2002. A closed-chamber CO_2 -flux method for estimating intertidal primary production and respiration under emersed conditions. *Marine Biology*, 140: 865–869.
- Migné A., Spilmont N. and Davoult D., 2004. *In situ* measurements of benthic primary production during emersion: seasonal variations and annual production in the Bay of Somme (eastern English Channel, France). *Continental Shelf Research*, 24: 1437–1449.

- Migné A., Spilmont N., Boucher G., Denis L., Hubas C., Janquin M.A., Rauch M. and Davoult D., 2009. Annual budget of benthic production in Mont Saint-Michel Bay considering cloudiness, microphytobenthos migration, and variability of respiration rates with tidal conditions. *Continental Shelf Research*, 29(19): 2280–2285.
- Migné A., Ouisse V., Hubas C. and Davoult D., 2011. Freshwater seepages and ephemeral macroalgae proliferation in an intertidal bay: II Effect on benthic biomass and metabolim. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 92: 161–168.
- Millero F.J., Zhang J.Z., Lee K. and Campbell D.M., 1993. Titration alkalinity of seawater. *Marine Chemistry*, 44(2-4): 153–165.
- Moksnes P.O., Gullstrom M., Tryman K. and Baden S., 2008. Trophic cascades in a temperate seagrass community. *Oikos*, 117. 763-777.
- Moncreiff C. and Sullivan M., 2001. Trophic importance of epiphytic algae in subtropical seagrass beds: evidence from multiple stable isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series*, 215: 93–106.
- Moore K.A. and Short F.T., 2006. *Zostera*: Biology, Ecology and Management. In *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (eds. A.W. Larkum, R.J. Orth and C.M. Duarte), Springer, Dordrecht, pp. 361–386.
- Murray L. and Wetzel R.L., 1987. Oxygen production and consumption associated with the major autotrophic components in two temperate seagrass communities. *Marine Ecology Progress Series*, 38: 231–239.
- Nixon Scott W. and Oviatt C.A., 1972. Preliminary measurements of midsummer metabolism in beds of eelgrass, *Zostera marina*. *Ecology*, 53(1): 150–153.
- Noël L.M.L.J., Griffin J.N., Thompson R.C., Hawkins S.J., Burrows M.T., Crowe T.P. and Jenkins S.R., 2010. Assessment of a field incubation method estimating primary productivity in rockpool communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 88: 153–159.
- Orth R.J., Heck Jr K.L. and Vanmontfrans J., 1984. Faunal communities in seagrass beds - A review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator prey relationships. *Estuaries*, 7(4A): 339–350.
- Ouisse V., Migné A. and Davoult D., 2010. Seasonal variations of community production, respiration and biomass of different primary producers in an intertidal *Zostera noltii* bed (Western English Channel, France). *Hydrobiologia*, 649(1): 3–11.
- Ouisse V., Riera P., Migné A., Leroux C. and Davoult D., 2011. Freshwater seepages and ephemeral macroalgae proliferation in an intertidal bay: I Effect on benthic community structure and food web. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 91: 272–281.
- Ouisse V., Migné A. and Davoult D., En révision . Tidal scale variability of carbon fluxes at community level in *Zostera marina* and *Zostera noltii* beds. *Marine Ecology Progress Series*.

- Ouisse V., Migné A. and Davoult D., Soumis . Benthic community metabolism assessment through simultaneous *in situ* measurements of changes in dissolved inorganic carbon, CO_2 and O_2 concentration. *Limnology and Oceanography - Methods*.
- Oviatt C.A., Rudnick D.T., Keller A.A., Sampou P.A. and Almquist G.T., 1986. A comparison of system (O_2 and CO_2) and C-14 measurements of metabolism in estuarine mesocosms. *Marine Ecology Progress Series*, 28: 57–67.
- Pérez-Llorens J.L. and Niell F.X., 1993. Seasonal dynamics of biomass and nutrient content in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem. from Palmones River estuary, Spain. *Aquatic Botany*, 46(1): 49–66.
- Pergent-Martini C., Pasqualini V., Ferrat L., Pergent G. and Fernandez C., 2005. Seasonal dynamics of *Zostera noltii* Hornem. in two Mediterranean lagoons. *Hydrobiologia*, 543: 233–243.
- Philippart C., 1995. Seasonal variation in growth and biomass of an intertidal *Zostera noltii* stand in the Dutch Wadden Sea. *Netherland Journal of Sea Research*, 33: 205–218.
- Phillips R.C., 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia*, 127(2): 166–170.
- Phillips R.C. and Menez E.G., 1988. Seagrasses. *Smithsonian Contribution to the Marine Sciences*, 34: 1–91.
- Pierrot D., Lewis E. and Wallace D.W.R., 2006. MS Excel Program Developed for CO_2 System Calculations.
- Plus M., Deslous-Paoli J.M., Auby I. and Dagault F., 2001. Factors influencing primary production of seagrass beds (*Zostera noltii* Hornem.) in the Thau lagoon (French Mediterranean coast). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 259(1): 63–84.
- Plus M., Chapelle A., Ménesguen A., Deslous-Paoli J.M. and Auby I., 2003. Modelling seasonal dynamics of biomasses and nitrogen contents in a seagrass meadow (*Zostera noltii* Hornem.): application to the Thau lagoon (French Mediterranean coast). *Ecological Modelling*, 161(3): 211–236.
- Portig A.A., Mathers R.G., Montgomery W.I. and Govier R.N., 1994. The distribution and utilisation of *Zostera* species in Strangford Lough, Northern Ireland. *Aquatic Botany*, 47(3-4): 317–328.
- Pregnall A.M., Smith R.D. and Alberte R.S., 1987. Glutamine synthetase activity and free amino acid pools of eelgrass (*Zostera marina* L.) roots. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 106(3): 211–228.
- Rau G., Mearns A., Young D., Olson R., Schafer H. and Kaplan I., 1983. Animals $\delta^{13}C$ correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology*, 64: 1314–1318.

- Raven J., Johnston A., Kübler J., Korb R., McInroy S., Handley L., Scrimgeour C., Walker D., Beardall J., Vanderklift M., Fredriksen S. and Dunton K., 2002. Mechanistic interpretation of carbon isotope discrimination by marine macroalgae and seagrasses. *Functional Plant Biology*, 29: 355–378.
- Ricker W., 1973. Linear regressions in fishery research. *Journal of fisheries research board of Canada*, 30(1): 409–434.
- Riera P., 1998. $\delta^{15}N$ of organic matter sources and benthic invertebrates along an estuarine gradient in Marennes-Oleron Bay (France): implication for the study of trophic structure. *Marine Ecology Progress Series*, 166: 143–150.
- Riera P. and Hubas C., 2003. Trophic ecology of nematodes from various microhabitats of the Roscoff Aber Bay (France): importance of stranded macroalgae evidenced through $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$. *Marine Ecology Progress Series*, 260: 151–159.
- Riera P. and Richard P., 1996. Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42(3): 347–360.
- Riera P. and Richard P., 1997. Temporal variation of $\delta^{13}C$ in particulate organic matter and oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oleron Bay (France). Effect of fresh water inflow. *Marine Ecology Progress Series*, 147: 105–115.
- Riera P., Escaravage C. and Leroux C., 2009. Trophic ecology of the rocky shore community associated with the *Ascophyllum nodosum* zone (Roscoff, France): A $\delta^{13}C$ vs $\delta^{15}N$ investigation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 81(1): 143–148.
- Robertson A. and Mann K., 1984. Disturbance by ice and life-history adaptations of the seagrass *Zostera marina*. *Marine Biology*, 80: 131–141.
- Romero J., Lee K.S., Pérez M., Mateo M.A. and Alcoverro T., 2006. Nutrients and seagrasses. In *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (eds. A.W. Larkum, R.J. Orth and C.M. Duarte), Springer, Dordrecht, pp. 441–461.
- Rowe G., Kaegi M., Morse J., Boland G. and Escobar Briones E., 2002. Sediment community metabolism associated with continental shelf hypoxia, Northern Gulf of Mexico. *Estuaries and Coasts*, 25(6): 1097–1106.
- Sand-Jensen K. and Gordon D.M., 1984. Differential ability of marine and freshwater macrophytes to utilize HCO_3^- and CO_2 . *Marine Biology*, 80(3): 247–253.
- Santos R., Silva J., Alexandre A., Navarro N., Barrón C. and Duarte C., 2004. Ecosystem metabolism and carbon fluxes of a tidally-dominated coastal lagoon. *Estuaries and Coasts*, 27(6): 977–985.
- Schaal G., Riera P. and Leroux C., 2008. Trophic coupling between two adjacent benthic food webs within a man-made intertidal area: a stable isotopes evidence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 77(3): 523–534.

- Schaal G., Riera P. and Leroux C., 2010. Trophic ecology in a Northern Brittany (Batz Island, France) kelp (*Laminaria digitata*) forest, as investigated through stable isotopes and chemical assays. *Journal of Sea Research*, 63(1): 24–35.
- Sfriso A. and Ghetti P.F., 1998. Seasonal variation in biomass, morphometric parameters and production of seagrasses in the lagoon of Venice. *Aquatic Botany*, 61(3): 207–223.
- Shafer D.J., Sherman T.D. and Wyllie-Echeverria S., 2007. Do desiccation tolerances control the vertical distribution of intertidal seagrasses? *Aquatic Botany*, 87(2): 161–166.
- Short F., 1987. Effects of sediment nutrients on seagrasses: literature review and mesocosm experiment. *Aquatic Botany*, 27: 41–57.
- Short F., Carruthers T., Dennison W. and Waycott M., 2007. Global seagrass distribution and diversity: a bioregional model. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350: 3–20.
- Silva J., Santos R., Calleja M. and Duarte C., 2005. Submerged versus air-exposed intertidal macrophyte productivity: from physiological to community-level assessments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 317: 87–95.
- Silva J., Feijó P. and Santos R., 2008. Underwater measurements of carbon dioxide evolution in marine plant communities: A new method. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78(4): 827–830.
- Soetaert K., Middelburg J.J., Herman P.M.J. and Buis K., 2000. On the coupling of benthic and pelagic biogeochemical models. *Earth Science Reviews*, 51: 173–201.
- Spalding M., Taylor M., Ravilious C., Short F. and Green E., 2003. Global overview: the distribution and status of seagrasses. In *World Atlas of Seagrasses* (eds. E.P. Green and F. Short), University of California Press, Berkeley, pp. 5–26.
- Spilmont N., Migné A., Lefebvre A., Artigas L., Rauch M. and Davoult D., 2005. Temporal variability of intertidal benthic metabolism under emersed conditions in an exposed sandy beach (Wimereux, eastern English Channel, France). *Journal of Sea Research*, 53: 161–167.
- Stephenson R., Tan F. and Mann K., 1986. Use of stable carbon isotope ratios to compare plant material and potential consumers in a seagrass bed and a kelp bed in Nova Scotia, Canada. *Marine Ecology Progress Series*, 30: 1–7.
- Strickland J.D.H. and Parsons T., 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bulletin of the fisheries research board of Canada*, 167: 1–311.
- Takahashi T., Olafsson J., Goddard J.G., Chipman D.W. and Sutherland S.C., 1993. Seasonal variation of CO_2 and nutrients in the high-latitude surface oceans: a comparative study. *Global Biogeochemistry Cycles*, 7: 843–878.

- Thouzeau G., Grall J., Clavier J., Chauvaud L., Jean F., Leynaert A., ni Longphuir S., Amice E. and Amouroux D., 2007. Spatial and temporal variability of benthic biogeochemical fluxes associated with macrophytic and macrofaunal distributions in the Thau lagoon (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72(3): 432–446.
- Touchette B.W. and Burkholder J.M., 2000. Overview of the physiological ecology of carbon metabolism in seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250(1-2): 169–205.
- Tubbs C.R. and Tubbs J.M., 1983. The distribution of *Zostera* and its exploitation by wildfowl in the solent, Southern England. *Aquatic Botany*, 15(3): 223–239.
- Valiela I., 1995. *Marine ecological processes*. 2nd edition ed., Springer, New York.
- Valiela I., McClelland J., Hauxwell J., Behr P. and Foreman H., 1997. Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnology and Oceanography*, 42(5): 1105–1118.
- van Es F.B., 1982. Community metabolism of intertidal flats in the Ems-Dollard estuary. *Marine Biology*, 66(1): 95–108.
- van Lent F., Nienhuis P.H. and Verschuure J.M., 1991. Production and biomass of the seagrasses *Zostera noltii* Hornem. and *Cymodecea nodosa* (Ucria) Aschers. at the Banc d'Arguin (Mauritania, NW Africa): a preliminary approach. *Aquatic Botany*, 41(4): 353–367.
- Vander Zanden M. and Rasmussen J., 2001. Variation in $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, 46: 2061–2066.
- Vanderklift M. and Ponsard S., 2003. Source of variation in consumer-diet $\delta^{15}N$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 136: 169–182.
- Vermaat J. and Verhagen F., 1996. Seasonal variation in the intertidal seagrass *Zostera noltii* Hornem.: coupling demographic and physiological patterns. *Aquatic Botany*, 52(4): 259–281.
- Vermaat J., Hootsmans M. and Nienhuis P., 1987. Seasonal dynamics and leaf growth of *Zostera noltii* Hornem., a perennial intertidal seagrass. *Aquatic Botany*, 28(3-4): 287–299.
- Viaroli P., Bartoli M., Bondavalli C., Christian R.R., Giordani G. and Naldi M., 1996. Macrophyte communities and their impact on benthic fluxes of oxygen, sulphide and nutrients in shallow eutrophic environments. *Hydrobiologia*, 329(1): 105–119.
- Ward L., Kemp W. and Boynton W., 1984. The influence of waves and seagrass communities on suspended particulates in an estuarine embayment. *Marine Geology*, 59: 85–103.
- Wear D.J., Sullivan M.J., Moore A.D. and Millie D.F., 1999. Effects of water-column enrichment on the production dynamics of three seagrass species and their epiphytic algae. *Marine Ecology Progress Series*, 179: 201–213.

- Webb W.L., Newton M. and Starr D., 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*. *Oecologia*, 17(4): 281–291.
- Weiss R.F., 1974. Carbon dioxide in water and seawater: the solubility of a non-ideal gas. *Marine Chemistry*, 2(3): 203–215.
- Wittmann K., Mazzella L. and Fresi E., 1981. Age specific patterns of leaf growth: their determination and importance for epiphytic colonization in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Rapport Commission Internationale Mer Méditerranée*, 27: 187–191.
- Wollast R., 1991. The coastal organic carbon cycle: fluxes, sources and sinks. In *Ocean margin processes in global change* (eds. R.F.C. Mantoura, J.M. Martin and R. Wollast), John Wiley & Sons, Chichester, UK, pp. 365–381.
- Yamamuro M., 1999. Importance of epiphytic cyanobacteria as food sources for heterotrophs in tropical seagrass bed. *Coral Reefs*, 35: 1–12.

ANNEXE 1

Article 5: Freshwater seepages and ephemeral macroalgae proliferation in an intertidal bay: I Effect on benthic community structure and food web

Vincent OUISSE, Pascal RIERA, Aline MIGNÉ, Cédric LEROUX and Dominique DAVOULT

Estuarine Coastal and Shelf Science **91**(2): 272-281 (2011)

Abstract

Freshwater seepages and ephemeral *Enteromorpha* spp. proliferation create heterogeneity at small spatial scale in intertidal sediment. Macrobenthic community diversity was compared between these two disturbances and their respective control points throughout the year 2007 at the Roscoff Aber bay (Western English Channel, France). In March and September 2007, trophic community pathways of characteristic species were additionally studied using stable isotope ratios of carbon and nitrogen. The low salinity recorded at the freshwater seepage induced the exclusion of the main bioturbator and the presence of omnivores which modified the community composition by biotic pressure. Moreover, food web analyses clearly highlighted a separation at small spatial scale between the two trophic pathways of the impacted area and its control. On the contrary, little differences were observed owing to the ephemeral *Enteromorpha* spp. proliferation. This suggested a progressive and diffusive disturbance which was applied from the algal mat to the nearby area. However, seasonal changes were observed. First, the algal expansion phase increased the macrofauna diversity and foraminifers' abundance (meiofauna) and then acted as a physical barrier decreasing sediment and water column exchanges and decreasing the fauna diversity. This study highlights the need to take into account small spatial heterogeneity to avoid misinterpretations in intertidal ecology studies.

Introduction

Intertidal zones are subjected to large environmental fluctuations due to the alternation of emersion-immersion periods. This creates a physico-chemical gradient of constraints responsible for the vertical distribution of numerous benthic fauna. Although the structure of intertidal systems has been widely described at large scale (Raffaelli and Hawkins, 1999, , for review), smaller spatial scale may present some heterogeneity in benthic community and less attention has been given to their structural patterns.

Heterogeneity at small spatial scale may result from two common phenomena in intertidal sediment: freshwater seepages and ephemeral macroalgae proliferation. Freshwater seepage occurs when underground water naturally discharge through permeable marine sediments (Johannes, 1980). This discharge is continuous through time but its extent varies proportionally with the volume of freshwater flow Glover (1959). Ephemeral macroalgae blooms are regularly observed worldwide on intertidal flats (Valiela *et al.*, 1997), and follow coastal water nutrient enrichment (Valiela *et al.*, 1992). In temperate regions, these blooms occur mainly from spring to late autumn in shallow estuarine ecosystems and their frequency, magnitude and persistence have increased in many areas over the past decades (Pihl *et al.*, 1996; Cummins *et al.*, 2004). The impact of freshwater seepage on diversity and abundance of the benthic communities has only been studied in intertidal sand flat of Delaware (US Miller and Ullman, 2004) or at the northern end of Sylt (German Wadden Sea, Zipperle and Reise, 2005). Ephemeral macroalgae blooms has been much studies (Smith, 1955; Flach, 1992; Norkko and Bonsdorff, 1996; Modig and Olafsson, 1998; Bolam *et al.*, 2000). Both disturbances generated large change in diversity and abundance of the benthic communities. In addition, the effect of seasonal proliferation of green macroalgae on food web structure has been well studied in Mondego estuary, Portugal (Patricio *et al.*, 2004; Patricio and Marques, 2006; Patricio *et al.*, 2006). To our knowledge consequences on trophic functioning of freshwater seepage were never studied.

The spatial complexity of intertidal areas, variations in water and organic matter exchange and potential sources of nutrients make food web analyses rather difficult at small scale. Stable isotope ratios of carbon and nitrogen are frequently used in coastal habitats to discriminate which primary producers support the food web (e.g. DeNiro and Epstein, 1978; Fry and Sherr, 1984; Riera and Hubas, 2003). They have also been

proved to be powerful tools to address issues concerning matter transfers between adjacent systems (Schaal *et al.*, 2008).

The structure and functioning of the intertidal Roscoff Aber Bay (Western English Channel) was well described along the vertical gradient (Hubas, 2006; Hubas *et al.*, 2006). Spatial heterogeneity of meio- and macro-fauna was evidenced along a granulometric gradient but areas subjected to freshwater seepages or ephemeral blooms were not considered.

The aim of the present study was to assess and compare the effect, both on the diversity and functioning of this small tidal bay, of two widespread phenomena altering intertidal sediments: freshwater seepages and proliferation of ephemeral macroalgae. In the present paper, (1) the effect of these disturbances on the diversity of meio- and macrofauna was characterized and (2) the consequences on the food web structure were analysed. In a second paper, the effects on the meio and macrofauna biomass and the global benthic metabolism were evaluated during low tide using benthic chambers.

Materials and methods

Study site

The Roscoff Aber bay (Figure 1) is a small intertidal bay entirely located above mid-tide level (Chauris, 1988). The bay is subjected to a low but constant freshwater input from a small stream (Rullier, 1959) and includes various types of sediment from muddy to sandy. Two particular areas, separated by 300m, were studied in this bay: a large muddy freshwater seepage (about 300m²) in the South (*FW* here after) and a sandy area affected by seasonal proliferation of green algae (*Enteromorpha* spp.) in the East (*E* here after).

Sampling and preparation of samples

For each site (Freshwater seepage and *Enteromorpha* sites), a control point with similar sediment feature was selected at less than 10m away from the impacted points (*C_{FW}* and *C_E* here after). Macro- and meiofauna were sampled at low tide on these four points (*FW*, *C_{FW}*, *E* and *C_E*) from February to December 2007 (7 sampling dates). Three sediment quadrats (0.1m², 10cm depth) were sampled for macrofauna (< 2mm) analyses that are sufficient to estimate the general feature of diversity. Organisms were

identified at the species level and their biomass expressed in Ash Free Dry Weight (AFDW). Three sediment cores (2.9cm^2 , 2cm depth) were sampled for meiofauna analyses. Meiofauna was extracted from the sediment using colloidal silica soil LudoxTM HS-40 (de Jonge and Bouwman, 1977) as described in Burgess (2001). Major meiofauna taxa were identified.

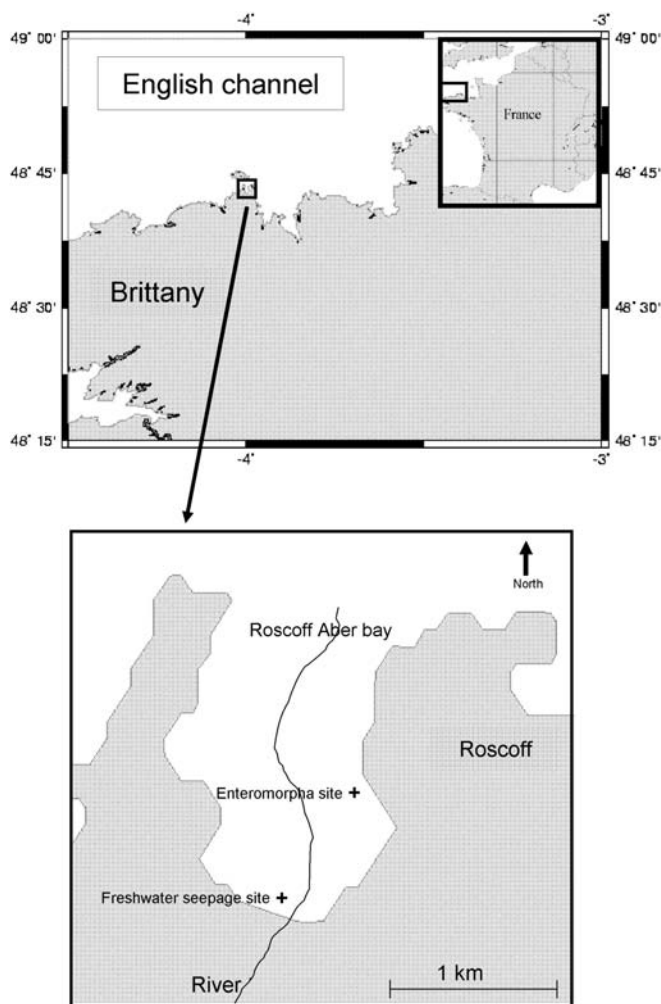


FIGURE 1 – Study sites in Roscoff Aber Bay (France).

The freshwater seepage was characterized by its salinity measured in interstitial water during emersion (triplicates, taken at 3cm depth) at the FW point and compared to C_{FW} point. The ephemeral macroalgae blooms were characterized by measuring the Dry Weight (DW) of the *Enteromorpha* found in macrofaunal cores (triplicates, 0.1m^2).

Additional samplings were done in March and September 2007 to collect sources (organic matter and principal macroalgae) and macrofauna for carbon and nitrogen analysis purpose.

Suspended Particulate Organic Matter (*POM*) was obtained from different water samples (seawater, marine *POM* and stream water, river *POM*). 20 L seawater were collected at ca 50cm depth during high tide at mid distance from the Freshwater seepage and the *Enteromorpha* sites. 2 L stream water were collected at low tide upstream of the Aber bay. Both samples were immediately filtered on a precombusted Whatman GF/F glass fiber filters. Sedimented Organic Matter (*SOM*) was collected by scraping the upper two centimetres of sediment at low tide in each point. The main algae, *Enteromorpha* spp. and *Fucus spiralis* on small rocks, were collected by hand at low tide and cleaned manually of their epiphytes. Main macrofauna species (twelve taxa in each site) were collected at low tide by sieving sampled sediment (10cm depth). In order to evidence a possible disturbance effect on the organism diet, this study particularly focused on the species both present in the impacted point (*FW* or *E*) and in the control one (*C_{FW}* or *C_E*). Macrofauna was starved (12h in 0.7µm filtered seawater) to clear their guts. All samples were acidified (1M *HCl*) in order to remove carbonates and rinsed with distilled water. Afterward, all samples were dried until constant weight (60°C, 48h). Macrofauna and macroalgae were ground to powder using a mortar and pestle before being freezed at -32°C for preservation.

Stable isotope analyses

Isotopic analyses were performed at individual scale except for small organisms where several individuals were pooled to obtain sufficient body mass (1mg *DW*). Carbon and nitrogen isotope ratios were determined using a Flash EA CN analyser coupled with a Finnigan Delta Plus mass spectrometer, via a Finnigan Con-Flo III interface. Data were expressed in conventional δ unit notation.

$$\delta X = \left[\frac{R_{sample}}{R_{standard}} - 1 \right] \times 10^3 \quad (1)$$

with R is $^{13}C/^{12}C$ ratio for carbon or $^{15}N/^{14}N$ ratio for nitrogen. $R_{standard}$ values were determined according to the Vienna Pee Dee Belemnite standard (*PDB*) for carbon and to N_2 atmospheric for nitrogen. A laboratory working standard (Peptone) was run every 10 samples. Average variations based on replicate measurements, using peptone standard,

for $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ were less than $\pm 0.10\text{‰}$.

Theoretical resources of all faunal individuals were estimated by taking into account a trophic enrichment factor in $\delta^{13}C$ of 1‰ (DeNiro and Epstein, 1978; Rau *et al.*, 1983). For $\delta^{15}N$, the trophic enrichment resulting from differential excretion of nitrogen, depends on the trophic level of organisms: a mean fractionation factor of 3.4‰ was used for carnivores (McCutchan *et al.*, 2003; Vanderklift and Ponsard, 2003) whereas 2.5‰ was used for primary consumers (Vander Zanden and Rasmussen, 2001).

Statistical analyses

After elimination of rare species (species present one time at one month) for freshwater seepage and Enteromorpha site respectively, factor correspondence analyses (FCA) (Benzecri, 1982) were performed with the software StatBox™ V6.4 on macrofauna or meiofauna abundances for each site. Mann-Whitney and Kruskal-Wallis tests were used to compare small independent groups.

Results

Environmental disturbance

At the freshwater seepage site, the mean interstitial water salinity was always significantly lower in the *FW* point than in the C_{FW} point (Mann Whitney test, $p < 0.05$) (Table 1). At the Enteromorpha site, *Enteromorpha* spp. biomass varied during the survey (*E* points), the biomass increased from February to July where it reached a maximum of 595.3 gDW m^{-2} (Table 1) compared to the C_E points where no *Enteromorpha* spp. was observed.

Macrofauna and meiofauna community structure

In both points of the freshwater seepage site, the macrofauna community diversity (*mean* \pm *SD*) was relatively low: 6 ± 1 species at the *FW* points and 11 ± 3 species in the C_{FW} points. Macrofauna biomass at the *FW* points was dominated by *Hydrobia ulvae* ($48 \pm 18\%$ of the total biomass), *Nereis diversicolor* ($42 \pm 18\%$) and *Abra tenuis* ($6 \pm 4\%$). At the C_{FW} points, the biomass was dominated by *Hydrobia ulvae* ($65 \pm 12\%$), *Abra tenuis* ($18 \pm 6\%$) and *Cerastoderma edule* ($11 \pm 12\%$). Low values of the Shannon diversity index (1.2 ± 0.2 for the *FW* and 1.3 ± 0.3 for the C_{FW} point) and evenness

TABLE 1 – Salinity ($mean \pm SD$) in C_{FW} Freshwater seepage control point and in (FW) freshwater seepage point and algal biomass ($mean \pm SD$) expressed in $gDW m^{-2}$ in (C_E) Enteromorpha control point and (E) Enteromorpha point measured in Roscoff Aber bay for each sampling month.

Salinity	February	March	April	May	July	September	December
C_{FW}	28,9 \pm 1,3	33,5 \pm 1,5	30,4 \pm 1,4	31,7 \pm 1,3	30,5 \pm 3,2	32,1 \pm 2,1	32,5 \pm 0,7
FW	16,0 \pm 1,3	16,4 \pm 4,2	9,7 \pm 1,4	20,4 \pm 5,0	5,7 \pm 1,6	17,9 \pm 9,2	9,2 \pm 1,0
Algal biomass	February	March	April	May	July	September	December
C_E	0	0	0	0	0	0	0
E	158,5	276,0 \pm 7,1	285,9 \pm 54,0	454,2 \pm 41,2	595,3 \pm 483,6	139,8 \pm 35,8	334,8 \pm 201,8

(0.54 ± 0.05 for the FW and 0.46 ± 0.11 for the C_{FW} point) calculated on the biomass data, confirmed that macrofauna community was dominated by few species at both points.

The FCA was performed on 19 macrofauna species abundances x 7 sampling dates x 2 points for the freshwater seepage site (Figure 2). Only four species had an axis contribution higher than the expected contribution in the equi-contribution hypothesis ($CTR > 5\%$, $\approx 1/19$) on at least one of the two main axes which described 79% of the total inertia. The first axis separated the impacted and the control points. *Nereis diversicolor* and *Corophium volutator* characterized the FW point whereas *Scoloplos armiger* and *Abra tenuis* were typical of the C_{FW} point. Abundance distribution among major meiofauna groups did not exhibited difference between FW and control points over the course of the year.

At the Enteromorpha site, the macrofauna community diversity ($mean \pm SD$) in each month was 15 ± 1 species in the E and 13 ± 2 species in the C_E point. Macrofauna biomass at both E and C_E points was dominated by two main species: *Hydrobia ulvae* ($42 \pm 17\%$ in the E and $22 \pm 20\%$ in the C_E point) and *Cerastoderma edule* ($17 \pm 20\%$ in the E and $52 \pm 27\%$ in the C_E point). Despite a low individual biomass of opportunist organisms such as Oligochaeta, *Capitella capitata* and *Notomastus latericeus*, the opportunist organisms contributed to $14 \pm 9\%$ of the total macrofauna biomass for the E point while it represented only $3 \pm 5\%$ for the C_E . The Shannon diversity index calculated on biomass data at the Enteromorpha site varied significantly during the year, from 1.6 in July to 2.8 in September at the E point and from 1.1 in May to 2.2 in September at the C_E (Kruskal Wallis test, $p < 0.001$ for both points). The evenness varied also significantly between 0.43 in July to 0.77 in September at the E point and between 0.36 in May to 0.71 in September at the C_E (Kruskal Wallis test, $p < 0.001$ for both points). In addition, the Shannon index and the evenness were significantly higher in the E

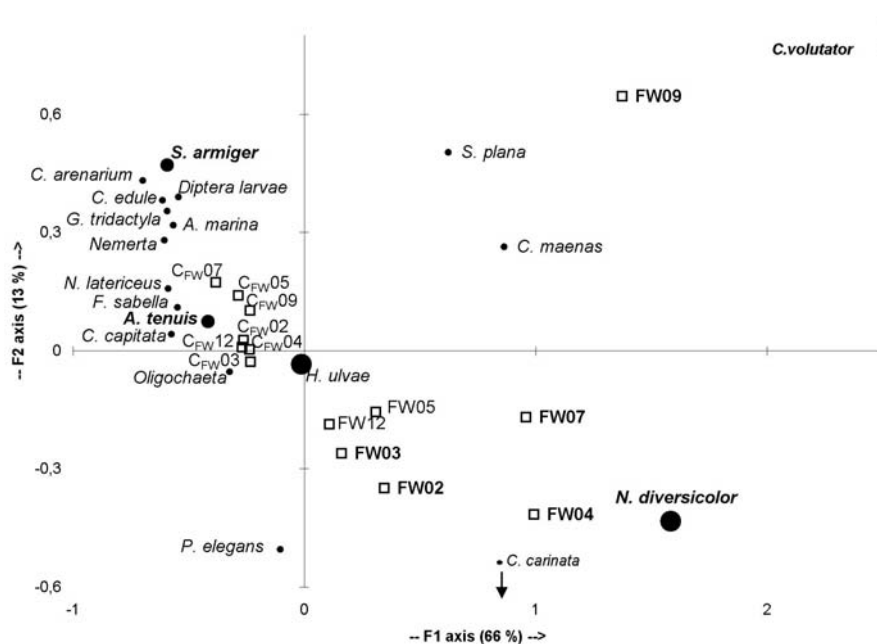


FIGURE 2 – FCA plotted using factor 1 ($F1$) and factor 2 ($F2$) calculated on abundance of macrofauna at freshwater seepage site. Freshwater seepage point (FW) and freshwater seepage control point (C_{FW}) are associated with numbers equivalent to the sampling month (e.g. $FW02$ for Freshwater seepage point in February). Species and points in bold type have an axis contribution higher than the expected contribution in the equi-contribution hypothesis. Size of plotted points take into consideration the mean abundance (a) of species sampled ($a > 10\,000\ ind\ m^{-2}$, $10\,000\ ind\ m^{-2} > a > 1\,000\ ind\ m^{-2}$, $a < 1\,000\ ind\ m^{-2}$). Outlayer species (*C. arenarium* and *C. carinata*) are indicated by arrows.

point than in the C_E point (Mann Whitney test, $p < 0.05$), except in July and September where the Shannon index and the evenness were not different.

In the FCA performed on 19 macrofauna species abundances x 7 sampling dates x 2 points of the Enteromorpha site, five species had a $CTR > 5\%$ ($\approx 1/19$) on one of the two main axes describing 80% of the total inertia (Figure 3). The E point was characterized by *Fabricia sabella* whereas the C_E point was characterized by more common species such as *Abra tenuis*, *Hydrobia ulvae*, *Scoloplos armiger* and *Notomastus latericeus*.

In the FCA performed on 11 meiofaunal taxa abundances x 7 sampling dates x 2 points of the Enteromorpha site, six taxa had a $CTR > 9\%$ ($\approx 1/11$) on one of the two main axes (Figure 4). The main axis (61% of total inertia) opposed the periods of

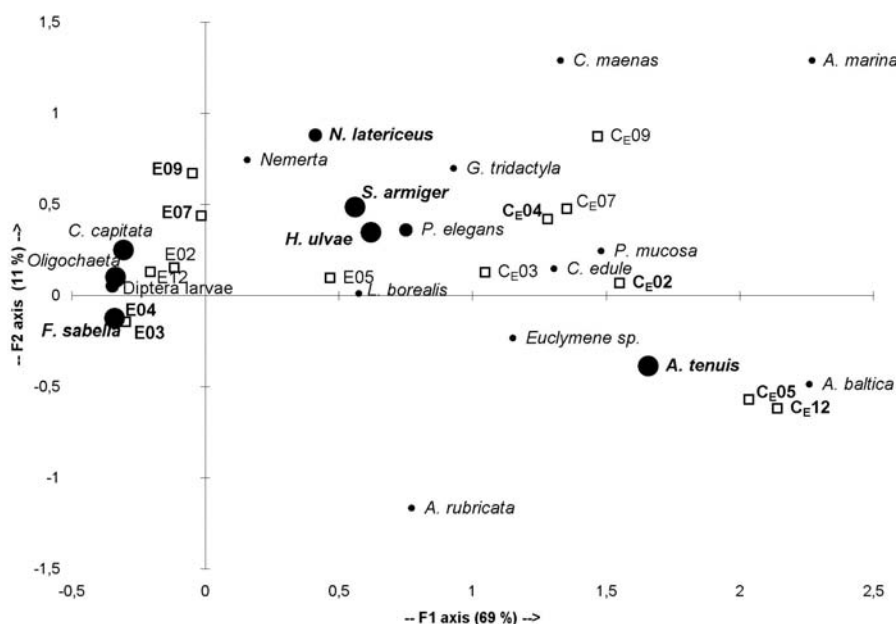


FIGURE 3 – FCA plotted using factor 1 ($F1$) and factor 2 ($F2$) calculated on abundance of macrofauna at Enteromorpha site, Enteromorpha point (E) and Enteromorpha control point (C_E) are associated with numbers equivalent to the sampling month (e.g. $E02$ for Enteromorpha point in February). Species and points in bold type have an axis contribution higher than the expected contribution in the equi-contribution hypothesis. Size of plotted points take into consideration the mean abundance (a) of species sampled ($a > 10\,000\ ind\ m^{-2}$, $10000\ ind\ m^{-2} > a > 1000\ ind\ m^{-2}$, $a < 1000\ ind\ m^{-2}$).

Enteromorpha spp. biomass increase (March-May) characterised by a high abundance of Foraminifera with the winter samples (February and December) where this taxa was low in abundance. In addition the April and July samples at impacted point were opposed to the April and July samples at control point which were characterized by the abundance of nematodes.

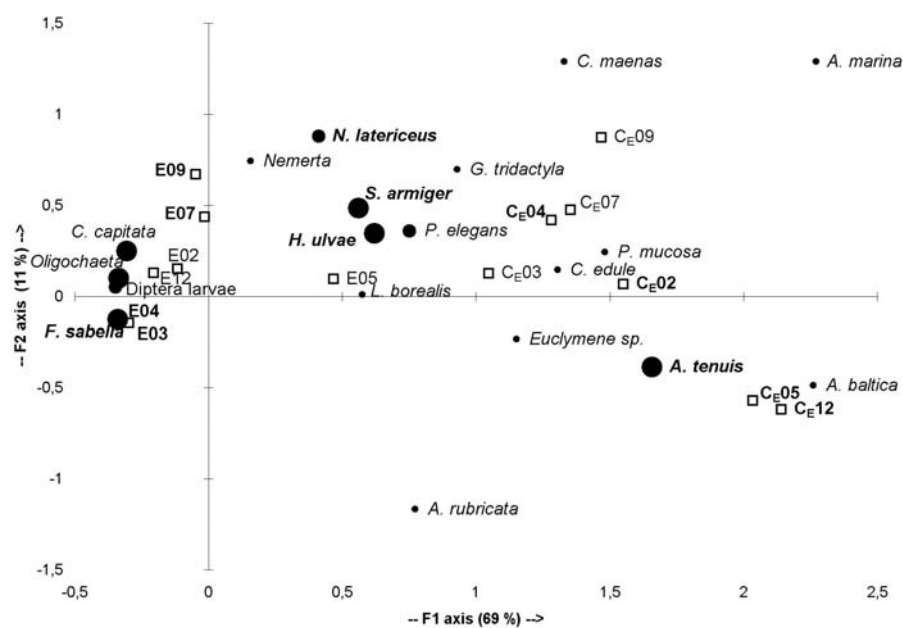


FIGURE 4 – FCA plotted using factor 1 ($F1$) and factor 2 ($F2$) calculated on abundance of meiofauna at Enteromorpha site, Enteromorpha point (E) and Enteromorpha control point (C_E) are associated with numbers equivalent to the sampling month (e.g. $E02$ for Enteromorpha point in February). Taxa and points in bold type have an axis contribution higher than the expected contribution in the equi-contribution hypothesis. Size of plotted points take into consideration the mean abundance (a) of species sampled ($a > 100\ 000\ ind\ m^{-2}$, $100000\ ind\ m^{-2} > a > 1000\ ind\ m^{-2}$, $a < 1000\ ind\ m^{-2}$).

Food web organisation

The biomass distribution among trophic status varied between the impacted points (*FW* and *E* points) and their controls (C_{FW} and C_E points) (Figure 5). At the *FW* point, the community was dominated by the grazer *Hydrobia ulvae* (45.1%) and the omnivore *Nereis diversicolor* (46.2%). At the C_{FW} point, grazers accounted for 65.9% of the total biomass and the rest of the biomass was distributed between deposit feeders (23.7%) and filter feeders (9.9%). At the Enteromorpha site, biomass distribution among carnivores, subsurface deposit feeders and surface deposit feeders were similar at the *E* and control point. Filter feeders were two fold more important at the C_E point (45.4% against 20.8%) whereas grazers were two fold less represented at the C_E point (24.5% against 42.5%).

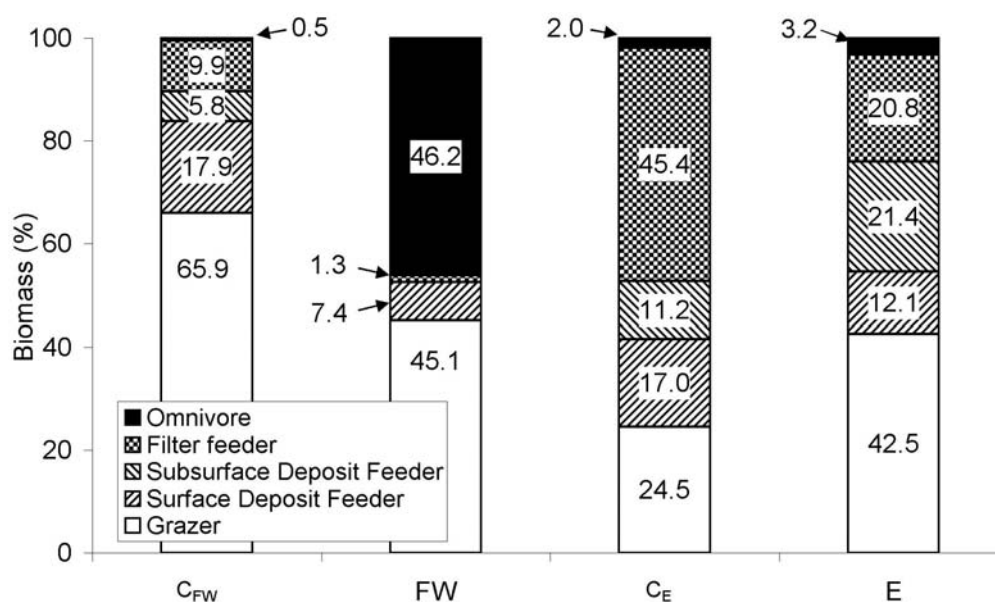


FIGURE 5 – Macrofaunal biomass in terms of feeding strategy in *AFDW*. Data is expressed in percentage of total biomass on (*FW*) Freshwater seepage point, (C_{FW}) Freshwater seepage control point, (*E*) Enteromorpha point and (C_E) Enteromorpha control point for year 2007.

Isotopic characterization of sources

Most sources (macroalgae and *POM*) were common for both the freshwater seepage and Enteromorpha sites. The stable carbon isotope ratios ranged from -27.2 to -13.0 ‰ in March and from -33.8 to -13.8 ‰ in September (Table 2). Macroalgae were the most ^{13}C -enriched source and river *POM* was the most depleted. *Enteromorpha* spp. and river

POM were more ^{13}C -enriched in March than in September (Mann Whitney test, $p < 0.05$). There was no significant difference between the two sampling dates for *Fucus spiralis* and marine *POM*. Stable nitrogen ratios of sources varied between 4.5‰ and 9.4‰ in March and between 5.1‰ and 11.1‰ in September. Marine *POM* was the most ^{15}N -depleted source, with a mean value of 5.1‰ in March and 5.6‰ in September. River *POM* was much more ^{15}N -enriched in September with a mean value of 10.8‰.

TABLE 2 – Range of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (‰) for sources in the four points sampled, (C_{FW}) Freshwater seepage control point, (FW) Freshwater seepage point, (C_E) Enteromorpha control point and (E) Enteromorpha point in March and September 2007. *SOM*: sedimented organic matter ; *POM*: particulate organic matter. n : sample size.

Source	Marsh 2007			September 2007		
	n	$\delta^{13}\text{C}$ Range	$\delta^{15}\text{N}$	n	$\delta^{13}\text{C}$ Range	$\delta^{15}\text{N}$
<i>Fucus spiralis</i>	3	-14,2 to -14,1	9,1 to 9,4	3	-15,5 to -14,1	5,9 to 6,4
<i>Enteromorpha</i> spp.	3	-13,1 to -13,0	6,7 to 7,2	3	-15,8 to -13,8	7,8 to 8,4
<i>River POM</i>	2	-27,2 to -27,1	6,0 to 6,4	3	-33,8 to -33,6	10,5 to 11,1
<i>Marine POM</i>	2	-20,1 to -19,9	4,5 to 5,7	3	-22,9 to -18,6	5,1 to 6,5
$C_{FW}SOM$	2	-15,6 to -15,3	7,6 to 7,8	3	-15,4 to -14,7	7,4 to 7,9
$FWsOM$	2	-19,2 to -19,1	8,7 to 9,0	3	-15,5 to -15,2	10,9 to 11,2
C_EsOM	1	-8,2	6,5	3	-14,0 to -13,8	3,3 to 4,0
$ESOM$	1	-7,2	6,1	3	-17,1 to -16,3	6,3 to 6,7

At the freshwater seepage site, the $FWsOM$ was more ^{13}C -depleted in March ($-19.2‰$) and more ^{15}N -enriched in September (11.0‰) than the $C_{FW}SOM$ ($-15.7‰$ for $\delta^{13}\text{C}$ in March and 7.7‰ for $\delta^{15}\text{N}$ in September respectively).

For both dates (March and September), at the Enteromorpha site, the $ESOM$ was more ^{13}C -depleted ($-19.4‰$ and $-16.7‰$ in March and September respectively) and ^{15}N -enriched (7.1‰ and 6.6‰ in March and September respectively) than the C_EsOM .

Isotopic characterization of consumers

At the freshwater seepage site, stable carbon isotope ratios of consumers ranged in March from -17.9 to $-11.7‰$ in the FW point and from -13.3 to $-11.1‰$ in the C_{FW} point (Figure 6a, Table 3). *Corophium volutator* was more ^{13}C -depleted than other organisms (see 5, Figure 6a). The $\delta^{13}\text{C}$ of *Hydrobia ulvae* was significantly more enriched (2‰) in the C_{FW} point than in the FW point (Mann Whitney test, $p < 0.001$, see 7 and 7' Figure 6a). In September, $\delta^{13}\text{C}$ values of consumers varied between -16.5 to $-13.0‰$ in the FW point and between -17.4 to $-11.4‰$ in the C_{FW} point (Figure 6b, Table 3). In March, most consumers were more ^{15}N -enriched in the FW point (values ranging from

9.3‰ to 17.0‰) than in the C_{FW} point (from 9.9 to 14.2‰). In September, macrofauna consumers were also more ^{15}N -enriched in the FW point (from 11.8 to 16.2‰) than in the C_{FW} point (from 7.8 to 14.3‰). In particular, *Hydrobia ulvae* and *Carcinus maenas* were significantly more ^{15}N -enriched in the FW point than in the C_{FW} point (Mann Whitney test, $p < 0.05$, see 7/7' and 3/3' Figure 6b). Macrofauna theoretical resources calculated from fractionation factor highlighted two separate areas in both dates (Figure 6). At FW point, theoretical resource areas were close to $FW\text{SOM}$ and *Fucus spiralis* values in March and close to $FW\text{SOM}$ value in September (dotted lines, Figure 6). At C_{FW} point, calculated $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of theoretical resources were close to the values of macroalgae and $C_{FW}\text{SOM}$ (in March and September, dashed lines, Figure 6).

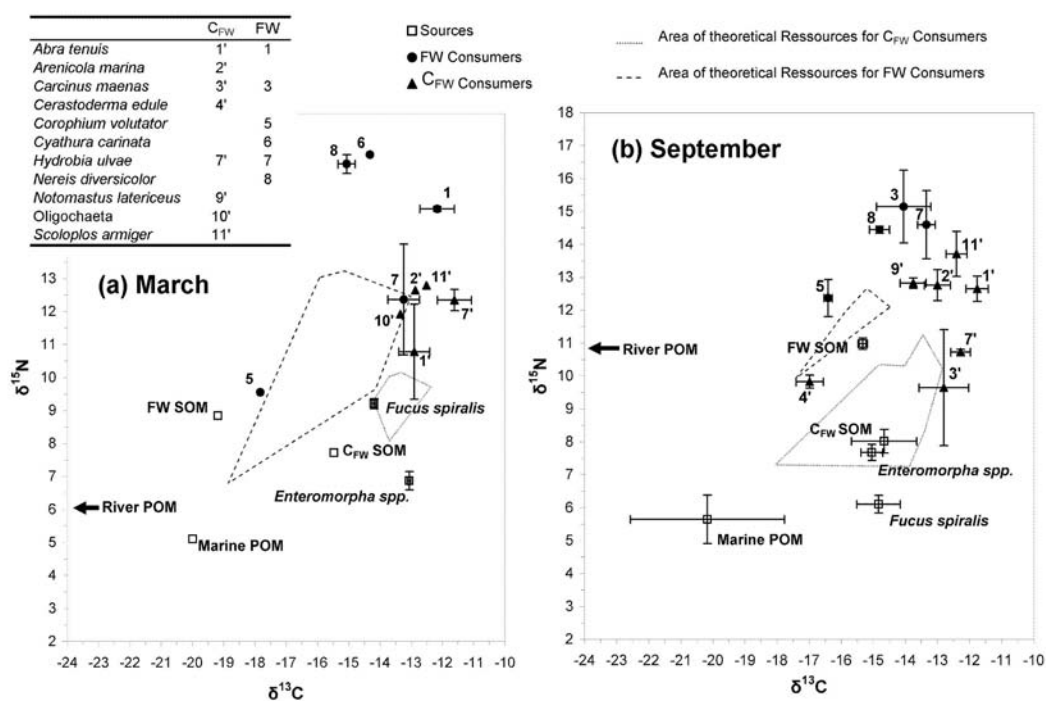


FIGURE 6 – Distribution of carbon and nitrogen stable isotopes ratios ($mean \pm SD$) for organic matter sources, macrofauna species during (a) March 2007 and (b) September 2007 at Freshwater seepage points and freshwater seepage control point. Average $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values corresponding to the theoretical food source of macrofaunal species of (dashed line) Freshwater seepage and (dotted line) control point, taking into account the mean trophic enrichment of 1‰ and 2.5‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ respectively. For carnivore, 3.4‰ for $\delta^{15}\text{N}$ has been used. Apostrophe corresponds to control species. *SOM*: sedimented organic matter; *POM*: particulate organic matter.

TABLE 3 – Range of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values (‰) and feeding group category of consumers in the four points sampled, (C_{FW}) Freshwater seepage control point, (FW) Freshwater seepage point, (C_E) Enteromorpha control point and (E) Enteromorpha point in March and September 2007. n : sample size.

Species	Marsh 2007			September 2007			Feeding strategy
	n	Range $\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	n	Range $\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	
<i>C_{FW}</i>							
<i>Abra tenuis</i>	2	-13,1 to -12,7	10,8 to 10,8	3	-12,0 to -11,4	12,3 to 13,0	Surface Deposit Feeder
<i>Arenicola marina</i>	3	-13,3 to -12,3	12,4 to 13,0	5	-13,4 to -12,3	12,2 to 13,4	Sub-surface Deposit Feeder
<i>Carcinus maenas</i>				3	-13,5 to -12,0	7,8 to 11,3	Sub-surface Deposit Feeder
<i>Cerastoderma edule</i>				3	-17,4 to -16,6	9,6 to 10,0	Filter Feeder
<i>Hydrobia ulvae</i>	7	-12,5 to -11,1	9,9 to 14,2	3	-12,5 to -11,9	10,7 to 10,8	Grazer
<i>Notomastus latericeus</i>				3	-14,2 to -13,4	12,7 to 13,0	Sub-surface Deposit Feeder
<i>Oligochaeta</i>	1	-13,3	11,9				Sub-surface Deposit Feeder
<i>Scoloplos armiger</i>	5	-12,7 to -12,3	12,1 to 13,1	3	-12,7 to -12,1	12,9 to 14,3	Sub-surface Deposit Feeder
<i>FW</i>							
<i>Abra tenuis</i>	3	-12,8 to -11,7	15,0 to 15,2				Surface Deposit Feeder
<i>Carcinus maenas</i>				5	-15,3 to -13,0	13,5 to 16,2	Sub-surface Deposit Feeder
<i>Corophium volutator</i>	2	-17,9 to -17,8	9,3 to 9,8	3	-16,5 to -16,3	11,8 to 12,9	Surface Deposit Feeder
<i>Cyathura carianta</i>	2	-14,5 to -14,2	16,5 to 17,0				Omnivore
<i>Hydrobia ulvae</i>	8	-13,9 to -12,7	9,7 to 14,1	3	-13,6 to -13,0	13,7 to 15,7	Grazer
<i>Nereis diversicolor</i>	4	-15,5 to -14,9	16,1 to 16,7	5	-15,2 to -14,4	14,4 to 14,6	Omnivore
<i>C_E</i>							
<i>Abra tenuis</i>	5	-12,3 to -11,6	8,4 to 9,2	3	-12,0 to -11,0	7,7 to 8,5	Surface Deposit Feeder
<i>Arenicola marina</i>				3	-13,1 to -11,7	10,1 to 11,2	Sub-surface Deposit Feeder
<i>Carcinus maenas</i>				1	-10,9	9,0	Sub-surface Deposit Feeder
<i>Cerastoderma edule</i>	3	-16,8 to -15,2	8,6 to 9,0	3	-19,1 to -17,7	8,2 to 8,8	Filter Feeder
<i>Fabricia sabella</i>	2	-15,7 to -15,7	8,7 to 8,7				Filter Feeder
<i>Glycera tridactyla</i>				1	-11,8	13,1	Omnivore
<i>Hydrobia ulvae</i>	5	-12,1 to -11,4	7,7 to 8,4				Grazer
<i>Notomastus latericeus</i>				3	-11,6 to -11,4	8,4 to 9,7	Sub-surface Deposit Feeder
<i>Scoloplos armiger</i>	5	-12,5 to -11,9	9,8 to 10,5	3	-11,4 to -11,1	9,3 to 9,4	Sub-surface Deposit Feeder
<i>E</i>							
<i>Abra tenuis</i>	8	-12,9 to -11,9	7,2 to 8,2	3	-12,1 to -11,2	7,9 to 8,4	Sub-surface Deposit Feeder
<i>Cerastoderma edule</i>	2	-15,6 to -14,6	7,9 to 8,4				Filter Feeder
<i>Fabricia sabella</i>	3	-15,6 to -15,1	8,8 to 9,0	1	-14,7	9,9	Filter Feeder
<i>Hydrobia ulvae</i>	10	-12,6 to -11,7	7,8 to 8,4	3	-12,8 to -12,0	9,2 to 9,6	Grazer
<i>Lucinoma borealis</i>	3	-23,8 to -22,4	1,0 to 1,8				Surface Deposit Feeder
<i>Notomastus latericeus</i>				3	-13,3 to -13,0	9,8 to 10,2	Sub-surface Deposit Feeder
<i>Oligochaeta</i>	2	-13,5 to -13,3	8,0 to 9,3	3	-15,3 to -13,9	7,4 to 9,0	Sub-surface Deposit Feeder
<i>Scoloplos armiger</i>	10	-13,4 to -12,8	8,4 to 10,1	3	-12,5 to -12,0	9,3 to 10,3	Sub-surface Deposit Feeder

At the Enteromorpha site, mean stable carbon ratios of consumers in March ranged from -23.8 to -11.7‰ in the E point and from -16.8 to -11.4‰ in the C_E point (Figure 7a, Table 3). In September, $\delta^{13}C$ values varied between -15.3 and -11.2‰ in the E point and between -19.1 and -10.6‰ in the E control point (Figure 7b). No significant difference between points was found for both dates (Mann Whitney test, $p > 0.05$ in March and September). In March, some deposit feeders and grazers from the E point (*Abra tenuis*, *Hydrobia ulvae* and *Scoloplos armiger*, see 12/12', 18/18' and 22/22' Figure 7a) exhibited a less depleted $\delta^{13}C$ mean value (-12.3‰) than filter feeders (*Cerastoderma edule*, *Fabricia sabella*, $\delta^{13}C = -15.6\text{‰}$, see 15/15' and 16/16' Figure 7a). Although *Lucinoma borealis* is a deposit feeder, it showed a very depleted $\delta^{13}C$ mean value (-23.2‰ , see 19 Figure 7a). The trend was the same in September with three additional deposit feeder species (*Arenicola marina*, *Carcinus maenas* and *Notomastus latericeus*, $\delta^{13}C = -11.8\text{‰}$, see 13', 14' and 20/20' Figure 7b) that departed from the filter feeders (-17.5‰ , see 15' and 16 Figure 7b). In March, consumer $\delta^{15}N$ ranged from 1.0‰ to 10.1‰ in the E point and from 7.7 to 10.5‰ in the C_E point (Figure 7a). In September, consumer $\delta^{15}N$ values varied between 7.4‰ and 10.3‰ in the E point and between 7.5 and 13.1‰ in the C_E point (Figure 7b). *Glycera tridactyla* (see 17' Figure 7b) was the most ^{15}N -enriched (13.1‰), characterizing a predatory trophic position. *Lucinoma borealis* showed a very $\delta^{15}N$ -depleted mean value (1.4‰ , see 19 Figure 7a) resulting from endosymbiosis bacteria in gills. This species was excluded from functional trophic analysis of the present study. Macrofauna theoretical resources of the two points were superimposed (dotted and dashed lines, Figure 7). The theoretical resources of filter feeders were close to isotopic values of *SOM* in March and close to *SOM* and marine *POM* in September. The theoretical resources of deposit feeders and grazers were close to *SOM* and macroalgae.

Discussion

Localised effects of the Freshwater seepage

Constant freshwater inflows kept the FW point under continuous low salinity throughout the year whereas the C_{FW} point had a salinity slightly lower than the seawater (around 35) most likely caused by some rainfall dilution.

The diversity remained globally low at the two points of this site because of high

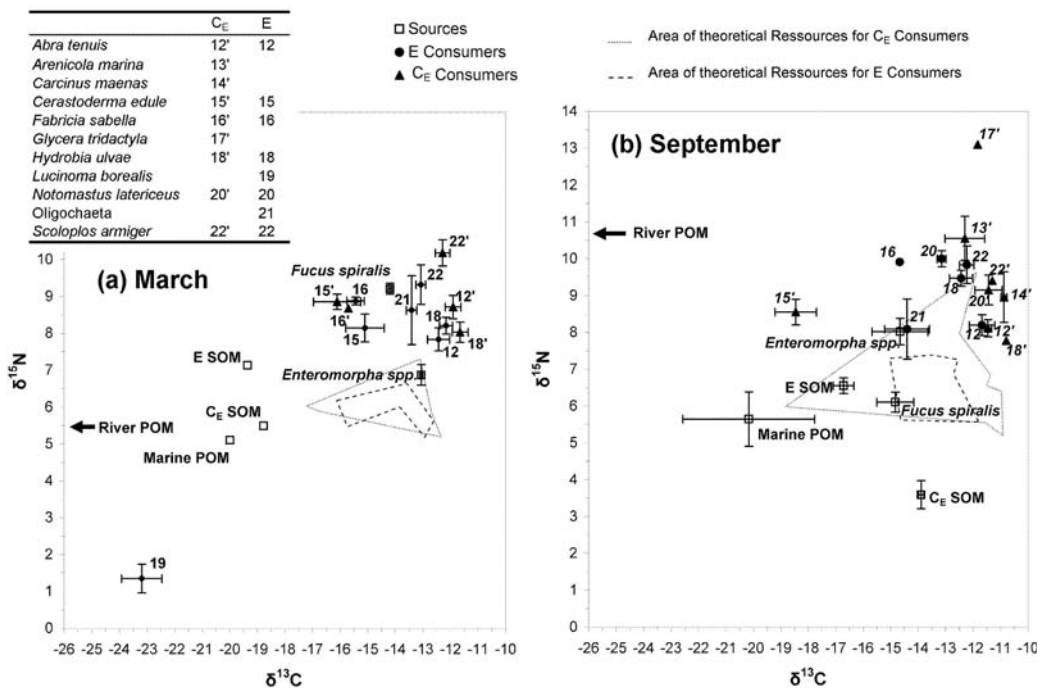


FIGURE 7 – Distribution of carbon and nitrogen stable isotopes ratios (*mean* ± *SD*) for organic matter sources, macrofauna species during (a) March 2007 and (b) September 2007 at Enteromorpha point and Enteromorpha control point. Average $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values corresponding to the theoretical food source of macrofaunal species of (dashed line) Freshwater seepage and (dotted line) control station, taking into account the mean trophic enrichment of 1‰ and 2.5‰ for $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ respectively. Apostrophe corresponds to control species. SOM: sedimented organic matter; POM: particulate organic matter.

tidal level position (Raffaelli and Hawkins, 1999). However, the lowest diversity was observed at the *FW* point where greater salinity variation during immersion-emersion cycles could be more stressful for the organisms. In addition to diversity, species composition was different between the two points. The control point was characterized by the presence of *Scoloplos armiger* and the species assemblage was similar to the one previously described in the Roscoff Aber Bay (Hubas *et al.*, 2006). In contrast, *Nereis diversicolor* and *Corophium volutator* were only present in the *FW* point. These two species are known to tolerate variable salinity (from freshwater to seawater) during their life cycle (Smith, 1955; Möller and Rosenberg, 1982). By living in areas of low salinity, *Nereis diversicolor* could avoid competition with bioturbating lugworms, like

Arenicola marina as suggested by (Zipperle and Reise, 2005) investigating the effect of freshwater seepage on benthic macrofauna in sandy tidal flats of the German Wadden Sea. Similarly, *Corophium volutator* can be affected in area of marine salinity by *Arenicola marina* which disturbed the upper sediment layer where *Corophium volutator* lives in more or less permanent tubes (Flach, 1992). Areas of low and variable salinity most likely allow species tolerating these conditions to be protected from eventual predators or disruptive organisms. Moreover, greater omnivore biomass (46% represented by one species *Nereis diversicolor*) associated with *Corophium volutator* present at the FW point can be described as a regulating factor for other species abundance. Indeed, in a soft bottom community dominated by a similar omnivore *Nereis virens*, 3-level interactive trophic system was observed between these species, *Corophium volutator* and other infaunal species (Commito, 1982). *Nereis virens* controlled the abundance of *Corophium volutator*, and *Corophium volutator* regulated the densities of other infaunal species. In the present study, environmental conditions (low salinity) in the freshwater seepage influenced the community composition (e.g. absence of *Arenicola marina*) and indirectly the regulation of species diversity and biomass which finally increased species diversity at small spatial scale (10 m). In the present study, environmental conditions (low salinity) in the freshwater seepage influenced the community composition (e.g. absence of *Arenicola marina*) and indirectly the regulation of species diversity. The species diversity is low inside the freshwater seepage but species are different from the ones in the control point. In that way, the spatial heterogeneity enhances the species diversity at a larger scale. This result can illustrate the Intermediate Disturbance Hypothesis (IDF, Connell, 1978) at spatial scale which predicted an increase of biomass and diversity for a moderate increase in stress such as freshwater seepage in the present study.

The FW point was also distinguished from the control station by depleted $\delta^{13}C$ values in March and enriched $\delta^{15}N$ values in September observed in the sedimented organic matter (SOM). Similar $\delta^{13}C$ values were previously observed at the same period of the year at the river entrance of this bay (-19.5 to -19.3% , Riera and Hubas, 2003). Depleted $\delta^{13}C$ SOM values could result from a deposit of POM originating from the groundwater discharge and the associated terrestrial organic matter carried by groundwater. Indeed, the river POM was the most ^{13}C -depleted source at the two periods of sampling and ^{15}N -enriched in September as previously observed in the same river (Riera and Hubas, 2003). This reflected the terrestrial origin of the matter carried by

the river, derived mainly from vegetation with $C3$ pathway of photosynthesis (Riera and Richard, 1997). The river POM exhibited high $\delta^{15}N$ values compared to data classically characterizing river systems ($4.4 \pm 3.4\%$ in Kendall *et al.*, 2001). Several authors linked high $\delta^{15}N$ values in freshwater with inputs of anthropogenic nitrogen sources (Cabana and Rasmussen, 1996; Carlier *et al.*, 2008). The seasonal ^{15}N -enrichment in September (mean $\delta^{15}N = 10.5$ to 11.1%) might indicate an increase in microbial mineralization of the suspended matter at this period. Indeed, this process enriches the ^{15}N content of organic substrate due to a preferential utilisation of ^{14}N (Thornton and McManus, 1994).

The $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values clearly allowed to distinguish the theoretical resources for consumers at the two points (FW and C_{FW}), with a global consumer ^{13}C -depletion in March and ^{15}N -enrichment in September at the FW point compared with the C_{FW} (Figure 6). The analysis showed that neither river nor marine POM contributed to a significant part of the consumer diet at any of the point studied and for any sampling period. At the C_{FW} point, $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values indicated that SOM and organic matter derived from stranded macroalgae (*Fucus spiralis*. in March and *Enteromorpha* spp. in September) were the primary food sources of consumers. Stranded macroalgae primary role in meiofauna diet had already been highlighted at the Roscoff Aber Bay (Riera and Hubas, 2003). In the freshwater seepage, consumers most likely also used a mix of matter derived from *Fucus spiralis* and SOM in March but exclusively from SOM in September. The separation of theoretical resources for consumers at the two points (FW and C_{FW}) could then be explained by the difference in SOM composition. In the FW point, important river inflows influenced the SOM composition which was the principal consumer resource. Thus, species present in both points (*Hydrobia ulvae*, *Carcinus maenas*) exhibited in the FW point a ^{13}C -depletion in March and a ^{15}N -enrichment in September. This result provided evidence of two major trophic pathways on a small spatial scale with a clear separation between the species of each point. To resume, large modifications of macrobenthic community structure and functioning in the FW point were explained by abiotic (salinity) and biotic (species interactions) pressures. In addition, underground freshwater inflow also impacted the food web of this community and allowed to distinguish the FW community from the control one. Thus, the freshwater seepage had a local effect on the community structure and functioning. These data emphasized the occurrence of heterogeneity over small spatial scale.

Diffuse effects of Enteromorpha spp.

The results on abundance and biomass of macrofauna showed a constant difference between the control and the impacted point. The *E* point was characterized by a decrease of the suspension feeder bivalve, *Cerastoderma edule* as already reported by [Cardoso et al. \(2004\)](#). In the algal mat, environmental conditions are highly modified for filter feeders. Water flux through the *Enteromorpha* spp. mat is greatly reduced. It was observed to be down to 10% when compared to the current recorded over the mat itself ([Escartin and Aubrey, 1995](#)). These environmental changes affected the population structure through time at the impacted point (*E* point). An increase of species diversity corresponded to the increase of *Enteromorpha* spp. biomass between February and July as previously described by [Pihl et al. \(1996\)](#). In addition, there was also an increase of macrofaunal opportunistic organisms biomass such as oligochaeta, *Capitella capitata* and *Notomastus latericeus* during this period. This was commonly observed in similar conditions for oligochaeta ([Norkko and Bonsdorff, 1996](#); [Modig and Olafsson, 1998](#); [Thiel and Walting, 1998](#)) and for *Capitella capitata* ([Thrush, 1986](#); [Bolam et al., 2000](#); [Cardoso et al., 2004](#)). The decomposition of buried macroalgae and the decrease of water flux favoured the enrichment of sedimentary organic matter usable by these species ([Hull, 1988](#); [Raffaelli et al., 1991](#); [Everett, 1994](#); [Raffaelli, 2000](#)). Moreover, *Enteromorpha* spp. created a new habitat which allowed *Fabricia sabella* to reach high numbers.

The maximum *Enteromorpha* spp. biomass reached in summer began to decompose. In such conditions, these organisms were subjected to hypoxic conditions. Algal respiration ([Hull, 1987](#)) and bacterial activity decreased the oxygen pool available for fauna ([Hull, 1988](#); [Sundbäck et al., 1990](#); [Cummins et al., 2004](#)). In addition, toxic substances (e.g. hydrogen sulphide or NH_4^+ at high concentration) can be produced owing to this decay ([Hull, 1988](#)). Finally, the accumulation of sediment in *Enteromorpha* spp. mats also modifies the environment which becomes less suitable for suspensivores ([Escartin and Aubrey, 1995](#)) and bioturbators ([Norkko and Bonsdorff, 1996](#); [Thiel and Walting, 1998](#)).

Enteromorpha spp. not only modified conditions under the algae mat but also enriched the nearby organic matter. Rich organic matter sediment usually hosts high abundance of meiofauna such as foraminifera ([Lee et al., 1969](#); [Sundbäck et al., 1990](#)). In the present study, foraminifera and nematoda were the two most abundant groups throughout the year at both the *E* point and the C_E point. No difference between these points in taxa distribution suggested a large dispersion of the organic matter originating from the

Enteromorpha spp. mats up to a distance of 10m. Meiofauna has a high turnover (Gerlach, 1971) allowing this group to prosper quickly at both location if conditions are favourable (i.e. high organic matter accumulation).

In the case of Ephemeral algae development, the *Enteromorpha* spp. biomass was the highest in summer and did not completely disappear in winter. As a consequence, several structural changes of diversity, abundance of macro and meiofauna exceed the variation recorded in the control point over the course of the year. In addition, the system did not recover the initial community structure which corresponded to the community structure of control point at any time of the year. At this eutrophication level, macro and meiofauna abundance is never able to find a new stability point over the year. This situation is similar to results described by Marques *et al.* (2003) in the Montego estuary on intermediate eutrophied area and may be described as a chaotic regime (Zeeman, 1976). The system reacted to a higher magnitude of perturbation than it can buffer in the case of the Intermediate Disturbance Hypothesis (*IDH*) and it led to a large modification of the community structure without recovering a new stability point.

Stable isotope analyses were based on the same sources than at the freshwater seepage site, except for the *SOM*. The $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ for *SOM* were clearly different between *Enteromorpha* spp. mat and the control point. However, this did not appear when theoretical consumer resources were calculated. The resulting areas were superimposed for both dates (Figure 7). This suggested that consumers did uptake a mix of marine *POM*, *SOM* and macroalgae rather than *SOM* alone. The river *POM* did not participate to that trophic pathway. Similarity in resource consumption at both the *E* and the *C_E* point confirmed the influence of *Enteromorpha* spp. development on the global trophic pathway beyond the impacted zone. Both the control and impacted point represented a single trophic habitat, although the community composition was different owing to contrasting environmental conditions.

The $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of consumers did not vary between the *Enteromorpha* spp. algal mats and the control point, but a differentiation among consumer functional groups appeared. ^{13}C -depleted values of filter feeders separated them from the other groups. $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values of filter feeders suggested a preferential *SOM* utilisation in March and a mix between *SOM* and marine *POM* in September. The *SOM* contribution to the diet of these filter feeders reveals the importance of resuspension events in the trophic functioning as previously reported in Arcachon Bay by Schaal *et al.* (2008). Results

also revealed a distinction along an increasing $\delta^{15}N$ gradient between grazers, deposit feeders and the predator in September. A previous study on deep-sea benthic community at Porcupine Abyssal Plain by Iken *et al.* (2001) also identified a $\delta^{15}N$ gradient from filter feeders, sub-surface feeders to surface feeders. In the present study, there was a distinction of 3 trophic groups (filter feeders, deposit feeders and grazers, predator) clearly based on $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ values linked by 3 distinct trophic pathways which separated each functional group. Nevertheless, there was no difference in the food web at small scale between the impacted and the control zone. *Disturbance intertidal area*

These two disturbances had a general effect on macrofauna community throughout the year. The freshwater seepage contributed to decrease the species number but increased the domination of one species (*Nereis diversicolor*) showing preference for reduced salinity. On the contrary, the *Enteromorpha* spp. applied a progressive disturbance from the algal mat to the nearby area which at first increased the diversity during the algal expansion phase. Then, the algal mat acted as a physical barrier reducing the exchange between sediment and water column. However, the results of the present study highlighted the impact of disturbances at small scale with some different effects. Freshwater seepage clearly modified macrofauna and its associated trophic pathway whereas algal mats not only impacted their area but also its surroundings. These small scale heterogeneities need to be taken into account when studying ecology of intertidal areas to avoid misinterpretations.

Acknowledgements

This study was part of the Master degree of V. Ouisse. The authors would like to thank all the Benthic Ecology Team, especially C. Hubas and R. Michel for their participation in field samplings and L. Noël for improving English redaction. The authors thank anonymous referees whose comments greatly contributed to improve the manuscript.

Bibliographie

- Benzecri J., 1982. *L'Analyse des données*. Dunod, Paris.
- Bolam S., Fernandes T., Rad P. and Raffaelli D., 2000. Effects of macroalgal mats on intertidal sandflats: an experimental study. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 249: 123–137.
- Burgess R., 2001. An improved protocol for separating meiofauna from sediments using colloidal silica sols. *Marine Ecology Progress Series*, 214: 161–165.
- Cabana G. and Rasmussen J.B., 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(20): 10 844–10 847.
- Cardoso P.G., Pardal M.A., Raffaelli D., Baeta A. and Marques J.C., 2004. Macroinvertebrate response to different species of macroalgal mats and the role of disturbance history. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 308(2): 207–220.
- Carlier A., Riera P., Amouroux J.M., Bodiou J.Y., Desmalades M. and Grémare A., 2008. Food web structure of two Mediterranean lagoons under varying degree of eutrophication. *Journal of Sea Research*, 60: 287–298.
- Chauris L., 1988. L'anse de l'Aber en Roscoff, un ancien marais littoral envahi par la mer. *Penn ar Bed*, 128: 1–10.

- Commito J., 1982. Importance of predation by infaunal polychaetes in controlling the structure of a soft-bottom community in Maine, USA. *Marine Biology*, 68: 77–81.
- Connell J.H., 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, 199(4335): 1302–1310.
- Cummins S., Roberts D. and Zimmerman K., 2004. Effects of the green macroalga *Enteromorpha intestinalis* on macrobenthic and seagrass assemblages in a shallow coastal estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 266: 77–87.
- de Jonge V. and Bouwman L., 1977. A simple density separation technique for quantitative isolation of microphytobenthos using the colloidal silica Ludox™. *Marine Biology*, 42: 143–148.
- DeNiro M.J. and Epstein S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42(5): 495–506.
- Escartin J. and Aubrey D., 1995. Flow structure and dispersion within algal mats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 40(4): 451–472.
- Everett R., 1994. Macroalgae in soft-sediment communities: Effects on benthic faunal assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 175(2): 253–274.
- Flach E., 1992. The influence of four macrozoobenthic species on the abundance of amphipod *Corophium volutator* on tidal flats of the Wadden sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 29: 379–394.
- Fry B. and Sherr E., 1984. $\delta^{13}C$ measurements as indicators of carbon flows in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science*, 27: 13–47.
- Gerlach S., 1971. On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia*, 6: 176–190.
- Glover R., 1959. The pattern of freshwater flow in a coastal aquifer. *Journal of Geophysical Research*, 64(4): 457–459.
- Hubas C., 2006. *Rôle des communautés microbiennes dans les flux de matière des sédiments meubles intertidaux*. Ph.D. thesis, Université du Littoral Côte d'Opale, France.

- Hubas C., Davoult D., Cariou T. and Artigas L., 2006. Factors controlling benthic metabolism during low tide along a granulometric gradient in an intertidal bay (Roscoff Aber Bay, France). *Marine Ecology Progress Series*, 316: 53–68.
- Hull S., 1987. Macroalgal mats and species abundance : a field experiment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 25(5): 519–532.
- Hull S., 1988. *The growth of macroalgal mats on the Ythan estuary, with the respect to their effects on invertebrate abundance*. Ph.D. thesis, University of Aberdeen, Scotland.
- Iken K., Brey T., Wand U., Voigt J. and Junghans P., 2001. Food web structure of the benthic community at the Porcupine Abyssal Plain (NE Atlantic): a stable isotope analysis. *Progress in Oceanography*, 50(1-4): 383–405.
- Johannes R., 1980. The ecological significance of the submarine discharge of groundwater. *Marine Ecology Progress Series*, 3: 365–373.
- Kendall C., Silva Steven R. and Kelly Valerie J., 2001. Carbon and nitrogen isotopic compositions of particulate organic matter in four large river systems across the United States. *Hydrological Processes*, 15(7): 1301–1346.
- Lee J., Muller W., Stone R., McEnery M. and Zucker W., 1969. Standing crop of foraminifera in sublittoral epiphytic communities of a long island salt marsh. *Marine Biology*, 4(1): 44–61. Print.
- Marques J.C., Nielsen S.N., Pardal M.A. and Jorgensen S.E., 2003. Impact of eutrophication and river management within a framework of ecosystem theories. *Ecological Modelling*, 166(1-2): 147–168.
- McCutchan J., Lewis W., Kendall C. and McGrath C., 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2): 378–390.
- Miller D. and Ullman W., 2004. Ecological Consequences of Ground Water Discharge to Delaware Bay, United States. *Ground Water*, 42(7): 959–970.
- Modig H. and Olafsson E., 1998. Responses of Baltic benthic invertebrates to hypoxic events. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 229(1): 133–148.
- Möller P. and Rosenberg R., 1982. Production and abundance of the amphipod *Corophium volutator* on the west coast of Sweden. *Netherlands Journal of Sea Research*, 16: 127–140.

- Norkko A. and Bonsdorff E., 1996. Population responses of coastal zoobenthos to stress induced by drifting algal mats. *Marine Ecology Progress Series*, 140: 141–151.
- Patricio J. and Marques J.C., 2006. Mass balanced models of the food web in three areas along a gradient of eutrophication symptoms in the south arm of the Mondego estuary (Portugal). *Ecological Modelling*, 197(1-2): 21–34.
- Patricio J., Ulanowicz R., Pardal M.A. and Marques J.C., 2004. Ascendency as an ecological indicator: a case study of estuarine pulse eutrophication. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 60(1): 23–35.
- Patricio J., Ulanowicz R., Pardal M. and Marques J., 2006. Ascendency as Ecological Indicator for Environmental Quality Assessment at the Ecosystem Level: A Case Study. *Hydrobiologia*, 555(1): 19–30.
- Pihl L., Magnusson G., Isaksson I. and Wallentinus I., 1996. Distribution and growth dynamics of ephemeral macroalgae in shallow bays on the Swedish west coast. *Journal of Sea Research*, 35(1-3): 169–180.
- Raffaelli D., 2000. Interaction between macro-algal mats and invertebrates in the Ythan estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Hegoland Marine Research*, 54: 71–79.
- Raffaelli D. and Hawkins C., 1999. *Intertidal ecology*. Kluwer academic publishers, Dordrecht.
- Raffaelli D., Limia J., Hull H. and Pont S., 1991. Interactions between the amphipod *Corophium volutator* and macroalgal mats on estuarine mudflats. *Journal of Experimental Marine Biological Association of United Kingdom*, 71: 899–908.
- Rau G., Mearns A., Young D., Olson R., Schafer H. and Kaplan I., 1983. Animals $\delta^{13}C$ correlates with trophic level in pelagic food webs. *Ecology*, 64: 1314–1318.
- Riera P. and Hubas C., 2003. Trophic ecology of nematodes from various microhabitats of the Roscoff Aber Bay (France): importance of stranded macroalgae evidenced through $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$. *Marine Ecology Progress Series*, 260: 151–159.
- Riera P. and Richard P., 1997. Temporal variation of $\delta^{13}C$ in particulate organic matter and oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oleron Bay (France). Effect of fresh water inflow. *Marine Ecology Progress Series*, 147: 105–115.
- Rullier F., 1959. *Etude bionomique de l'aber de roscoff*. Cahier de biologie marine, Paris.

- Schaal G., Riera P. and Leroux C., 2008. Trophic coupling between two adjacent benthic food webs within a man-made intertidal area: a stable isotopes evidence. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 77(3): 523–534.
- Smith R., 1955. Salinity variation in interstitial water of sand at Kames Bay, Millport, with reference to the distribution of *Nereis diversicolor*. *Journal of Experimental Marine Biological Association of United Kingdom*, 34: 33–46.
- Sundbäck S., Jönsson B., Nilsson P. and Lindström I., 1990. Impact of accumulating drifting macroalgae on a shallow-water sediment system: an experimental study. *Marine Ecology Progress Series*, 58: 261–274.
- Thiel M. and Walting L., 1998. Effects of green algal mats on infaunal colonization of a New England mud flat - long lasting but highly localised effects. *Hydrobiologia*, 375/376: 177–189. PDF.
- Thornton S.F. and McManus J., 1994. Application of organic carbon and nitrogen stable isotope and C/N ratios as source indicators of organic matter provenance in estuarine systems: evidence from the Tay Estuary, Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 38(3): 219–233.
- Thrush S., 1986. The sublittoral macrobenthic community structure of an Irish Sea Lough : effect on decomposing accumulations of seaweed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 96(3): 199–212.
- Valiela I., Foreman K., LaMontagne M., Hersh D., Costa J., Peckol P., DeMeo-Anderson B., D'Avanzo C., Babione M., Sham C.H., Brawley J. and Lajtha K., 1992. Coupling of Watersheds and coastal waters: sources and consequences of nutrient enrichment in Waquoit Bay, Massachusetts. *Estuaries*, 15(4): 443–457.
- Valiela I., McClelland J., Hauxwell J., Behr P. and Foreman H., 1997. Macroalgal blooms in shallow estuaries: Controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnology and Oceanography*, 42(5): 1105–1118.
- Vander Zanden M. and Rasmussen J., 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, 46: 2061–2066.
- Vanderklift M. and Ponsard S., 2003. Source of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, 136: 169–182.
- Zeeman E., 1976. Catastrophe theory. *Scientific American*, 234: 65–83.

Zipperle A. and Reise K., 2005. Freshwater springs on intertidal sand cause a switch in dominance among polychaete worms. *Journal of Sea Research*, 54: 143–150.

ANNEXE 2

Article 6: Freshwater seepages and ephemeral macroalgae proliferation in an intertidal bay: II Effect on benthic biomass and metabolism

Aline MIGNÉ, Vincent OUISSE, Cédric HUBAS and Dominique DAVOULT

Estuarine Coastal and Shelf Science **92**(1): 161-168 (2011)

Abstract

Intertidal soft-sediments biomass and metabolism are naturally heterogeneous in time and space at different scales. Particular perturbations such as freshwater seepages and seasonal proliferation of ephemeral macroalgae can intermittently and/or locally create additional variability in these systems. Since the impacts of such environmental stresses on natural processes are not well understood, the hypothesis that they would affect the functioning of the benthic system was tested. An intertidal bay whose structure and functioning has been previously described and where a carbon budget has been calculated, was chosen. The results showed that the metabolism of the intertidal sediments was greatly impacted by the above perturbations. Freshwater seepage increased meiofauna and microalgae biomasses and enhanced the total benthic metabolism (increasing community respiration and gross primary production until 4 and 2 fold respectively) without altering its seasonal trend. Ephemeral macroalgae proliferation had a more important effect on the total benthic metabolism, increasing community respiration and gross primary production 8 and 12 fold respectively and leading to a change in the seasonal trend.

Introduction

Intertidal sediments, which are naturally characterised by strong environmental gradients, play an important role in the production and remineralisation of organic matter (Raffaelli and Hawkins, 1999). Benthic community metabolism measurements have mostly been used to quantify these processes and to investigate their spatial and temporal heterogeneity (see for example van Es, 1982, and references therein). Large spatial variability linked to physico-chemical gradients and seasonal cycles have been described and have been taken into account for budget calculations (Migné *et al.*, 2009, and references therein). However, less attention has been given to patterns at smaller spatial scale that may create some heterogeneity in benthic community metabolism. For instance, freshwater seepages have the potential to create estuarine conditions near the point of discharge, thereby largely altering local benthic features in terms of habitat, community structure and productivity (Miller and Ullman, 2004). Another widespread phenomenon that alters the benthic community structure and functioning of intertidal sediments is the seasonal proliferation and accumulation of ephemeral macroalgae to the shore (Havens *et al.*, 2001).

The small tidal Roscoff Aber bay (Western English Channel, France), in which structure and functioning has been described along the tidal gradient (Hubas *et al.*, 2006), offered the opportunity to study both these local perturbations simultaneously. Ouisse *et al.* (2011) showed a clear effect of freshwater seepage and a more diffusive effect of ephemeral macroalgae proliferation both on benthic community composition (meio- and macrofauna) and on the food web. The hypothesis, that these perturbations could also alter benthic biomass and community metabolism, remained to be tested. The present paper therefore aimed to assess and compare the effects of freshwater seepages and proliferation of ephemeral macroalgae on the microalgae, meio- and macrofauna biomasses and on the total benthic metabolism measured during low tide using benthic chambers.

Materials and methods

Study site

The Roscoff Aber bay (about 1 km long and 2 km wide) is entirely located above mid-tide level. The bay is subjected to a low but constant river water input in its

southern part and includes various types of sediment from muddy to sandy. Freshwater seepages occur near the river entrance in a zone characterized by very-fine sands. The bay is regularly affected by ephemeral proliferation of *Enteromorpha* spp. (genus morphologically defined) forming large macroalgal mats on sand in its eastern part. Two sites were surveyed inside that bay: the first one located in the larger freshwater seepage (the Freshwater site), the second one located in the area submitted to the ephemeral proliferation of *Enteromorpha* spp. (the Enteromorpha site). For each site, an impacted and a control point were sampled. The impacted points (*FW* and *E* here after) were into the freshwater seepage (discriminated by the absence of *Arenicola marina* defaecation casts) and the macroalgal mat respectively. The control points (C_{FW} and C_E here after) were selected less than 10 metres away, in areas owing the same sediment features than the impacted points. At each period of sampling (7 periods from February to December 2007), salinity was measured in interstitial water (3 replicates, 3cm depth) on the 2 two points of freshwater site and macroalgal mat was sampled (3 replicates, 0.1m) from the Enteromorpha site to estimate its biomass as dry weight.

Macro- and meio-fauna biomass

Macro-and meio-fauna were sampled at low tide on the two points of each site from February to December 2007 (7 sampling periods). Three sediment quadrats (0.1m², 10cm depth) were sampled for macrofauna (> 2mm) analysis. Organisms were identified at the species level and their biomass expressed in ash free dry weight (assessed by the combustion of the dried organisms in muffle furnace at 520°C for 6 hours). Three sediment cores (2.9cm², 2cm depth) were sampled for meiofauna analyses. Meiofauna was extracted from the sediment using colloidal silica soil Ludox™ HS-40 (Colijn and de Jonge, 1984) as described in Burgess (2001). Major meiofauna taxa were identified and carbon biomass was inferred using 1 µgC ind⁻¹ (Manini et al., 2003).

Benthic community primary production and respiration measurements

Benthic community primary production and respiration were assessed during emersion through *in situ* CO₂ exchange measurements in light (community net production *CNP*) and dark (community respiration *CR*) benthic chambers by infrared gas analysis, as described in Migné et al. (2002). A Perspex dome was fitted on a stainless-steel ring pushed into the sediment down to about 10cm, and connected to a closed circuit of CO₂ analysis. Gas exchange was monitored for 10 to 60min, depending on the response of the system. Partial pressure of CO₂ was then regressed against time, and the slope was used

to express the results at the community level in carbon units ($mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$).

Gross primary production (GPP) was calculated from CNP and CR as:

$$GPP = CNP + CR \quad (1)$$

For each site, two benthic chambers (0.07m, about 10L in volume, equipped with Li-Cor Li 800 Infra-red analyser) were used simultaneously, at impacted and control points. At least one light plus dark incubation was performed at each point and period. When possible, 3 light plus dark incubations were performed. During light incubations, photosynthetically available radiation (400 – 700 nm) was measured at the sediment surface using a SA-190 quantum sensor. Care was taken to perform the measurements with PAR above $350\ \mu mol\ photons\ m^{-2}\ s^{-1}$, the minimum value of the saturation onset light defined in that area by Hubas *et al.* (2006). Three sediment samples (1.9cm, 10mm depth) were randomly taken within each chamber at the end of the experiments for analysis of *Chla* according to the method of Jeffrey and Humphrey (1975) as a proxy for algae biomass. The mean of the three values was used to estimate the primary productivity (or assimilation number, ratio between gross primary production and chlorophyll *a* (*Chla*) sediment content, expressed in $gC\ gChla^{-1}\ h^{-1}$).

The study sites were investigated at 7 sampling periods (in mean spring tide condition) from February to December 2007. Measurements began 3 hours after high tide.

Statistical analyses

Mann-Whitney tests were used to compare small independent groups at each measurement date. Sinusoidal curves were used to identify seasonal patterns of biomass and metabolism (curve-fitting procedure of the "Systat 11" software, $n = 7$) and the fits were tested by ANOVA. Significant sinusoidal trends allowed estimating and comparing the theoretical dates of maximum values.

Results

Environmental disturbance

The mean interstitial salinity varied from 5.7 ± 1.6 to 20.4 ± 5.0 at the freshwater seepage point (see Table 1 in Ouisse *et al.*, 2011) and was always significantly lower than at the control (Mann-Whitney test, $p < 0.05$) where it varied from 28.9 ± 3.1 to

33.5 ± 1.5 .

The *Enteromorpha* spp. biomass showed a seasonal pattern (Figure 1) that could be fitted by a sinusoidal model ($R^2 = 0.894$, $p < 0.01$) with a mean value of $313.06 \text{ gDW } m^{-2}$.

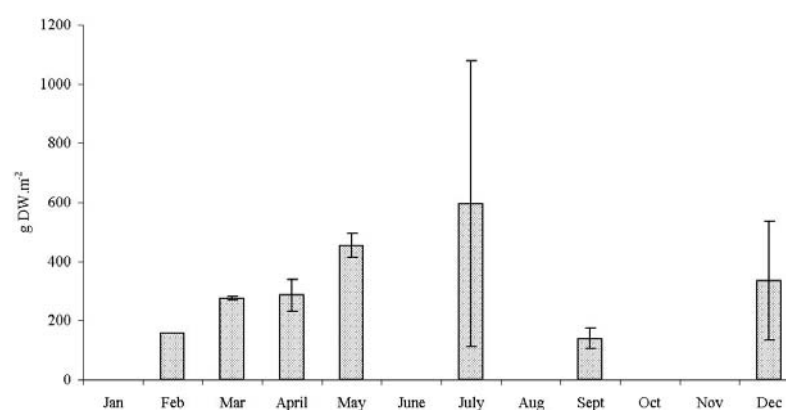


FIGURE 1 – Temporal variation of *Enteromorpha* spp. mean biomass ($\text{gDW } m^{-2}$). Error bars are SD ($n = 3$).

Meiofauna and macrofauna biomass

At the freshwater site, meiofauna biomass showed a seasonal pattern that could be fitted by a sinusoidal model both at control and impacted points ($R^2 = 0.991$ and $R^2 = 0.952$ respectively, $p < 0.001$). The meiofauna biomass was significantly lower (Mann Whitney test, $p < 0.05$) at the *FW* than at the *C_{FW}* point in February, March, April and May (Figure 2a). The macrofauna biomass did not show any seasonal trend at the freshwater site. The mean over the seven periods of sampling was $19.03 \pm 2.36 \text{ gAFDW } m^{-2}$ at the *C_{FW}* and $13.80 \pm 2.34 \text{ gAFDW } m^{-2}$ at the *FW* point. The macrofauna biomass was significantly lower (Mann Whitney test, $p < 0.05$) at the *FW* than at the *C_{FW}* point in February (Figure 2b).

At the *Enteromorpha* site, the meiofauna biomass showed a seasonal pattern that could be fitted by sinusoidal models ($R^2 = 0.972$, $p < 0.001$ at *C_E* point and $R^2 = 0.916$, $p < 0.01$ at *E* point). The meiofauna biomass was significantly higher (Mann Whitney test, $p < 0.05$) at the *E* than at the *C_E* point in May and September (Figure 3a). The macrofauna biomass showed a seasonal pattern that could be fitted by a sinusoidal model at both control and impacted point of the *Enteromorpha* site ($R^2 = 0.794$, $p < 0.05$ and $R^2 = 0.961$, $p < 0.001$, respectively). The macrofauna biomass was significantly lower

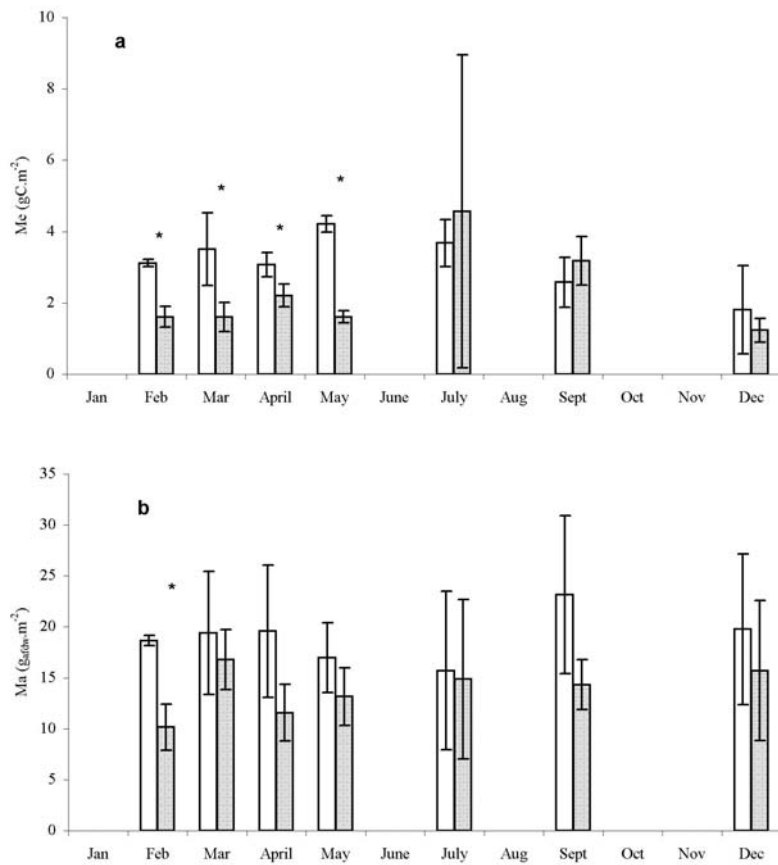


FIGURE 2 – Temporal variation of mean biomass of (a) meiofauna (Me in $gC\ m^{-2}$) and (b) macrofauna (Ma in $gAFDW\ m^{-2}$) in control (white bars) and impacted by freshwater seepage (grey bars) points. Error bars are SD ($n = 3$). * indicate a significant difference between control and impacted points (Mann-Whitney test, $p < 0.05$).

(Mann Whitney test, $p < 0.05$) at the E than at the C_E point in December (Figure 3b).

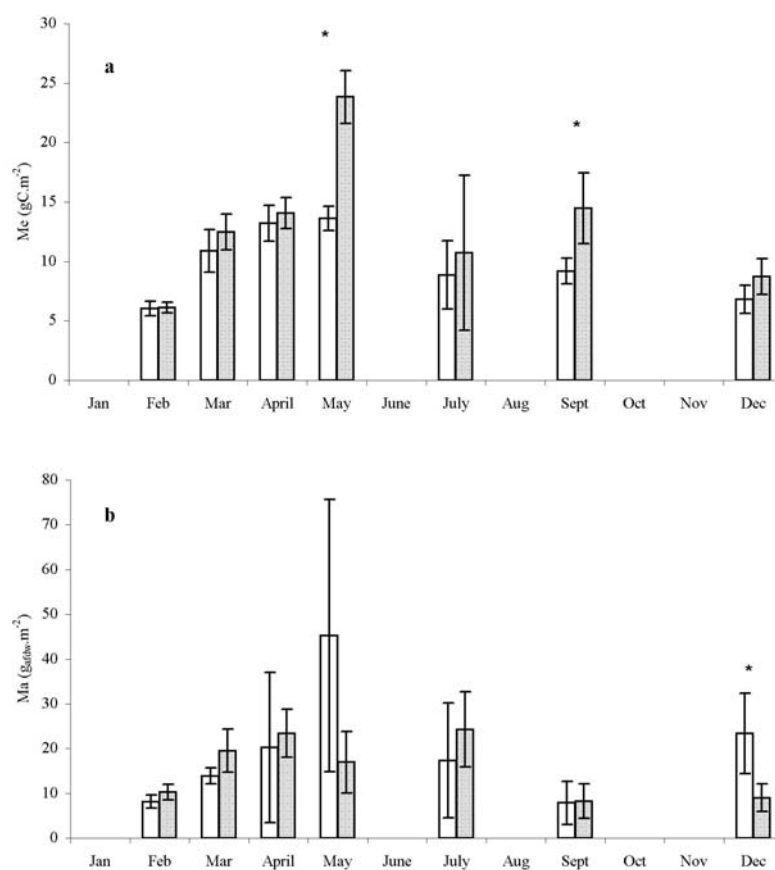


FIGURE 3 – Temporal variation of mean biomass of (a) meiofauna (Me in $gC\ m^{-2}$) and (b) macrofauna (Ma in $gAFDW\ m^{-2}$) in control (white bars) and impacted by *Enteromorpha* spp. proliferation (grey bars) points. Error bars are SD ($n = 3$). * indicate a significant difference between control and impacted points (Mann-Whitney test, $p < 0.05$).

Respiration and primary production

At the freshwater site, community respiration showed a seasonal pattern that could be fitted by a sinusoidal model both in control and impacted points ($R^2 = 0.843$, $p < 0.01$ and $R^2 = 0.985$, $p < 0.001$, respectively). Community respiration was significantly higher (Mann Whitney test, $p < 0.05$) at the *FW* than at the C_{FW} point in April (Figure 4a). Gross primary production showed a seasonal pattern that could be fitted by a sinusoidal model at both control and impacted points of the freshwater site ($R^2 = 0.933$ and $R^2 = 0.930$, respectively, $p < 0.001$). *GPP* was significantly higher (Mann Whitney test, $p < 0.05$) at *FW* than at C_{FW} point in April (Figure 4b). Microphytobenthos biomass was higher at *FW* than at the C_{FW} point throughout the year (Mann Whitney test, $p < 0.05$). The mean over the seven periods of sampling was $368.85 \pm 51.78 \text{ mgChla m}^{-2}$ at the *FW* point and $178.62 \pm 29.90 \text{ mgChla m}^{-2}$ at the C_{FW} point. Productivity (ratio between gross primary production and *Chla* sediment content) did not differ between C_{FW} and *FW* points. It varied from $0.040 \text{ gC gChla}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ in March to $0.153 \pm 0.110 \text{ gC gChla}^{-1} \text{ h}^{-1}$ in May at the C_{FW} point and from $0.034 \text{ gC gChla}^{-1} \text{ h}^{-1}$ in February to $0.124 \pm 0.068 \text{ gC gChla}^{-1} \text{ h}^{-1}$ in May at the *FW* point (Figure 4c).

At the Enteromorpha site, community respiration showed a seasonal pattern that could be fitted by a sinusoidal model both in control and impacted points ($R^2 = 0.962$, $p < 0.001$ and $R^2 = 0.928$, $p < 0.01$, respectively). *CR* was increased from 3 to 8 times at *E* compared to C_E point. The difference was significant (Mann Whitney test, $p < 0.05$) at each time it could be tested (March, April, May and September, Figure 5a). Gross primary production showed a seasonal pattern that could be fitted by a sinusoidal model only at the C_E point ($R^2 = 0.923$, $p < 0.01$). *GPP* was significantly higher (Mann Whitney test, $p < 0.05$) at the *E* than at the C_E point each time it could be tested (March, April, May and September, Figure 5b) a probable result of the significantly higher chlorophyll *a* biomass at the *E* point throughout the year (Mann Whitney test, $p < 0.05$). The mean over the seven periods of sampling was $249.17 \pm 68.73 \text{ mgChla m}^{-2}$ at the *E* point and $121.56 \pm 29.19 \text{ mgChla m}^{-2}$ at the C_E point. Moreover, productivity was significantly higher (Mann Whitney test, $p < 0.05$) at the *E* point in April, May and September and reached $0.943 \pm 0.113 \text{ gC gChla}^{-1} \text{ h}^{-1}$ in April (Figure 5c).

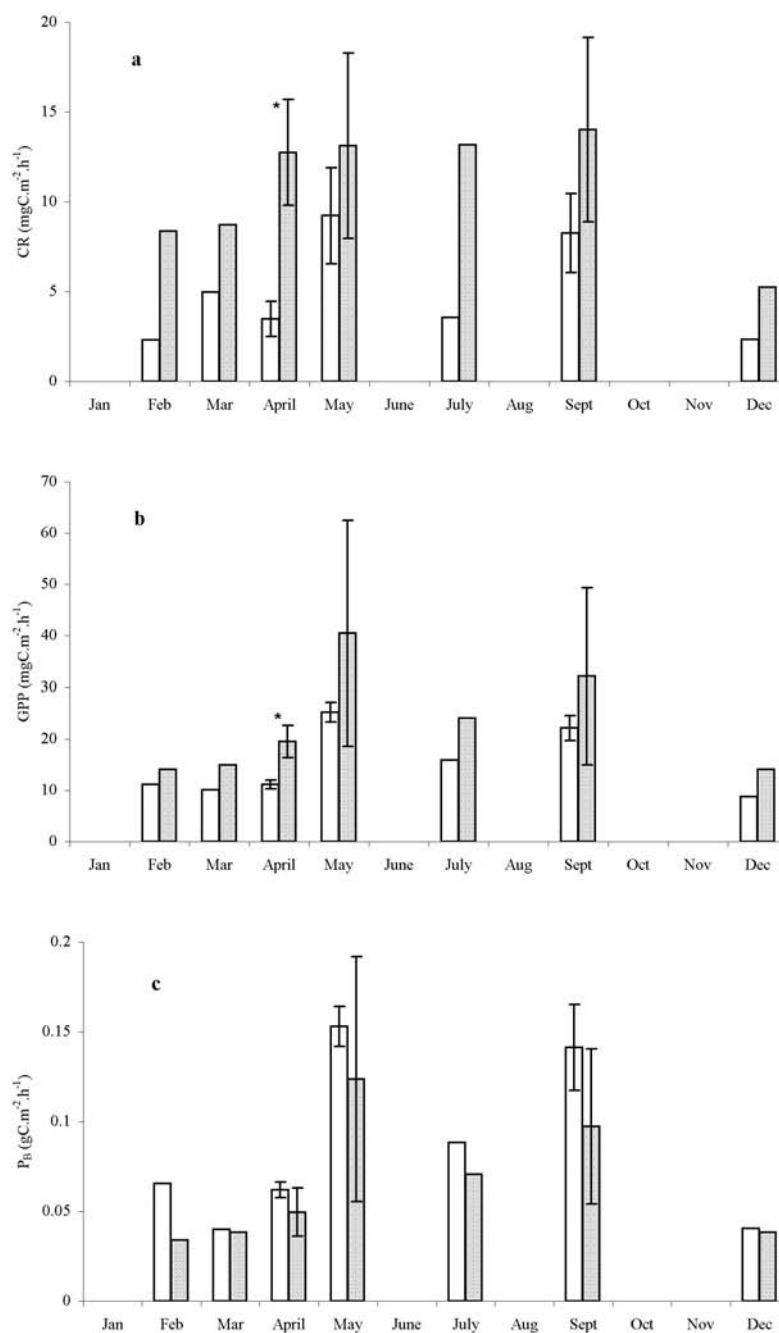


FIGURE 4 – Temporal variation of mean (a) benthic community respiration (CR in $mgC \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$), (b) gross primary production (GPP in $mgC \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$) and (c) productivity (P_B in $gC \cdot gChla^{-1} \cdot h^{-1}$) in control (white bars) and impacted by freshwater seepage (grey bars) points. Error bars are SD ($n = 3$). * indicate a significant difference between control and impacted points (Mann-Whitney test, $p < 0.05$).

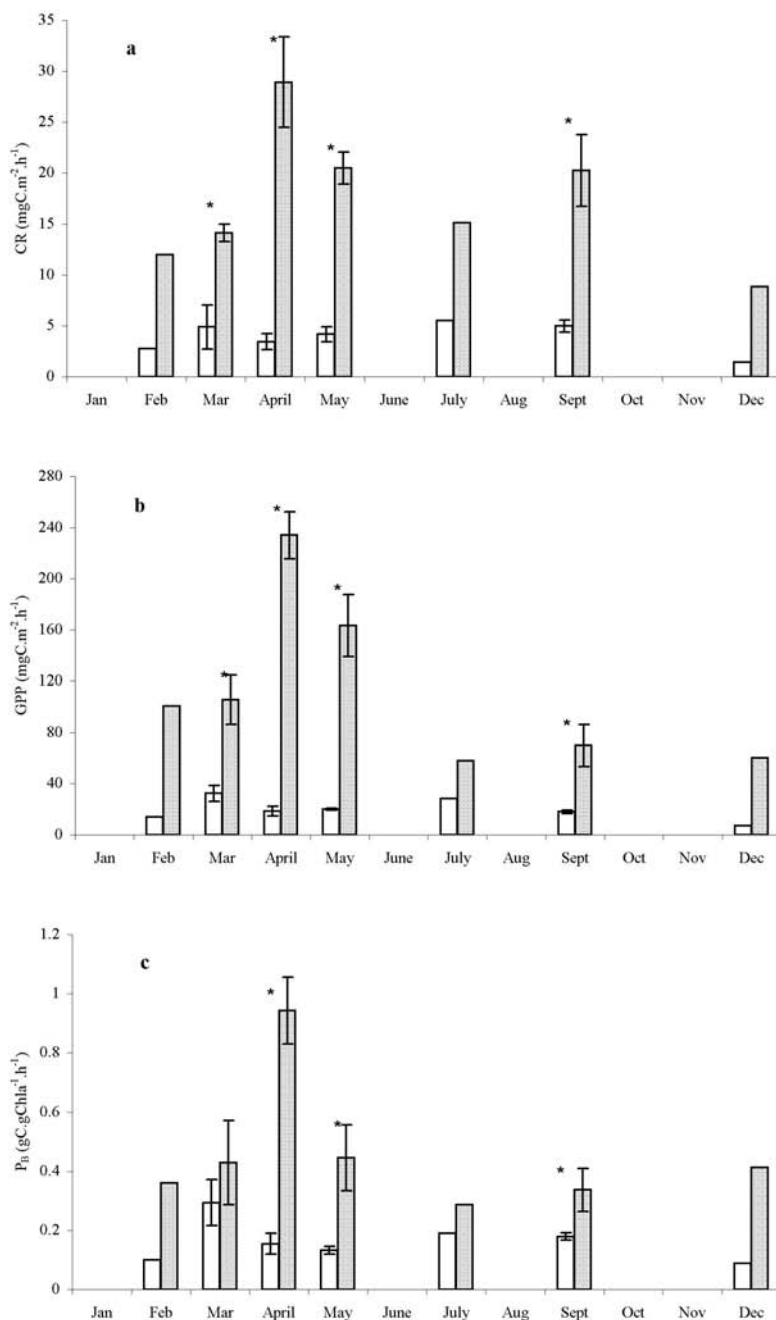


FIGURE 5 – Temporal variation of mean (a) benthic community respiration (CR in $mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$), (b) gross primary production (GPP in $mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$) and (c) productivity (P_b in $gC\ gChla^{-1}\ h^{-1}$) in control (white bars) and *Enteromorpha* spp. proliferation (grey bars) points. Error bars are SD ($n = 3$). * indicate a significant difference between control and impacted points (Mann-Whitney test, $p < 0.05$).

Discussion

There was no clear effect of any of the two disturbances on the total macrofauna biomass while both disturbances affected the total meiofaunal biomass. At the freshwater seepage point, the seasonal variation in the meiofaunal biomass showed a greater range than at the control point (from 1.23 ± 0.33 to $4.57 \pm 4.39 \text{ gC m}^{-2}$ and from 1.81 ± 1.24 to $4.22 \pm 1.23 \text{ gC m}^{-2}$ respectively, see Figure 2a). Nematodes constituted the dominant meiofaunal group throughout the year at freshwater seepage and control ($70 \pm 15\%$ and $80 \pm 5\%$ respectively), but their number showed a very large summer increase at the freshwater seepage point (reaching 392 ind cm^{-2} in July whereas the density was 77 ind cm^{-2} in May) and was quite stable throughout the year at the control point ($232 \pm 93 \text{ ind cm}^{-2}$). The *Enteromorpha* spp. development also led to a greater spring increase in meiofauna biomass than at the control (the meiofaunal biomass reached $23.84 \pm 2.22 \text{ gC m}^{-2}$ in May at the E point and $13.63 \pm 1.01 \text{ gC m}^{-2}$ at the CE point, see Figure 3a). At that site, the dominant meiofaunal groups were the Foraminiferans and the Nematodes ($62 \pm 9\%$ and $31 \pm 7\%$ respectively at Enteromorpha point and $57 \pm 12\%$ and $38 \pm 11\%$ respectively at control). The number of Foraminifers showed a great increase in May at the Enteromorpha point reaching 1742 ind cm^{-2} (whereas the density was 1004 ind cm^{-2} in April). At the control station, the Foraminiferan density was 969 and 949 ind cm^{-2} in April and May. Ouisse *et al.* (2011) have linked the high abundance of Foraminiferans to a potential enrichment of sediment organic matter due to the accumulation of green algae. The variations observed in meiofauna biomass could indeed be explained directly by changes in environmental conditions linked to the two disturbances but also indirectly by variations in the macrofauna communities and more particularly in the dominant trophic status in these communities. Both freshwater seepage and *Enteromorpha* spp. development led to a modification in the macrofauna community structure (species number and identity, Ouisse *et al.*, 2011). Moreover, the biomass distribution among trophic status varied between the impacted points and their controls (see Figure 5 in Ouisse *et al.*, 2011).

The differences in the meiofaunal biomass between each impacted station and its respective control were not expected to involve differences in total benthic metabolism. Indeed, a multiple linear regression performed in a previous study to determine the relative influence of environmental regulating factors on benthic metabolism in that bay

showed that the meiofauna biomass was not a pertinent variable to explain community respiration variations which was mostly influenced by bacterial biomass Hubas *et al.* (2006). Moreover, sinusoidal models fitted on the data measured here showed a maximum respiration rate occurring at the beginning of summer at both impacted and control points at the freshwater seepage site (respectively on the 29th of June and the 8th of July) and at the control point of the Enteromorpha site (on the 29th of June). This did not coincide with the maximum meiofaunal biomass and confirms the major role of temperature in controlling the total benthic respiration. Despite this, effects on benthic metabolism were likely to occur through the complex interactions between sediment dwellers (meio- and macrofauna) that could differ in impacted and control points.

The total benthic metabolism was enhanced by the two disturbances. The freshwater seepage increased community respiration and gross primary production (almost 4 and 2 fold respectively compared to the control point in April). The higher primary production was linked to higher sediment chlorophyll a content at the freshwater seepage than at control point throughout the year. This high microphytobenthic biomass (average 369mgChla m⁻²) is in the upper range of values reported for European estuaries (Underwood and Kromkamp, 1999). Primary production is regulated by bottom-up (light and nutrients loading) as well as top-down (grazing) processes. It has been suggested that groundwater discharge could constitute an important pathway for nutrient delivery. Johannes (1980), for example, found nitrate and silicate concentrations in groundwater to be up to two times higher than in receiving waters. That could enhance primary production when it might otherwise be nutrient limited. However, Hubas *et al.* (2006) measured abundant nutrient standing stocks in sediment pore water in the bay. Furthermore, using multivariate analysis they demonstrated that benthic primary production was not likely to be limited by nutrient concentrations. Freshwater seepage could also enhance advective pore water flows and thus stimulate primary production as it has been suggested in permeable sands (Billerbeck *et al.*, 2007). Microphytobenthos is a significant source of food for grazers among sediment or surface dwellers. The macrofauna community of both freshwater seepage and control points was dominated by the surface grazer *Hydrobia ulvae*. However, its biomass was much lower at the freshwater seepage than at control throughout the year (average 6.81 ± 3.31 and 12.39 ± 2.81gAFDW m⁻² respectively). Finally, changes in salinity might have affected the microphytobenthic community composition as commonly observed in estuarine gradients (see for example

Sahan *et al.*, 2007). The increase in microalgae biomass in freshwater seepage could then coincide with changes in the species composition or dominance, species with a wide tolerance to salinity being favoured. This would be consistent with the intermediate disturbance hypothesis which predicts that a moderate increase in the intensity of a disturbance releases resources that can enhance the local density of populations (Connell, 1978). However, for the present this must remain speculative. Interactions between fauna, microflora and sediment are indeed complex and complementary studies would be necessary to evaluate the main factors affecting the small-scale spatial variability of microphytobenthic biomass.

The impact of *Enteromorpha* spp. development was far more important. The community gross primary production was much higher in sediment covered by the macroalgal mat than in bare sediment. The magnitude of the difference varied seasonally; the greatest difference was observed in April with a gross primary production increase more than twelve fold with respect to the control point. This was not only explained by the high biomass of the algal mat but also by the higher productivity of the community with macroalgae compared to the one of bare sediment (Figure 5c). The macroalgal mat also increased the community respiration (more than eight fold with respect to the control point in April) and led to a shift in its seasonal trend with a maximum occurring sooner (on the 31st of May instead of 29th of June according to the sinusoidal fits). Previous studies on the accumulation of macroalgae on the sediment have shown a negative effect both on microbenthic photosynthesis (by shading; Sundbäck *et al.*, 1990) and sediment aerobic respiration (by decreasing O_2 availability below the macroalgae; Corzo *et al.*, 2009). Nevertheless, both total benthic community primary production and respiration could be enhanced by the accumulation of ephemeral green macroalgae as has already been shown with different experimental approaches (Corzo *et al.*, 2009, and references therein). Furthermore, physiological activity of ephemeral macroalgae changed seasonally and their net effects on the benthic community metabolism were expected to change accordingly (Hubas and Davoult, 2006). When physiologically active, macroalgae became the major autotrophic component of the benthic community. Macroalgae lying at the surface of the sediment benefitted from better light conditions than microphytobenthos inside the sediment and the productivity was enhanced. As suggested by Sundbäck and McGlathery (2005), microphytobenthos might also not be outcompeted by overlying macroalgae owing to a combination of shade adaptation and good nutrient availability

through an efficient recycling of nutrients within the sediment. When macroalgae decayed, the respiratory activity of the associated biota was enhanced. The impact of the ephemeral macroalgae development was also expected to vary at the inter-annual scale. Indeed, the amount of accumulated macroalgae varied from year to year as a consequence of inter-annual variations of environmental conditions. Total benthic primary production and respiration were measured on macroalgal mats and bare sediments simultaneously (during *Enteromorpha* spp. development, accumulation and decaying) in the Roscoff Aber bay during the years 2003 Hubas and Davoult (2006) and 2007 (the present survey). The effect on total benthic primary production was comparable (with an increase in GPP up to ten times in 2003) but the effect on total benthic respiration was greater in 2003 when the increase in CR reached twenty times. Primary production of dense algal mats was self-limited due to self-shading whereas the respiration of decaying algal mats and the associated biota (mainly bacteria) was directly linked to the amount of algae.

Conclusions

This study demonstrated different effects of two widespread phenomena altering intertidal sediments (freshwater seepages and ephemeral macroalgae proliferation) on the structure and functioning of benthic communities in a small bay. Freshwater seepage had a clear localised effect by increasing meiofauna and microalgae biomasses and enhancing the global benthic metabolism without changing its seasonal trend. Ephemeral macroalgae proliferation was characterised by temporal variation of its effects linked to the seasonal trend of the benthic metabolism. Thus, changes in meiofauna biomass and in community metabolism depended on the time period considered. The development of macroalgae first increased meiofauna biomass and above all the benthic primary production. When macroalgae decayed, the benthic community respiration was enhanced. These results highlighted the need for a better understanding of the spatial and temporal variability in benthic metabolism which is required to give reliable whole-system estimates.

Acknowledgements

This study was part of the Master degree of V. Ouisse. Thanks are due to Renaud Michel for assistance in the field and fruit jellies sharing out. The authors thank anonymous referees whose comments contributed to improve the manuscript.

Bibliographie

- Billerbeck M., Roy H., Bosselmann K. and Huettel M., 2007. Benthic photosynthesis in submerged Wadden Sea intertidal flats. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 71: 704–716.
- Burgess R., 2001. An improved protocol for separating meiofauna from sediments using colloidal silica sols. *Marine Ecology Progress Series*, 214: 161–165.
- Colijn F. and de Jonge V., 1984. Primary production of microphytobenthos in the EMs-Dollard Estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 14: 185–196.
- Connell J.H., 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, 199(4335): 1302–1310.
- Corzo A., van Bergeijk S. and Garcia-Robledo E., 2009. Effect of green macroalgae blooms on intertidal sediments; net metabolism and carbon nitrogen content. *Marine Ecology Progress Series*, 380: 81–93.
- Havens K., Hauxwell J., Tyler A., Thomas S., McGlathery K., Cebrian J., Valiela I., Steinman A. and Hwang S.J., 2001. Complex interactions between autotrophs in shallow marine and freshwater ecosystems: implications for community responses to nutrient stress. *Environmental Pollution*, 113: 95–107.
- Hubas C. and Davoult D., 2006. Does seasonal proliferation of *Enteromorpha* sp. affect the annual benthic metabolism of a small macrotidal estuary? (Roscoff Aber Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 70: 287–296.

- Hubas C., Davoult D., Cariou T. and Artigas L., 2006. Factors controlling benthic metabolism during low tide along a granulometric gradient in an intertidal bay (Roscoff Aber Bay, France). *Marine Ecology Progress Series*, 316: 53–68.
- Jeffrey S. and Humphrey G., 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochemical Physiological Pflanzen*, 167: 191–194.
- Johannes R., 1980. The ecological significance of the submarine discharge of groundwater. *Marine Ecology Progress Series*, 3: 365–373.
- Manini E., Fiordelmondo C., Gambi C., Pusceddu A. and Danovaro R., 2003. Benthic microbial loop functioning in coastal lagoons: a comparative approach. *Oceanologica Acta*, 26(1): 27–38.
- Migné A., Davoult D., Spilmont N., Menu D., Boucher G., Gattuso J.P. and Rybarczyk H., 2002. A closed-chamber CO_2 -flux method for estimating intertidal primary production and respiration under emersed conditions. *Marine Biology*, 140: 865–869.
- Migné A., Spilmont N., Boucher G., Denis L., Hubas C., Janquin M.A., Rauch M. and Davoult D., 2009. Annual budget of benthic production in Mont Saint-Michel Bay considering cloudiness, microphytobenthos migration, and variability of respiration rates with tidal conditions. *Continental Shelf Research*, 29(19): 2280–2285.
- Miller D. and Ullman W., 2004. Ecological Consequences of Ground Water Discharge to Delaware Bay, United States. *Ground Water*, 42(7): 959–970.
- Ouisse V., Riera P., Migné A., Leroux C. and Davoult D., 2011. Freshwater seepages and ephemeral macroalgae proliferation in an intertidal bay: I Effect on benthic community structure and food web. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 91: 272–281.
- Raffaelli D. and Hawkins C., 1999. *Intertidal ecology*. Kluwer academic publishers, Dordrecht.
- Sahan E., Sabbe K., Créach V., Hernandez-Raquet G., Vyverman W., Stal L. and Muyzer G., 2007. Community structure and seasonal dynamics of diatoms biofilms and associated grazers in intertidal mudflats. *Aquatic Microbial Ecology*, 47: 253–266.
- Sundbäck S., Jönsson B., Nilsson P. and Lindström I., 1990. Impact of accumulating drifting macroalgae on a shallow-water sediment system: an experimental study. *Marine Ecology Progress Series*, 58: 261–274.

- Sundbäck K. and McGlathery K., 2005. Interactions between benthic macroalgal and microalgal mats. In *Interactions between Macro- and Microorganisms in Marine Sediments* (eds. E. Kristensen, R. Haese and J. Kostka), AGU Series, Coastal and Estuarine Studies, pp. 2–29.
- Underwood G. and Kromkamp J., 1999. Advances in ecological research. 29.
- van Es F.B., 1982. Community metabolism of intertidal flats in the Ems-Dollard estuary. *Marine Biology*, 66(1): 95–108.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, MERCI d'avoir pris le temps de lire ce qu'il y avait avant cette page de remerciement. Je sais, ça n'a pas du être facile mais bon... Pour les petits filous qui sont venus direct à cette page, il n'est pas trop tard pour retourner à la page 1.

Voici donc venue l'heure des remerciements. Ce 27 octobre 2010 restera le jour où j'ai enfin pu reprendre une vie normale.

Je souhaite tout d'abord remercier mes deux encadrants, Aline et Dominique pour ces quatre années passées ensemble. Merci pour vos conseils qui ont su m'éclairer, là où il n'y avait pas toujours de la lumière. Votre complémentarité et votre disponibilité ont beaucoup compter dans le rendu final de cette thèse.

Je remercie tout particulièrement Pascal et Martin qui m'ont apporté, chacun dans leur domaine, une aide précieuse.

Je souhaite remercier tous les membres du jury, les rapporteurs le Pr Jacques Clavier et le Dr Gilles Lepoint et les examinateurs le Pr Jean-Marc Guarini et le Pr Gérard Pergent d'avoir accepté de corriger ce travail de thèse.

Je souhaite remercier Isabelle Auby et Gérard Thouzeau pour les discussions enrichissantes que nous avons eu l'occasion d'avoir lors des deux comités de thèse.

Merci à toutes les bonnes âmes qui ont bien voulu m'accompagner sur le terrain, du matin au soir, en hiver comme en été. Je souhaite remercier tout particulièrement l'ensemble du SMO et en particulier Mathieu, Yann et Laurent pour m'avoir suivi dans mon idée un peu folle de travailler dans des conditions très très limites !

Merci à toute l'équipe Ecologie Benthique, tragiquement divisée en deux aujourd'hui. Merci à Franck pour les nombreux coups de pouce sur la détermination d'espèces jusqu'alors inconnues (pour moi). Merci à Guy de m'avoir fait partager tes discussions téléphoniques mais aussi pour m'avoir fait réviser le code postal des départements français chaque année à la même date. Merci à toi Renaud pour ton aide précieuse sur le terrain. Eric ça été un réel plaisir de partager ces folles nuits parisiennes où l'heure de coucher de Mr Louis était souvent une limite raisonnable pour aller se coucher. Thierry, un grand merci à toi pour ces nombreuses discussions scientifiques qui m'ont permis de me remettre en question pour toujours mieux avancer. Enfin merci Sophie pour tes conseils.

Une pensée également pour tous les personnes qui sont parties avant moi, Cédric pour tes conseils avisés sur le monde "réel", mais également pour les discussions un peu tardives autour d'un très bon whisky... Claire (et Jeff) pour tous les petits moments sympa que l'on a pu passer en dehors de la station. François pour la découverte de p'tits coins d'paradis lors de mes visites à Paris. Enfin Gauthier avec qui j'ai passé des moments mémorables (le plus dur c'est de se rappeler comment ça a fini). Je te remercie Fanny pour les petits moments que tu m'as accordé pendant ma

rédaction de thèse, ces petits moments où tu m'accueillais dans ton bureau pour pouvoir apercevoir l'avancée des travaux. Jocelyn, je vais enfin pouvoir aller voir le site "thèse de merde" que tu m'as gentiment conseillé d'aller voir il y a environ 2 jours. Caro, tu vas me manquer, comment vais je faire tous les matins pour me dire que je ne suis pas à plaindre ? Laure, ta manie du rangement te perdra un jour... Enfin, bon courage aux deux petits nouveaux, vous verrez, ça passe vite.

Un grand merci à Colette et Gaëlle, certes un peu vendue sur la fin, qui ont su apporter un peu de soleil dans le bureau tous les matins.

Je ne peux pas partir sans remercier tous mes amis, éphémères ou non, qui n'ont pas encore été cités jusqu'à là. François, Vale, Daniella, Paul, Didier, Guillaume, votre soutien à été précieux. Si je vous ai oublié, il n'est pas trop tard pour me le rappeler, cette page pourra toujours être modifiée.

Je remercie ceux sans qui je ne serais pas là, mes parents qui m'ont soutenu toutes ces années.

Enfin, merci à toi Ines qui m'a supporté toute cette dernière année...

Il est temps pour moi de partir vers de nouveaux horizons. A moi le grand Nord ! Aller bon vent

RÉSUMÉ

Les communautés de phanérogames marines, communément appelées herbiers abritent une diversité végétale et animale importante et sont considérées comme très productives. Cependant les flux de carbone au sein de ces communautés sont encore mal connus, en particulier pour les herbiers intertidaux qui subissent de fortes contraintes environnementales. L'objectif de ce travail est d'étudier le fonctionnement d'herbiers intertidaux afin d'appréhender leur rôle dans le cycle du carbone en milieu côtier. Les variations du métabolisme et de la structure du réseau trophique de la communauté benthique ont été étudiées sur deux herbiers, l'un dominé par *Zostera marina* situé entre le haut de la zone infralittorale et le bas de la zone médiolittorale et l'autre par *Zostera noltii* situé uniquement dans la zone médiolittorale. Une augmentation des flux de carbone à l'immersion par rapport à l'émersion a été mise en évidence sur les deux herbiers. Un développement asynchrone de *Zostera noltii* et de ses épiphytes a été observé. Celui-ci permettrait de maintenir une production primaire quasi constante au cours de l'année pendant l'émersion. Deux producteurs primaires dominants ont été identifiés dans l'herbier à *Zostera marina* (*Zostera marina* et des algues éphémères). Leur développement synchrone entraîne une augmentation importante des flux de carbone pendant le printemps et l'été. Un bilan annuel de carbone spatialisé de chaque herbier est proposé, il intègre les variations temporelles de la biomasse des producteurs primaires et du métabolisme de la communauté. Enfin, cette étude souligne le rôle majeur de la voie détritique dans le transfert de la matière au sein du réseau trophique des herbiers intertidaux dominés par *Zostera marina* ou *Zostera noltii*.

Mots-clés : herbier, phanérogame marine, *Zostera marina*, *Zostera noltii*, flux de carbone, production primaire, respiration, réseau trophique

ABSTRACT

Seagrass beds host a great vegetal and animal diversity and have been considered to be highly productive. However, carbon fluxes of these communities are overlooked, in particular, in the intertidal seagrass communities which are subjected to strong environmental constraints. The aim of this study is to investigate the functioning of intertidal seagrass beds to understand their role in carbon cycle in the coastal zone. Metabolism and food web structure variations have been studied in two seagrass beds, a *Zostera marina* bed located in the upper zone of infralittoral and the lower zone of midlittoral and a *Zostera noltii* bed located only in the midlittoral zone. An increase of community carbon fluxes from emersion to immersion has been highlighted for the two seagrass beds. An asynchronous development of *Zostera noltii* and associated epiphytes has been observed and could maintain a relative stable primary production throughout of the year. Two main primary producers have been identified in *Zostera marina* beds (*Zostera marina* and ephemeral macroalgae). Their development enhanced the community metabolism during the spring and the summer. An annual carbon budget which take into account spatial and temporal variability of primary producer biomass and metabolism was proposed. Finally, this study underlined the major role of the detritic pathway in the matter flow within the food web of intertidal *Zostera marina* and *Zostera noltii* beds.

Keywords: seagrass bed, *Zostera marina*, *Zostera noltii*, carbon flux, primary production, respiration, food web