
UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE
FRE 2816 ELICO
Ecosystèmes Littoraux et Côtiers

THESE

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LILLE I

Discipline : Biodiversité et Ecosystèmes Fossiles et Actuels

PROCESSUS DE MINÉRALISATION BENTHIQUE
AU SEIN DES SYSTÈMES SÉDIMENTAIRES
INTERTIDAUX DE MANCHE ORIENTALE

Présentée et soutenue publiquement

par

Mathieu RAUCH

Le 13 décembre 2007 devant un jury composé de :

Pr. D. DAVOULT	Rapporteur	Univ. Paris 6
Pr. P. ANSCHUTZ	Rapporteur	Univ. Bordeaux 1
Pr. J. C. DAUVIN	Directeur de Thèse	USTL
Dr. L. DENIS	Resp. Scientifique	USTL
Pr. B. OUDDANE	Examineur	USTL
Dr. C. GRENZ	Examineur	Univ. Méditerranée
Dr. M. ELSKENS	Examineur	VUB (Brussels)

Remerciements

Assez paradoxalement cet "avant-propos" est en fait l'ultime touche qui clôture près de 4 années de travail. Bizarrement c'est peut être à ce moment précis que l'angoisse de la page blanche me saisi avec le plus d'intensité mais je pense que c'est plus par peur d'oublier quelqu'un (je que je ferais immanquablement, pardon d'avance...) que par manque de matière. Cependant comme il faut bien se lancer un jour, let's go...

Je tiens tout d'abord à remercier les personnes qui ont accepté de participer à ce jury de thèse :

Messieurs les Docteurs Dominique DAVOULT et Pierre ANSCHUTZ, pour avoir accepté d'être les rapporteurs de cette thèse ;

Monsieur le Professeur Jean-Claude DAUVIN, pour avoir accepté de diriger ce travail et de participer à ce jury de thèse. Je tiens aussi à le remercier pour les discussions que nous avons eues au sujet de ma thèse et pour ses conseils avisés ;

Messieurs les Professeur Bagdad OUDDANE, Christian GRENZ et Marc ELSKENS, pour avoir accepté de participer à ce jury de thèse ;

Enfin, gardons le meilleur pour la fin, je tiens à adresser mes plus sincères remerciements au Docteur Lionel DENIS qui a été l'initiateur de ce projet. Ce n'est pas peu dire que ce travail ne serait pas ce qu'il est sans lui. Outre le fait de m'avoir fait confiance en me confiant un sujet de stage de DEA qui s'est finalement poursuivi par cette thèse, il a contribué à forger le scientifique que j'espère être aujourd'hui. Malgré un emploi du temps des plus chargé, il a toujours pu trouver du temps pour d'instructives discussions, des corrections judicieuses ou bien encore pour venir faire des pâtés de sables sur le terrain avec moi (les scientifiques sont de grands enfants).

Il me faut ici inclure une pensée pour toutes les personnes qui ont de près ou de loin contribué à l'accomplissement de ce travail. Pour être plus précis, je remercie :

Les Docteurs Jean-Marie DEWARUMEZ et François SCHMITT, respectivement directeur de la Station Marine de Wimereux et directeur de l'UMR ELICO de Wimereux qui m'ont accueilli au sein de ces structures ;

Le Docteur Felipe ARTIGAS à qui je doit mes premiers pas hésitants dans le monde de la recherche (c'était en Maîtrise, le temps passe...). Sans lui non plus, je crois que je n'en serais pas là aujourd'hui ;

Le Docteur Valérie GENTILHOMME qui, outre son aide précieuse dans la mise en œuvre de l'auto analyseur de sels nutritif , a coordonné les deux programmes au sein desquels a pris place ce travail (Chantier "Manche orientale" du PNEC et CPER "*Phaeocystis*");

Marie Andrée JANQUIN qui a pris une part importante dans les diverses analyses que comporte ce travail ;

Toutes celles et ceux qui m'ont soutenu à un moment ou un autre, que nos discussions aient portés sur mon sujet de thèse, sur les enseignements, sur la peinture ou sur la pluie et le beau temps. On trouvera dans cette catégorie Fabrice LIZON, François GEVAERT, Christophe LUCZAK, Philippe NOTEZ, Nicolas SPILMONT et Sami SOUSSI ;

Laurence DAUVIN et Evelyne TERMOTE qui m'ont initié aux arcanes de la bureaucratie ;

Dominique MENU, Daniel HILDE (joyeux retraité aujourd'hui) , Thierry CARON et Michel PRIEM qui n'ont jamais été avare ni de leur temps pour régler mes problèmes techniques (un grand merci à Michel pour les prélèvements en baie de Canche) ni de leurs encouragements.

A ce stade, il me faut également remercier mes coreligionnaires qui ont peuplé ou peuplent encore le bureau de thésards de la station Marine : Mathilde SCHAPIRA, Anne Laure JANSON, Maud MOISON, Clément GARCIA et Aurélie FOVEAU.

Ma famille m'a toujours apporté un soutien sans faille. Je remercie particulièrement ma mère Françoise et mon frère Jean Robert. J'en profite pour glisser une pensée émue pour ceux qui n'ont pas pu voir cet aboutissement, mon père et mon beau-frère Jean.

Enfin, je pense que le moment est venu de remercier ceux me donnent une raison d'avancer chaque jour. Plus que tout autres, ils sont responsables des pages qui vont suivre. Je remercie donc Nadia, Ilies et Sana. Je pense qu'il serait difficile de trouver un moment plus approprié pour faire une dédicace, c'est pourquoi du fond du cœur je leur dédie ce manuscrit.

Le chemin était long et sinueux mais c'était le bon...

SOMMAIRE

Chapitre I : Introduction Générale	3
Chapitre II : Echantillonnage et méthodes d'analyses	23
I - La Manche Orientale, un environnement complexe	27
1.1. Géographie et climatologie	27
1.2. Caractéristiques hydrodynamiques	28
1.3. La zone littorale	30
II - Un contexte particulier : le bloom de <i>Phaeocystis globosa</i>	33
2.1. Le genre <i>Phaeocystis</i> sp.	34
2.2. Le cycle de vie de <i>Phaeocystis globosa</i>	37
2.3. Dynamique du bloom printanier	37
III - Méthodes de mesures des flux à l'interface eau-sédiment	39
3.1. Méthodes directes	40
3.3. Méthodes indirectes	46
IV - Analyses chimiques	51
4.1. Dosage de l'oxygène dissous	51
4.2. Dosage des sels nutritifs	51
V - Mesure de l'activité de nitrification	53
5.1. La nitrification dans les systèmes sédimentaires	53
5.2. Estimation de la nitrification	54
VI - Caractéristiques sédimentaires	57
6.1. Granulométrie	57
6.2. Porosité	58
6.3. Teneurs en carbone et azote organique	58
VII - Caractéristiques biologiques	60
7.1. Biomasse bactérienne	60
7.2. Macrofaune	63

Chapitre III : Structure spatiale des flux d'oxygène

et de sels nutritifs en Manche Orientale _____ 65

I - Sites d'études et stratégie d'échantillonnage _____	70
II - Caractéristiques sédimentaires _____	72
2.1. Granulométrie _____	72
2.2. Porosité _____	74
2.3. Matière organique _____	74
III - Les flux à l'interface eau-sédiment _____	77
3.1. Flux totaux _____	77
3.2. Profils de concentrations et flux diffusifs _____	80
IV - Caractéristiques biologiques _____	89
V - Variabilité spatiale _____	93
VI - Rôle de la faune benthique dans les échanges dissous à l'interface eau sédiment _____	96
VII - Impact des phytodétritus sur les processus de minéralisation _____	100
7.1. Sédiments perméables (Station W) _____	104
7.2. Sédiments cohésifs (Stations ES et EM) _____	106
VIII – Bilans à méso-échelle _____	108
8.1. La zone intertidale et la cycle du carbone _____	108
8.2. Bilan des apports azotés _____	111
IX - Le cycle de l'azote, un étape clef de la transformation de la matière organique _____	115
9.1. Présentation de l'étude et résultats _____	115
9.2. Quelques considérations méthodologiques _____	119
9.3. Le cycle de l'azote dans les sédiments superficiels _____	120
X - En résumé... _____	125

Chapitre IV : Variabilité temporelle des processus de minéralisation

benthique dans les systèmes intertidaux perméables _____ 127

I - Caractéristiques de la masse d'eau côtière _____	135
1.1. Température _____	135

1.2. Oxygène et sels nutritifs	137
1.3. Relations entre les différents éléments nutritifs	139
II - Caractéristiques sédimentaires	140
2.1. Porosité et granulométrie	140
2.2. Carbone et azote organique	141
III - Caractéristiques biologiques	145
3.1. Le compartiment bactérien	145
3.2. Macrofaune benthique	147
IV - Les flux à l'interface eau-sédiment	153
V - Profils de concentration et flux diffusifs	159
VI - Evolution temporelle	163
6.1. Variabilité inter-annuelle des paramètres environnementaux et relation avec le bloom de <i>P. globosa</i>	163
6.2. Quels facteurs influencent la dynamique des flux à l'interface eau-sédiment ?	166
6.3. Flux diffusifs vs. Flux totaux	171
6.4. Le bloom de <i>Phaeocystis globosa</i> : un événement majeur de l'évolution saisonnière	173
6.5. Synthèse de la dynamique saisonnière	175
VII - En résumé...	179

Chapitre V : Variabilité des processus biogéochimiques à l'échelle

du cycle de marée 181

I – Variabilité temporelle des profils d'oxygène dans l'eau interstitielle au cours d'un cycle de marée	185
1.1. Introduction et problématique	185
1.2. Présentation du dispositif expérimental	187
1.3. Présentation des sites d'études et des différentes missions	189
1.4. Principaux résultats	190
1.5. Evolution de l'oxygène dissous dans un sédiment non-soumis à l'hydrodynamisme	195
1.6. La production primaire	197

1.7. Impact de l'hydrodynamisme sur le gradient d'oxygène _____	203
II – Dynamique des sels nutritifs au cours du cycle de marée _____	209
2.1. Présentation de l'étude _____	209
2.2. Evolution de la masse d'eau côtière _____	213
2.3. Profils de concentrations dans l'eau interstitielle _____	217
2.4. La marée : "chasse d'eau" des sédiments superficiels _____	219
III – En résumé... _____	225
Chapitre VI : Conclusion générale et perspectives _____	229
Références bibliographiques _____	241

Chapitre I

Introduction Générale

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GENERALE

Les grandes questions qui motivent les recherches océanographiques en ce début de troisième millénaire sont la compréhension du rôle de l'océan dans la régulation du climat, dans le cycle des éléments naturels et des polluants, ainsi que la gestion des ressources marines. Si la préoccupation environnementale est relativement ancienne, son enracinement dans la conscience des individus et notamment des décideurs politiques est toutefois plus récent. Les impacts médiatiques et scientifiques de l'accroissement de l'effet de serre suffisent à montrer à quel point nos sociétés se sentent concernées aujourd'hui par les changements du climat, les perturbations ou modifications du milieu, et les possibilités de les prévoir. On considère généralement que la Conférence des Nations Unies sur l'Environnement et le Développement (aussi appelé Sommet de la Terre), qui se déroula en juin 1992 à Rio de Janeiro, marque un tournant décisif dans l'histoire écologique de la planète. Outre la médiatisation importante des questions environnementales, un pas important fut franchi lors de cette conférence puisque pour la première fois des engagements contraignants sur le plan économique furent adoptés par l'ensemble des pays participants, au Nord comme au Sud. Dans les faits, quinze ans plus tard, il faut reconnaître que ces conventions adoptées sur le changement climatique et la biodiversité n'ont pas été à la hauteur des enjeux. Ainsi, par exemple, le Protocole de Kyoto visant à réduire les gaz à effet de serre n'a toujours pas été ratifié par les Etats-Unis, pourtant considérés comme le pays le plus concerné. Toutefois, au début des années 1990, des programmes nationaux et internationaux ont été initiés (i.e. LOICZ, ELOISE, Gattuso *et al.*, 2005) sous l'égide du programme international Géosphère-Biosphère (IGBP) afin de mieux comprendre le cycle des éléments dans les écosystèmes à l'échelle locale et leur importance à l'échelle globale.

La biogéochimie, une nouvelle discipline

Outre le carbone, de nombreux autres éléments chimiques interviennent dans le fonctionnement de la biosphère. Les différents éléments ou corps chimiques sont stockés au sein de réservoirs qui entretiennent des échanges complexes sous forme de flux. Pendant longtemps, la **géochimie**, qui est l'étude du comportement des éléments chimiques à la surface de la Terre, s'est consacrée à l'étude et à la quantification de ces échanges. Au cours des dernières décennies, il a été

clairement mis en évidence que le cycle de ces éléments ne met pas seulement en jeu des processus physico-chimiques. En effet les organismes vivants sont à l'origine de tout un ensemble de réactions dont on a longtemps ignoré l'existence. La **biogéochimie** est la discipline qui étudie tout à la fois la chimie organique et inorganique ainsi que le rôle des êtres vivants dans le cheminement, souvent complexe, des éléments chimiques (Gall, 1995 ; Frontier *et al.*, 2004). Le cycle biogéochimique d'un élément correspond donc à son cheminement et aux transformations qu'il subit dans les différents compartiments de la planète, y compris la biosphère. Les cycles des principaux éléments chimiques (carbone, azote, phosphore ou bien encore silicium) vont interagir entre eux et sont à l'origine de l'homéostasie de la biosphère. Celle-ci est à la base de la pérennité des écosystèmes, grâce à la grande stabilité qu'elle assure, tout du moins en dehors des interventions humaines (qui sont malheureusement en augmentation dramatique) ou de phénomènes géoclimatiques exceptionnels. Une composante commune des cycles des principaux éléments chimiques est de comporter une partie aquatique prépondérante que nous allons détailler.

Quelques données sur le cycle du carbone...

La production primaire des océans et les conditions d'oxygénation des eaux océaniques, notamment en domaine profond sont des paramètres majeurs qui agissent sur la préservation du carbone organique dans les sédiments marins. Or le cycle global du carbone occupe un rôle central dans la problématique générale de l'évolution future des climats (relative à la température moyenne et à l'émission des gaz à effet de serre). Au cours du Quaternaire, la Terre a connu d'importantes variations climatiques corrélées à des modifications de la composition de l'atmosphère, en particulier des variations de la teneur en dioxyde de carbone (Barnola *et al.*, 1987). Plus récemment de nombreuses études ont mis en évidence une augmentation inquiétante et continue des émissions de dioxyde de carbone depuis le début de l'ère industrielle. Il est aujourd'hui reconnu que les concentrations atmosphériques en dioxyde de carbone ont augmenté d'environ 30 % depuis la période préindustrielle (Peñuelas & Estiarte, 1998). En se basant sur les enregistrements de la combustion d'énergie fossile et les changements de concentrations atmosphériques de dioxyde de carbone, il est apparu que le dioxyde de carbone atmosphérique ne représenterait cependant qu'environ 50 % des émissions anthropiques (Figure I-1), ce qui induit une hypothèse de régulation du cycle global du carbone par l'océan.

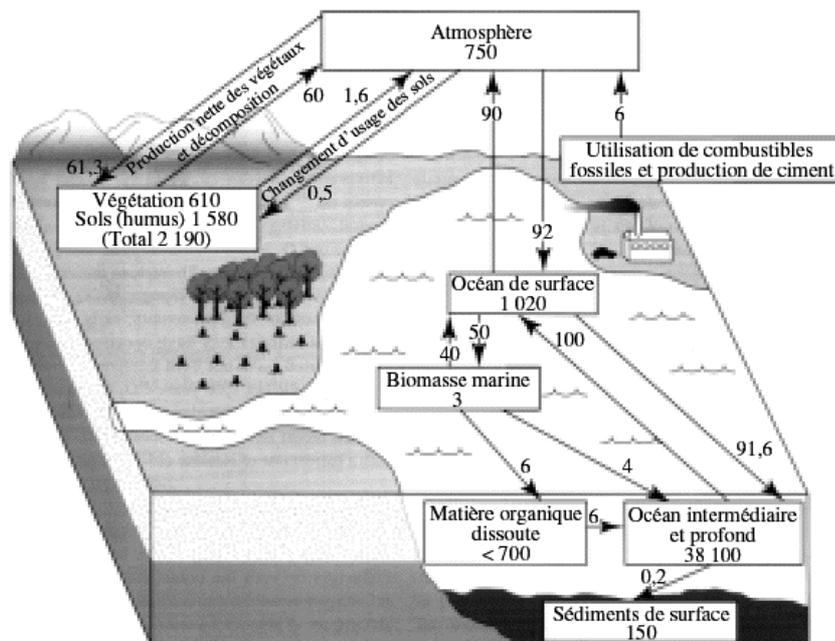


Figure I-1 : Flux annuels (en $Gt C.an^{-1}$) et stocks estimés (en $Gt C$) de carbone en 2000 (Sources GIEC-Groupement International d'Expert sur le Climat).

Le rôle de l'océan, qui est un des plus importants réservoirs de carbone terrestre, est indéniable dans ces évolutions et les scientifiques se trouvent aujourd'hui face à un défi sans précédent : tenter de comprendre comment l'océan et l'atmosphère échangent le carbone. Les hypothèses proposées sont nombreuses et impliquent une modification de la circulation océanique globale, du puits physico-chimique par changement d'alcalinité ou de l'oxygénation des eaux de fond, ou encore de la productivité biologique (Boyle, 1983 ; Broecker & Peng, 1989 ; Archer & Mayer-Reimer, 1994).

... et des autres éléments chimiques

La quasi-totalité des organismes vivants a besoin d'**azote** pour fabriquer des protéines et des acides nucléiques, mais la plupart ne peut utiliser l'azote moléculaire N_2 qui représente pourtant la forme d'azote la plus répandue dans l'atmosphère terrestre (78 %). Le cycle de l'azote consiste en une série de transformations de l'azote. Trois processus majeurs interviennent dans ce cycle. La **fixation de l'azote** correspond à la conversion de l'azote atmosphérique en azote utilisable par les plantes et les animaux. La **nitrification** transforme les produits de cette fixation (NH_4^+ , NH_3) en NO_x (les nitrites NO_2^- et les nitrates NO_3^-). Enfin, la **dénitrification** assure le retour de l'azote à l'atmosphère sous sa forme moléculaire N_2 , avec comme produit secondaire du dioxyde de carbone et de l'oxyde d'azote (N_2O), un gaz à effet de serre qui contribue à détruire la couche d'ozone stratosphérique. Ces trois processus interagissent dans la régénération de l'azote au sein des sédiments superficiels (Figure I-2). Un état de l'art complet sur l'ensemble des processus sédimentaires affectant l'azote est détaillé dans Blackburn & Sorensen (1988). Ce cycle

biogéochimique est l'un des plus complexes mais aussi l'un des plus étudiés (Bonin, 2000). L'interconversion entre les différents états d'oxydation de l'azote est catalysée par des micro-organismes aux métabolismes très diversifiés, depuis l'autotrophie jusqu'à l'hétérotrophie.

Comme dans le cas de l'azote, le **phosphore** est important pour la Vie puisqu'il est essentiel entre autres à la fabrication des acides nucléiques ARN et ADN. Dans la Terre primitive, tout le phosphore se trouvait dans les roches ignées. C'est par l'altération superficielle de ces dernières sur les continents que le phosphore a été progressivement transféré vers les océans. Le cycle du phosphore est unique parmi les cycles biogéochimiques majeurs : il ne possède pas de composante gazeuse, du moins en quantité significative, et par conséquent n'affecte pratiquement pas l'atmosphère. Le phosphore représente souvent un élément limitant dans plusieurs écosystèmes du fait de l'absence de grand réservoir atmosphérique de phosphore (contrairement au carbone, à l'oxygène et à l'azote) et d'une disponibilité qui est directement liée à l'altération superficielle des roches. Contrairement au cycle de l'azote, le cycle du phosphore dans les sédiments marins est moins étudié (Malcom & Sivyer, 1999). L'une des particularités de ce cycle est d'être principalement régulé au sein des sédiments marins par des processus d'**adsorption-désorption** sur les hydroxydes de fer Fe(OOH) (Prastka & Jickells, 1995) ou les carbonates de calcium CaCO₃ comme l'apatite (Golterman, 1995).

Dernier élément d'importance au sein des écosystèmes marins, le **silicium** parvient principalement en surface du sédiment sous forme de silice biogénique qui a principalement pour origine les tests des organismes siliceux, principalement les frustules de diatomées (Figure I-3). En domaine côtier, une fraction importante des apports en silicium provient également des apports continentaux (Billen *et al.*, 1994, 1999). Le cycle de cette silice biogénique dans les sédiments dépend de processus de dissolution eux même sous contrôle de facteurs tels que la température ou le pH (Schulter & Rickert, 1998). Le silicium dissous s'accumule dans les sédiments, puis diffuse vers la colonne d'eau et est ainsi de nouveau disponible pour les organismes autotrophes. Son cycle se distingue également par le fait que le transfert de silicium d'un réservoir à un autre n'est pas contrôlé par des réactions microbiennes, comme c'est le cas par exemple pour l'azote. L'absence de transformation de la silice dissoute lors de son transfert sédimentaire permet en outre d'utiliser cet élément pour évaluer l'action de la faune benthique sur la biogéochimie des sédiments (Marinelli, 1994).

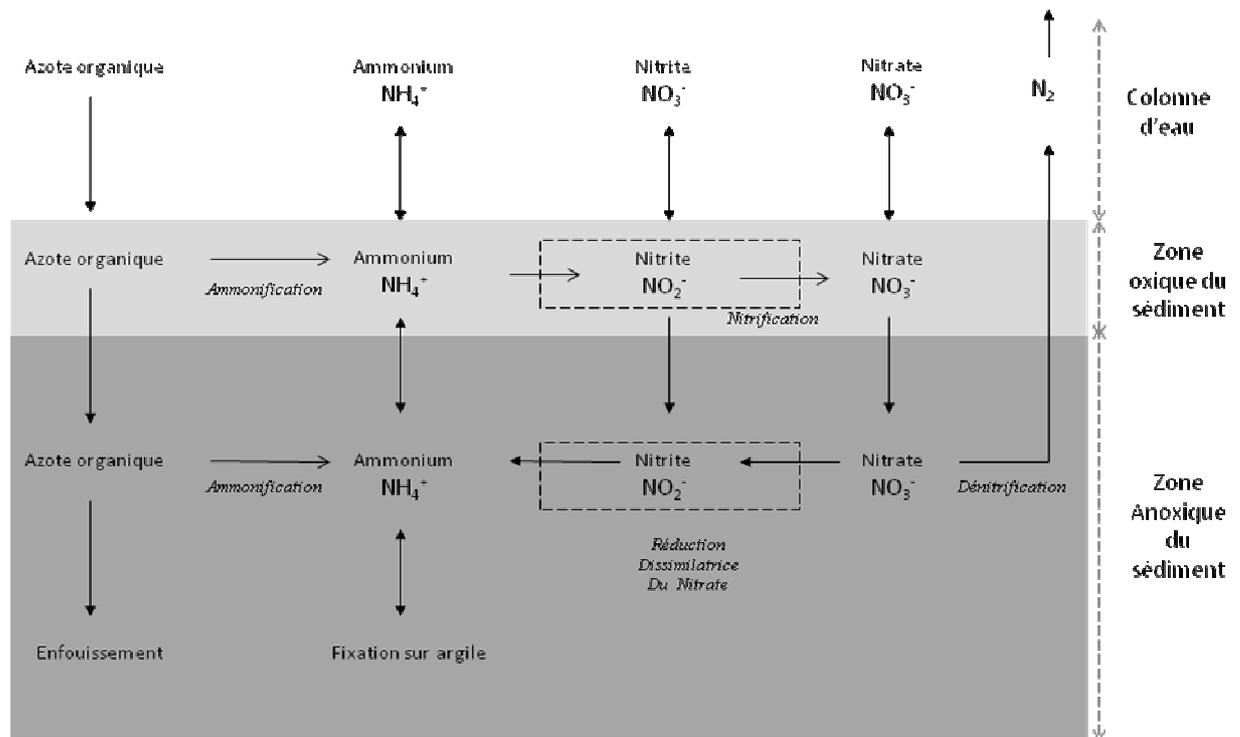


Figure I-2 : Transformations de l'azote à proximité de l'interface eau-sédiment (d'après Bonin, 2000).

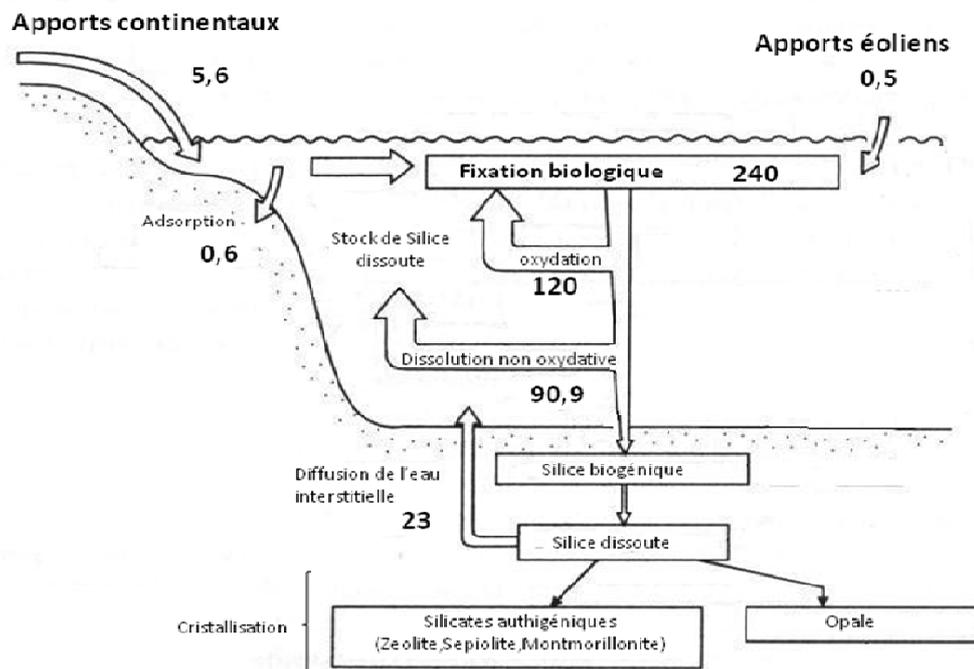


Figure I-3 : Cycle global de la silice (les chiffres indiquent les flux annuels en Gt de silice ; d'après Rickert, 2000). On remarque la faiblesse des voies d'apports de silice ainsi que les possibilités de transformations minérales qui renforcent l'importance du recyclage sédimentaire de cet élément.

La matière organique est un lien essentiel entre les différents cycles

Comme le soulignent Frontier *et al.* (2004), "*le cycle planétaire des éléments chimiques reste incompréhensible si l'on ne tient pas compte de leur transit dans la biomasse*". De ce fait, les processus de dégradation de cette biomasse prennent une importance capitale car ils viennent interconnecter les différents cycles biogéochimiques. Les premiers décimètres de sédiment représentent une zone d'intenses changements minéralogiques, chimiques et biologiques. Les particules qui s'y déposent subissent alors d'importantes transformations avant d'être éventuellement enfouies en profondeur. Ces transformations, qui altèrent considérablement la composition première des particules sont regroupés sous le terme de **diagenèse précoce**. La somme importante des connaissances qui a été accumulé sur les processus de diagenèse précoce est le fruit de nombreux travaux depuis près de 25 ans, et dont les bases ont été posées par les travaux de référence de Froelich *et al.* (1979) sur la séquence verticale des réactions biogéochimiques, de Berner (1980) sur les processus de transport des constituants réactifs et d'Aller (1982) sur l'impact de la macrofaune benthique sur le transport et les réactions biogéochimiques.

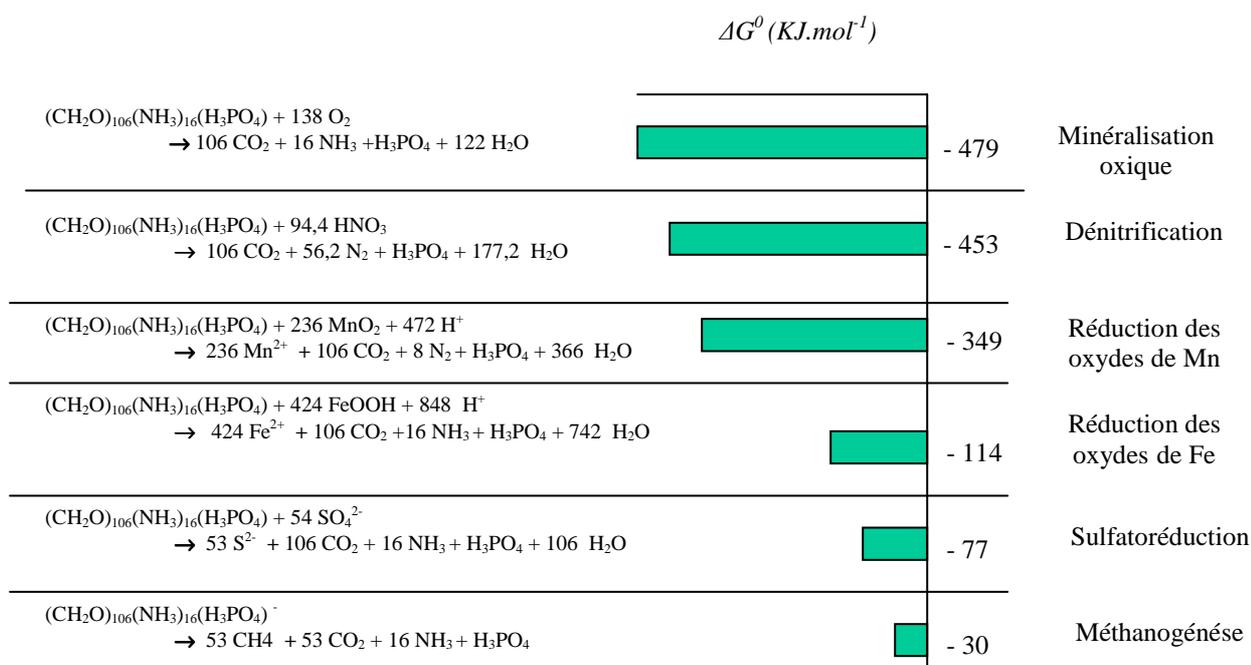
Les processus de diagenèse précoce sont principalement contrôlés par l'activité biologique des micro- et macro-organismes benthiques. Ils agissent dès les premiers centimètres sous l'interface eau/sédiment et modifient la chimie et la minéralogie des sédiments. Ces nombreuses réactions biogéochimiques créent alors des gradients de concentration, ces gradients donnant ensuite naissance à des flux. Ces réactions biogéochimiques sont pratiquement toutes générées par la **dégradation de la matière organique**. Cette dégradation se fera par l'intermédiaire de phénomènes d'oxydo-réduction. Ces réactions redox consistent en un transfert d'électrons entre la matière organique et un accepteur d'électron. Dans les sédiments marins, il existe un grand nombre d'oxydants potentiels tel que l'oxygène, le nitrate ou bien encore l'oxyde de manganèse. Cependant l'utilisation de ces différents oxydants n'est pas aléatoire. Froelich et ses collaborateurs (1979) ont été les premiers à proposer un modèle conceptuel de la dégradation de la matière organique dans les sédiments marins. Malgré l'observation de nombreuses variations et les découvertes récentes de nouvelles voies d'oxydoréduction, le "modèle de Froelich" est universellement validé. Il repose sur deux principes :

1. Bien qu'aujourd'hui de nombreuses études aient remis en question le rapport établi par Redfield (Redfield *et al.*, 1963 ; Anderson & Sarmiento, 1994) toutes les réactions sont basées sur la formule simplifiée de la matière organique, avec un rapport C/N/P de 106/16/1.

2. Les réactions catalysées par les microorganismes libèrent une certaine quantité d'énergie directement ou indirectement consommable. Le terme d'énergie libre, ΔG° , d'une réaction, est utilisé pour exprimer l'énergie libérée par une mole de réactif. S'il y a une nette diminution de l'énergie libre ($\Delta G^\circ < 0$) alors le processus peut se produire spontanément ou être biologiquement catalysé. On parlera de processus exothermique. Si, au contraire, $\Delta G^\circ > 0$, le processus est dit endothermique et nécessite l'apport d'énergie supplémentaire (énergie solaire, chimique...).

Les microorganismes utilisent préférentiellement l'oxydant qui produit la plus grande quantité d'énergie libre indispensable à leur développement physiologique (croissance, reproduction...). Le Tableau I-I présente les équations des différentes réactions chimiques mises en jeu au cours de la minéralisation de la matière organique ainsi que la valeur de ΔG° qui leur est associée.

Tableau I-I : Voies d'oxydation de la matière organique établie selon Froelich et al. (1979) dans les sédiments marins et calcul de l'énergie libre standard pour une mole de carbone organique (d'après Thauer et al., 1977 ; Fenchel et al., 1998).



Cette oxydation de la matière organique par des oxydants successifs dans les sédiments marins conduit à une zonation géochimique selon la profondeur ou **séquence diagénétique**. En se basant sur cette séquence de réactions, on peut grossièrement définir une succession d'horizons géochimiques distincts :

- A la surface des sédiments, l'oxygène est transporté des eaux de fonds aux sédiments sous l'effet de la diffusion moléculaire, mais aussi par bioirrigation sous l'action des organismes

benthiques. Dans cette zone superficielle, que l'on appelle **zone oxique**, l'oxygène dissous est l'accepteur d'électron préférentiel pour dégrader la matière organique.

- Lorsque l'oxygène devient insuffisant, les nitrates produits lors de la dégradation oxique de la matière organique servent d'accepteurs terminaux. C'est la **zone de dénitrification**. L'ammonium libéré dans la phase dissoute peut alors migrer par diffusion moléculaire vers la zone oxique où il sera ré-oxydé en nitrates.

- Sous cette zone de dénitrification, les **oxydes de manganèse (III, IV)**, présents dans la phase particulaire des sédiments sont utilisés comme accepteurs. Le manganèse dissous (Mn^{2+}) est alors libéré dans les eaux interstitielles et peut être transporté par diffusion vers la zone oxique où, une fois ré-oxydé, il précipite à nouveau sous forme d'oxydes néoformés. Ces réactions d'oxydo-réduction complémentaires participent à l'intense recyclage du manganèse à la frontière de la zone oxique.

- Sous l'horizon enrichi en oxydes de Manganèse, les **oxydes de fer (III)** présents dans la fraction solide sont ensuite utilisés pour oxyder la matière organique. Le fer dissous (Fe^{2+}) qui est produit ici peut diffuser vers la zone enrichie en oxygène et re-précipiter sous forme d'oxydes. La base de la zone oxique représente donc aussi une zone de recyclage pour le fer.

- En profondeur, les sulfates dissous (largement dominants dans le milieu marin) servent d'oxydant pour minéraliser la matière organique. Les sulfures produits sont d'ailleurs le piège de nombreux métaux trace qui précipitent sous forme de minéraux soufrés ou sont adsorbés sur ces phases, marquant ainsi la présence de **sulfato-réduction** (Thomson *et al.*, 1990).

- Encore plus en profondeur, quand les sulfates viennent à manquer, d'autres processus plus complexes et peu énergétiques se mettent en place dans la **zone de méthanogenèse**. Ils permettent, par exemple, la production de méthane et d'acide acétique. Ces réactions sont souvent associées à des réactions de fermentation.

La séquence diagénétique est essentiellement documentée par les changements verticaux de la chimie des eaux interstitielles du sédiment dans laquelle les composés oxydés disparaissent rapidement sous l'interface et les composés réduits apparaissent en profondeur (Figure I-4).

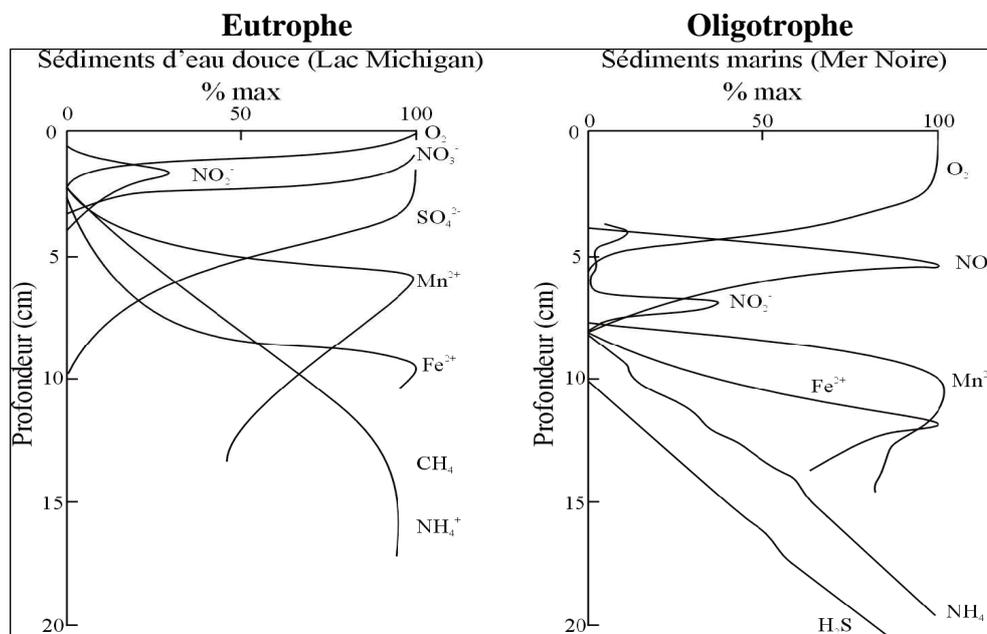


Figure I-4 : Représentation schématique de la distribution des composés dissous majeurs dans les sédiments lacustres et marins (d'après Nealson & Sthal, 1997). Cette distribution reflète la séquence de réactions des principaux oxydants dans la colonne sédimentaire (oxygène > nitrate > oxydes de Mn > oxydes de Fe > sulfates).

L'oxygène étant l'oxydant le plus puissant, il est courant de définir au sein de la colonne sédimentaire une zone de minéralisation aérobie (utilisation de l'oxygène comme oxydant) et une zone anaérobie (utilisation d'autres oxydants). L'épaisseur de ces zones varie principalement en fonction des apports en matière organique. En milieu eutrophe et mésotrophe, où les apports de matière organique sont élevés, la consommation d'oxygène est plus rapide que son approvisionnement d'où une pénétration réduite de cet élément (de quelques millimètres à quelques centaines de micromètres). Les processus de minéralisation anaérobie dominant et la sulfatoréduction et la méthanogénèse peuvent alors représenter respectivement jusqu'à 75 % et 30 % de la minéralisation totale (Middelburg *et al.*, 1993). Au contraire dans les milieux oligotrophes, l'oxygène est présent sur les premiers centimètres et la minéralisation aérobie peut atteindre 90 % de la minéralisation totale (Santschi *et al.*, 1990).

Ce modèle conceptuel est cependant hypothétique : il suppose que les processus diagénétiques se déroulent à l'état stable au sens où l'entend Boudreau (1997). Or un tel état est rarement atteint dans la réalité, en particulier dans les zones côtières caractérisées par une forte variabilité spatiale et temporelle. L'activité biologique a des conséquences directes à l'interface (excrétion par exemple) mais aussi dans les sédiments : remise en suspension et mélange de particules (organiques et inorganiques), transport de l'eau interstitielle et des solutés associés... Ces mécanismes engendrent d'importantes modifications physiques, biologiques, minéralogiques et chimiques dans les sédiments. De ce fait, la position relative des différents composés oxydés et réduits est modifiée et le concept de zonation verticale ne s'applique pas nécessairement (Aller, 1982, 1994). Ainsi, les

composés réactifs ou produits des réactions de minéralisation, peuvent se retrouver loin de leur zone "habituelle" et interagir avec les espèces présentes. Ceci peut favoriser de nouvelles réactions, dites secondaires, et modifier la séquence diagénétique verticale. Certaines de ces réactions alternatives ont déjà été notées dans des travaux récents (Luther *et al.*, 1998 ; Hulth *et al.*, 1999 ; Anschutz *et al.*, 2000 ; Hyacinthe *et al.*, 2001). Il reste cependant beaucoup d'incertitudes quant à l'impact de ces réactions sur la minéralisation de la matière organique.

Les zones côtières: une interface-clef mais menacée..

Le domaine côtier, zone d'interface et d'échanges privilégiés entre le continent et l'océan ouvert, est peu profond (< 200 m) et couvre approximativement 7,5 % de la surface totale des océans (Sverdrup *et al.*, 1962). Il comprend le plateau continental et, dans les mers à marée, la zone intertidale, encore appelée estran ou zone de balancement des marées. En dépit d'une surface relativement faible, les zones côtières constituent des sites géochimiquement et biologiquement très actifs (Day *et al.*, 1989). Leur importance dans la compréhension du cycle global du carbone et de la matière organique a fait l'objet de très nombreuses études depuis le début des années 1990 (Wollast, 1991 ; Smith & Hollibaugh, 1993 ; Gattuso *et al.*, 1998 ; Gazeau *et al.*, 2004) et cet intérêt de la communauté scientifique pour l'étude et la compréhension du rôle des écosystèmes côtiers dans la production océanique mondiale est en constante augmentation. Il apparaît important de préciser cependant que les énergies investies dans la recherche biogéochimique sont inégalement réparties. Ainsi, les zones estuariennes font l'objet de nombreuses recherches alors que les plateaux continentaux sont globalement sous-étudiés. De la même façon, les écosystèmes Nord Atlantique et Méditerranée ont focalisé à eux seuls près de 41 % des études tandis que les zones côtières des hautes latitudes ou le Pacifique Ouest sont délaissées (Synthèse bibliographique de 17604 références entre 1971 et 2004 ; Gattuso *et al.*, 2005).

D'après les estimations de Costanza *et al.* (1997) les écosystèmes marins côtiers produisent près d'un tiers des biens et services d'origine écologique de notre planète, c'est-à-dire autant que les écosystèmes terrestres ou que les écosystèmes marins hauturiers. La concentration des activités anthropiques sur une très faible surface est extrêmement élevée, qu'elles soient liées à l'exploitation par les pêcheries ou aux activités économiques les plus diverses. Le littoral est ainsi le lieu où se focalisent de nombreux conflits d'usage, avec des activités souvent antagonistes comme le développement industrialo-portuaire, le tourisme, l'agriculture, la pêche (80 % des pêches globales sont effectuées en domaine côtier) et l'aquaculture. Les intérêts sectoriaux divergent parfois fortement et vont souvent à l'encontre de la valeur patrimoniale de ces écosystèmes dont la

biodiversité et la productivité sont fortes. Cette pression anthropique n'est malheureusement pas près de ralentir puisqu'on estime que dans les prochaines années plus de 60 % de la population mondiale vivra à moins de 50 km des côtes (Dauvin, 2002), et l'Unesco prédit même une valeur de 80 % en 2010 (Unesco, 1998).

La zone intertidale : un monde en perpétuel changement

Au sein du domaine côtier et dans les mers à marée, une des zones soumises à une variabilité intense est le système intertidal, puisque à l'hétérogénéité spatiale résultant de la dilution des apports terrigènes, se surimpose la variabilité temporelle liée au phénomène d'immersion/émersion consécutive aux marées. L'extrême variété des échelles spatiales et temporelles des phénomènes affectant ce milieu (Figure I-5) complexifie encore la compréhension du fonctionnement du domaine intertidal.

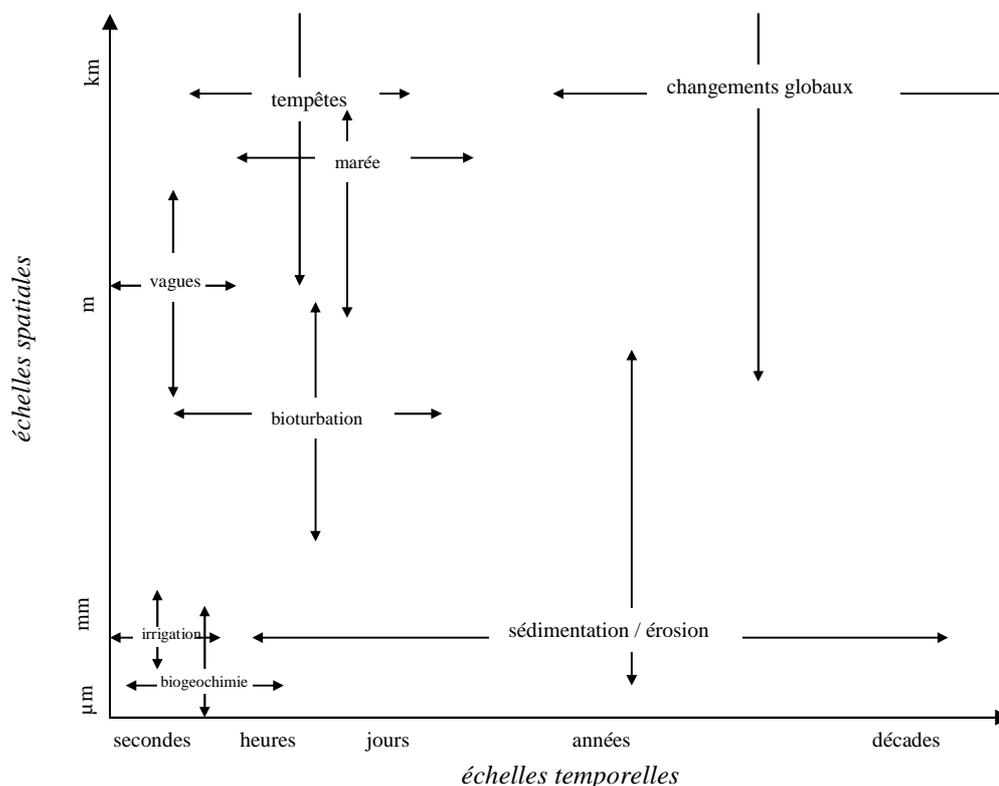


Figure I-5 : Présentation des différentes échelles spatiales et temporelles interagissant sur le fonctionnement de la zone intertidale (d'après Malcom & Sivyer, 1999).

Loin de constituer un ensemble homogène, la zone intertidale regroupe des systèmes très différents tels que les estrans rocheux, les plages sableuses et les vasières estuariennes (Raffaelli & Hawkins, 1999). Ces systèmes sont soumis à l'action de plusieurs forçages environnementaux qui interagissent et déterminent fondamentalement la répartition des organismes. Le premier de ces

forçages est le **cycle de marée**. La première conséquence des périodes plus ou moins longues d'exondation de l'estran en fonction du positionnement du lieu étudié est une structuration de l'estran en étages. Le phénomène de la marée n'est également pas sans conséquence sur le fonctionnement biogéochimique des sédiments. Il est en effet bien connu que l'alternance des phases d'émersion et d'immersion gouverne la production primaire microphytobenthique (Guarini *et al.*, 1998,1999 ; Blanchard *et al.*, 2001 ; Spilmont, 2004). Si cette production microphytobenthique cesse généralement à l'immersion, ce n'est pas le cas des processus de recyclage de la matière organique. Alors que les échanges dissous sont inexistant à marée basse, conduisant à l'accumulation de composés dissous produits dans les sédiments superficiels (l'ammonium, par exemple), un relargage massif se produit lorsque le sédiment est de nouveau immergé (Feuillet-Girard *et al.*, 1997). En plus d'un effet direct des mouvements des masses d'eau, le cycle tidal pourra influencer de manière importante sur les réactions de minéralisation benthique qui se produisent dans les sédiments superficiels. Cet impact de la marée peut être mis en relation avec les fluctuations de l'interface oxygène-anoxique, à laquelle les processus de nitrification et dénitrification (et donc le cycle de l'azote) sont intimement liés du fait de l'ambivalence de ces deux réactions vis-à-vis de l'oxygène (Rysgaard *et al.*, 1995).

L'autre forçage environnemental d'importance est **l'action des vagues**. L'hydrodynamisme agira directement sur la structure de l'estran en conditionnant l'adaptation des organismes (Raffaelli & Hawkins, 1999) mais également indirectement en régissant la granulométrie du domaine intertidal (Chamley, 1989). Les relations complexes entre des facteurs tels que l'inclinaison des plages, la taille des particules et l'action des vagues sont complexes et sont utilisées par les géomorphologues pour classer les plages en différents états morphodynamiques. De manière globale on aboutit à l'établissement d'un continuum s'inscrivant entre les états de plages réfléchives et dissipatives (Carter, 1988). Il convient de noter que ces notions ne prennent pas en compte la composante biologique des estrans ce qui conduit les biologistes à leur préférer la notion de milieu battu, semi-abrité et abrité. Au sein des sédiments perméables, les oscillations régulières de la houle vont pouvoir générer un effet de pompage dû aux variations de pression hydrostatique (*Pumping effect*, Rusch *et al.*, 2000).

Les sédiments perméables

Les sédiments perméables sont généralement définis comme ayant une granulométrie suffisamment grossière pour permettre des flux d'eau interstitielle mesurables lorsque les gradients

naturels de pression sont appliqués (Savant *et al.*, 1987 ; Thibodeaux & Boyles, 1987). En raison de la durée et de l'amplitude limitée des gradients de pression associés aux phénomènes naturels en domaine marin (marées, vagues de gravité, turbulence), ce terme peut seulement être appliqué aux sables sans argiles et aux sédiments plus grossiers. Les sables et les sédiments grossiers représentent le type dominant de sédiment sur la plupart des plateaux continentaux, et sont certainement d'importance égale aux argiles en zone côtière comme l'illustre la Figure I-6.

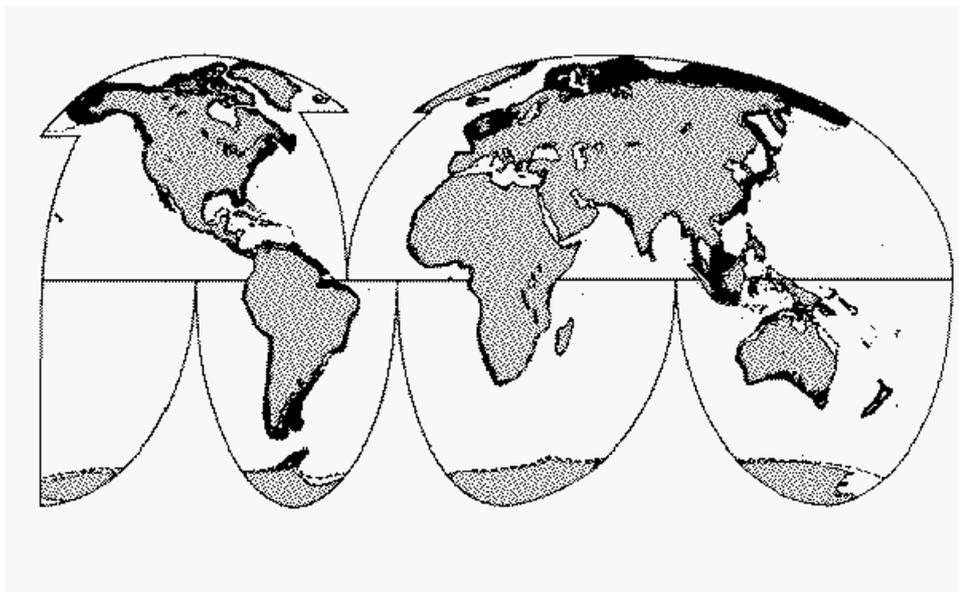


Figure I-6: Répartition des sédiments perméables à l'échelle mondiale (d'après Emery, 1968). Ces sédiments apparaissent en noir sur le liseré côtier.

A ce jour, le nombre limité de données disponibles semble indiquer que les concentrations en matière organique ou en nutriments sont relativement faibles dans les sédiments perméables (Bergamaschi *et al.*, 1997). Ceci donne l'impression erronée que ces sédiments sont inactifs. Cependant, Boudreau *et al.* (2001) ont récemment montré que les flux et les taux de réaction dans les environnements sableux intertidaux étaient similaires à ceux des environnements cohésifs. Au sein des sédiments intertidaux, le mécanisme de transport des substances dissoutes ou particulaires (oxygène, sels nutritifs mais aussi matière organique) varie fortement en fonction de la perméabilité du sédiment, de la profondeur ainsi que de l'activité de la macrofaune benthique, comme l'illustre la Figure I-7.

Dans les écosystèmes benthiques meubles, la nature du substrat conditionne directement les processus mis en jeu, car elle régit la fréquence de renouvellement de l'eau interstitielle. Dans le cas des sédiments cohésifs, les particules restent longtemps en contact avec la même eau et les processus de transport des composés dissous sont dominés par la diffusion moléculaire ou la biodiffusion. Les composés réduits ont le temps de s'accumuler dans les sédiments et les processus anaérobies de dégradation de la matière organique sont importants.

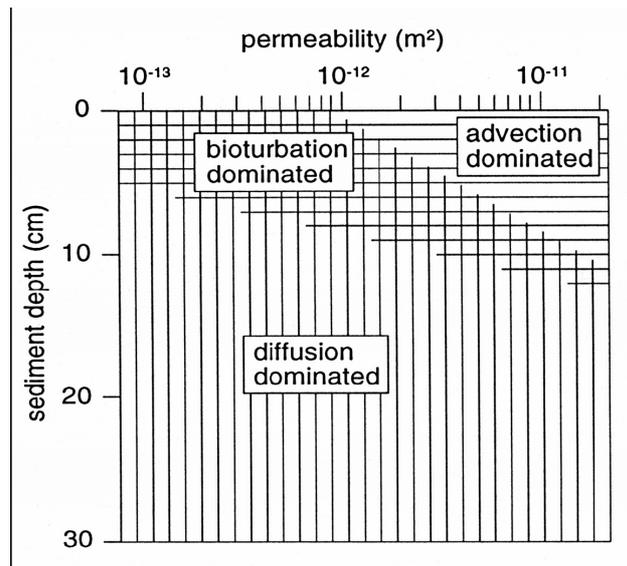


Figure I-7 : Processus de transport dominant (advection, diffusion et bioturbation) en fonction de la perméabilité et de la profondeur du sédiment (d'après Huettel *et al.*, 2003).

A l'inverse, l'advection est le processus de transport dominant dans les sédiments perméables (Huettel *et al.*, 1996). De ce fait, les eaux en contact avec les particules dans les premiers décimètres de sédiment sont très rapidement renouvelées. La faible cohésion de ces sédiments perméables favorise en outre la formation de microreliefs (*ripplemarks*) qui renforcent le transport advectif.

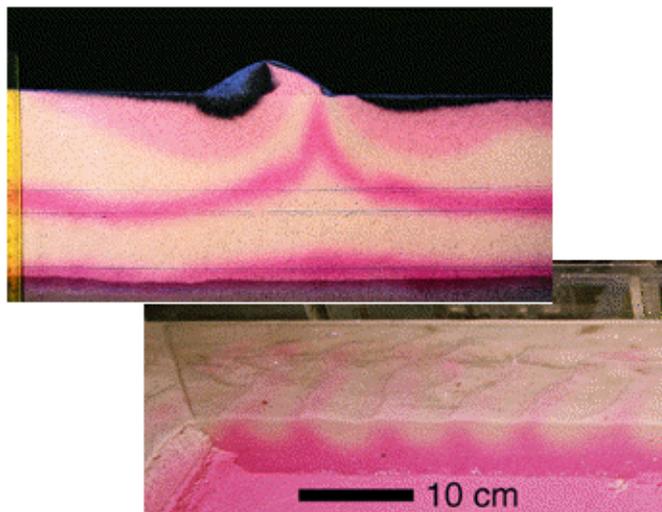


Figure I-8 : Section d'un sédiment perméable dont l'eau interstitielle a été colorée à la rhodamine. (Photos M. Huettel, d'après Huettel *et al.*, 1996). Le sédiment est soumis à un courant léger générant une advection rapide du traceur (qui se répartit initialement à l'horizontale).

Lors d'expérimentations en canaux à courant (Figure I-8), l'injection de colorants dans l'eau interstitielle montre l'existence d'un flux d'eau surnageante en direction du sédiment au niveau des creux de ces microreliefs tandis qu'un processus d'expulsion de l'eau interstitielle se produit au niveau des crêtes (Huettel *et al.*, 1996).

Au sein de tels sédiments, les processus aérobies dominent, puisque le milieu est bien oxygéné (Kristensen *et al.*, 1991 ; Hulth *et al.*, 1999 ; Dauwe *et al.*, 2001). La pauvreté de ces milieux en matière organique pourrait ainsi en partie s'expliquer par des taux de minéralisation aérobie optimaux. De plus, l'introduction rapide et régulière d'oxygène dans les sédiments de surface du fait de l'action de la houle pourrait conduire à une alternance de conditions oxiques et anoxiques qui contribuerait à accroître l'activité métabolique des sédiments ainsi que le couplage entre processus aérobie et anaérobie (la nitrification et la dénitrification, par exemple). Enfin du fait de la perméabilité importante, les produits finaux de la dégradation de la matière organique (CO₂, composés azotés, phosphates) sont très rapidement évacués vers la colonne d'eau (Huettel *et al.*, 1996 ; Falter & Sansone, 2000 ; Huettel & Rusch, 2000). En domaine intertidal, les sédiments perméables sont de plus particulièrement affectés par le phénomène de marée. Le va-et-vient continu de la masse d'eau côtière au-dessus de l'estran abouti à la fois à une vidange des produits de dégradation de la matière organique et à des apports réguliers de matière organique. Ce fort taux de renouvellement de l'eau a longtemps été la cause d'une sous-estimation des processus dans les sédiments perméables (Boudreau *et al.*, 2001).

La diagenèse précoce est à l'heure actuelle principalement décrite par des modèles conceptuels qui considèrent que les concentrations mesurées dans les eaux interstitielles correspondent à des profils à l'équilibre ou à l'état stable (Soetaert *et al.*, 1996). A partir des profils de concentrations et de l'étude des paramètres physiques des sédiments (porosité, granulométrie...), on peut alors calculer des flux ou encore déterminer des mécanismes biogéochimiques. Si cette hypothèse de l'état stable est déjà fortement discutée au sein des systèmes subtidaux, on peut en revanche la considérer comme non valide en domaine intertidal, où les profils mesurés dans les sédiments interstitiels correspondent à un état transitoire. Les informations fournies par l'étude des sédiments fins ne peuvent être directement appliquées aux sédiments perméables. Des mesures spécifiques doivent donc être mises en œuvre. L'étude des processus biogéochimiques dans ce type de sédiments marins perméables est un domaine de recherche récent et s'accompagne de ce fait d'une bibliographie restreinte. La communauté internationale commence cependant à s'intéresser vivement à ces environnements. Un groupe de travail du SCOR (*Scientific Committee on Oceanic Research*), le SCOR-Working Group 114 a d'ailleurs été créé en 2001 sur cette thématique.

Objectifs du travail de thèse et présentation du manuscrit

Au cours de ce **premier chapitre** introductif, le rôle clef des zones côtières dans la régulation des grands cycles biogéochimique a été rappelé. Les mécanismes de dégradation de la matière organique au sein des systèmes sédimentaires qui interconnectent ces différents cycles ont été précisés. L'étude de ces processus de dégradation apparaît donc comme indispensable à la compréhension de ces cycles.

Le **second chapitre** présentera les différents matériels et méthodes utilisés au cours de ce travail de thèse. Après avoir détaillé l'aire géographique où auront lieu la majorité des études présentées dans ces pages, à savoir la Manche Orientale, ce manuscrit s'attachera à présenter les différents outils d'étude des réactions biogéochimiques et de l'environnement biosédimentaire où elles se déroulent. Les différentes études réalisées dans le cadre de ce travail de thèse se sont déroulées entre les mois de mars 2003 et juin 2006. La chronologie exacte des ces travaux est reprise dans le Tableau I-II.

Tableau I-II : Tableau récapitulatif précisant la chronologie des différentes études.

	2003			2004			2005			2006		
	J	F	M	J	F	M	J	F	M	J	F	M
<i>variabilité spatiale en Manche Orientale</i>												
<i>dynamique annuelle dans les sédiments perméables</i>												
<i>variabilité à l'échelle du cycle de marée</i>												

La première question que l'on peut se poser lorsqu'on aborde l'étude d'un écosystème tel que la Manche Orientale concerne la variabilité spatiale des ces processus, compte tenu de la forte hétérogénéité des différentes entités composant ce littoral. Des éléments de réponses seront apportés au cours du **troisième chapitre** où il est notamment mis en relief un événement-clef affectant l'écosystème benthique en Manche Orientale, le bloom printanier de *Phaeocystis globosa*. La

réponse des systèmes sédimentaires face à ces forts apports en matière organique est également décrite.

Au vu de l'importance quantitative des sédiments sableux perméables au sein des zones intertidales, une attention toute particulière sera portée sur la description de l'évolution temporelle des processus de minéralisation au sein d'une plage sableuse exposée (Wimereux, France) dans le **quatrième chapitre** de ce manuscrit.

La diversité des forçages s'exerçant en zone intertidale rend nécessaire une approche multi-échelles des processus biogéochimiques. La variabilité des processus biogéochimique à l'échelle du cycle de marée a été investiguée au cours de deux études s'intéressant à l'oxygène dissous dans les sédiments superficiels et au comportement des stocks sédimentaires de composés dissous (ammonium, phosphate et silicate) lors du cycle de marée. Le **cinquième chapitre** présentera les résultats de ces études.

Le **sixième chapitre** conclura ce mémoire en comparant les processus de minéralisation mesurés au cours de ce travail aux travaux réalisés dans des environnements et des contextes écologiques similaires (blooms phytoplanctoniques notamment) puis replacera les données acquises durant ce travail de thèse dans un cadre plus large afin de mieux cerner l'importance des sédiments perméables.

Chapitre II :

Echantillonnage et méthodes d'analyses

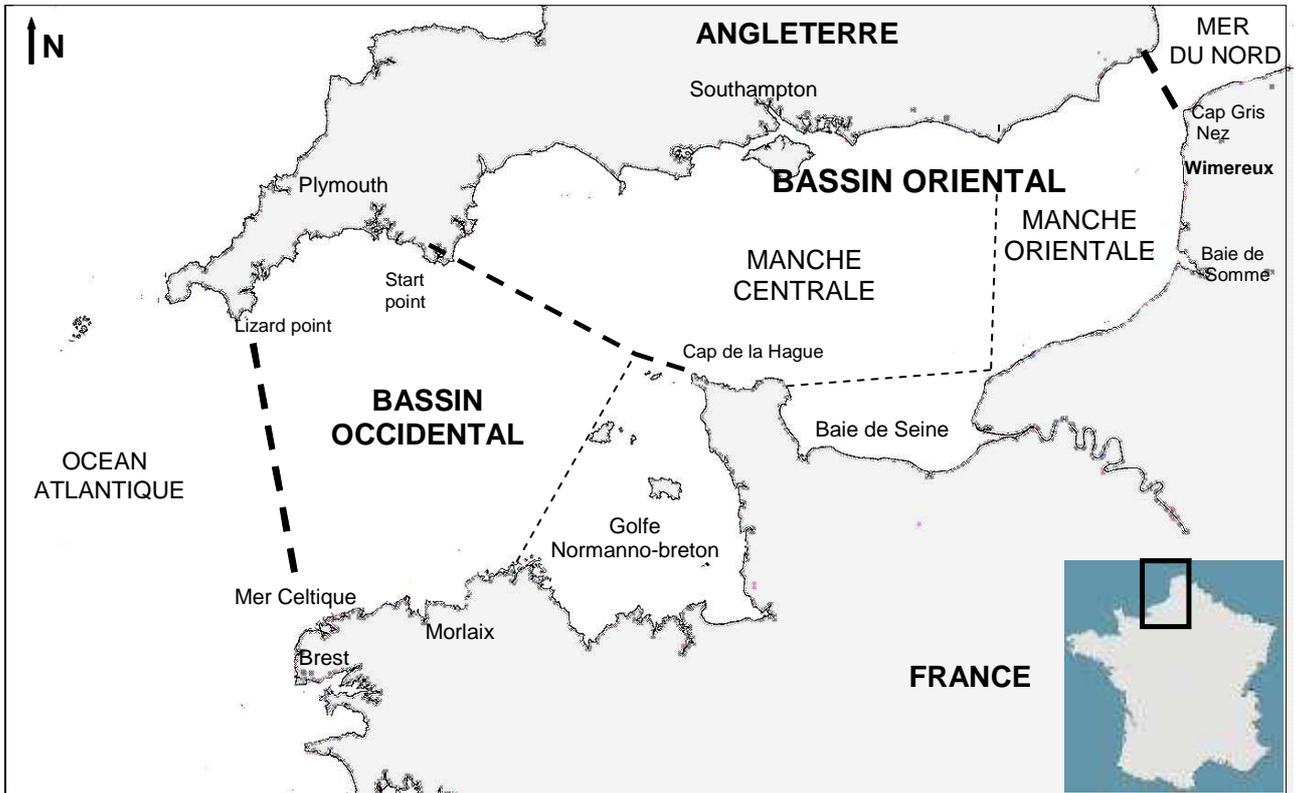


Figure II-1 : Localisation de la zone d'étude.

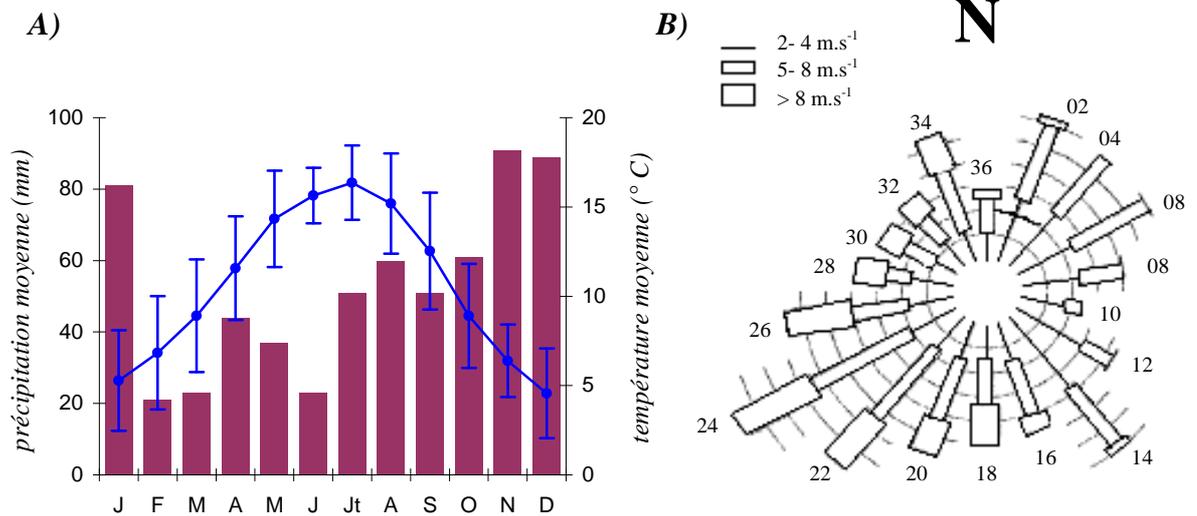


Figure II-2 : Contexte climatique de la Manche Orientale.

A) Evolution annuelle des températures et précipitations mensuelles (données Météo France).

B) Rose des vents calculée sur la période 1986/1995 au Cap Gris Nez (d'après Deboudt et al., 1999).

CHAPITRE 2

ECHANTILLONNAGES ET METHODES D'ANALYSE

I - LA MANCHE ORIENTALE, UN ENVIRONNEMENT COMPLEXE

1.1. Géographie générale et climatologie

La Manche est une mer épicontinentale dont la profondeur n'excède pas 175 m. Située entre le sud de la Grande-Bretagne et le nord-ouest de la France, elle assure le transit des masses d'eau entre l'Océan Atlantique et la Mer de Nord. La Manche est limitée à l'est par le détroit du Pas-de-Calais et s'étend à l'ouest jusqu'à une limite arbitraire avec la mer Celtique (tracée entre l'île Vierge et le cap Lizard). On a coutume de séparer la Manche en deux zones, le bassin occidental et le bassin oriental, la limite entre ces deux bassins étant généralement fixée comme une ligne imaginaire allant de Start Point au cap de la Hague (Figure II-1). La partie occidentale présente une côte fortement découpée le long du littoral breton où dominant les cotes rocheuses. La partie orientale de cette mer se caractérise par une alternance de grandes portions de plages sableuses (Basse Normandie, Picardie) et des falaises quelquefois très hautes, comme les falaises de craie du crétacé du pays de Caux en Haute Normandie et les falaises du Boulonnais, dans la région Nord-Pas-de-Calais (Castel *et al.*, 1997). Ce bassin oriental de la Manche est lui-même séparé en deux entités, la Manche Centrale et la Manche Orientale. La majeure partie des travaux décrits dans ce manuscrit prend place en Manche Orientale qui s'étend du Cap d'Antifer au Cap Griz-Nez.

La Manche Orientale bénéficie d'un climat de type océanique tempéré. Ce type de climat se caractérise par l'association d'une faible amplitude thermique et d'un total annuel des précipitations assez fort. L'évolution des températures moyennes de l'air présente un maximum en été compris entre 20 et 25 °C (juillet/août), et un minimum en hiver (février) compris entre 0 et 5 °C. Les précipitations moyennes annuelles sont de l'ordre de 800 à 1000 mm d'eau. Les précipitations mensuelles sont de l'ordre de 40 à 60 mm de février à août contre 70 à 90 mm entre septembre et janvier (statistiques de Météo France, calculées sur la période 1971-2000, Station de Boulogne-sur-mer) (Figure II-2 A).

Le régime océanique engendre des vents dominants de secteur ouest à sud-ouest, avec la présence marquée au printemps de vents de Nord. Les vents sont alors continentaux (Figure II-2 B). Leur régime est par ailleurs constant à l'échelle pluriannuelle. Le vent, outre la houle, génère également en surface un courant permanent dirigé approximativement dans la direction du vent. De proche en proche, les couches plus profondes de la mer sont atteintes et soumises à ce déplacement. L'épaisseur de cette couche appelée couche d'Eckman atteint en Manche l'épaisseur de 20 m (Garreau, 1997). Compte tenu de l'orientation générale Ouest-Est de la Manche, ce forçage atmosphérique est favorable à une intensification du déplacement des masses d'eau vers la mer du Nord.

1.2. Caractéristiques hydrodynamiques

La Manche Orientale est caractérisée par un régime marégraphique mégatidal de type semi-diurne dissymétrique. Le marnage dans le Pas-de-Calais est parmi les plus importants du monde et varie de plus de 9 m en période de Vives-Eaux à moins de 5 m en période de Mortes-Eaux (Dewez *et al.*, 1989 ; Garreau, 1997). L'intensité des courants augmente considérablement au niveau du détroit du Pas-de-Calais, zone d'étranglement entre la France et l'Angleterre où passent obligatoirement les eaux circulant de la Manche vers la Mer du Nord. Ils peuvent atteindre 120 à 150 cm.s⁻¹ en marée de vive-eau moyenne (Anonyme, 1988).

Ces courants de marée, induits par le déplacement vertical de la masse d'eau sont alternatifs et parallèles aux côtes, portant globalement vers le nord-est au moment du flot (courant lié au montant) et vers le sud-ouest au cours du jusant (courant lié au baissant). Le courant de flot débute en général 2 à 3 heures avant la marée haute et celui de jusant, 3 à 4 heures après la marée haute. Bien que d'une durée plus courte, le courant de flot est plus puissant que celui de jusant, renforçant ainsi la dérive littorale le long des côtes. Ces courants provenant d'une interaction entre les courants instantanés de marée, le forçage atmosphérique et les fonds faibles (< 50 m) sont à l'origine d'une homogénéisation verticale (absence de stratification) de la colonne d'eau tant à la côte qu'au large. La dérive résiduelle qui en résulte, d'une vitesse moyenne de 2,7 milles nautiques par jour (soit environ 4,9 km.j⁻¹ ; Pingree & Maddock, 1977) entraîne un déplacement de la masse d'eau de la Manche vers la Mer du Nord. Dans le détroit du Pas-de-Calais, le flux résiduel moyen annuel est ainsi estimé à 114000 m³.s⁻¹ (Salomon & Breton, 1993).

La zone côtière de la Manche Orientale est caractérisée par l'existence d'un gradient prononcé de la côte vers le large pour de nombreux paramètres hydrobiologiques tels que salinité,

densité, turbidité, concentration en sels nutritifs, phyto- et zooplancton (Brylinsky *et al.*, 1984). L'individualisation d'une masse d'eau côtière est due (et entretenue) aux nombreux apports fluviaux entre la baie de Seine et détroit du Pas-de-Calais (et notamment à ceux de la Somme, de la Canche et de l'Authie). La transition eaux côtières / eaux du large peut être caractérisée par une zone frontale. Celle-ci contribue à l'individualisation ponctuelle d'une masse d'eau côtière, nommée "Fleuve côtier" (Figure II-3).

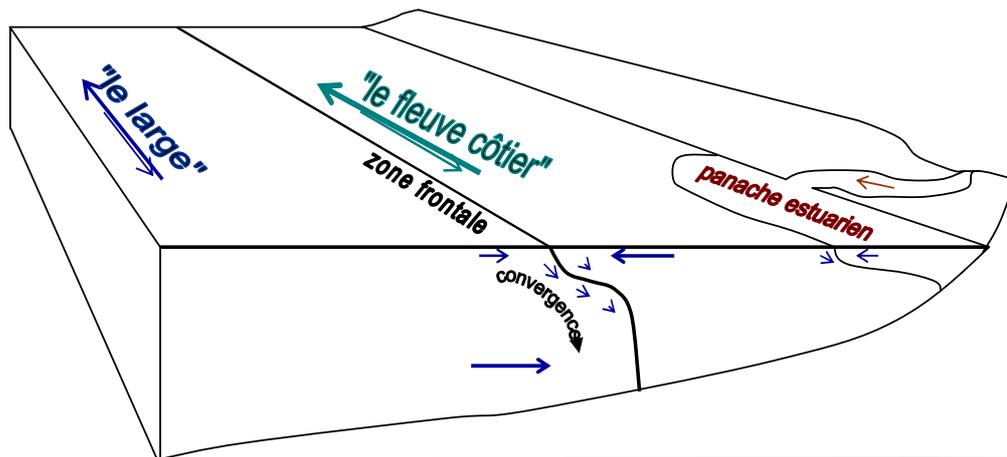


Figure II- 3 : Représentation schématique du fleuve côtier. La zone frontale séparant les eaux du large des eaux côtières fluctue dans le temps et l'espace en fonction de la marée. (d'après Brylinski *et al.*, 1991).

Celui-ci, large de 3 à 5 milles, dérive lentement vers la mer du Nord (cette dérive a pu être estimée entre 1,6 et 3,3 km par jour grâce à un marqueur biologique) et se caractérise par sa dessalure, sa turbidité, sa richesse en phytoplancton mais également sa teneur en polluants (Brylinski *et al.*, 1991). Le front entre ces deux masses d'eau est très instable et fluctue dans le temps et l'espace en fonction de la marée (Brylinski & Lagadeuc, 1990). Les eaux côtières qui bordent la frange littorale se caractérisent par une biomasse phytoplanctonique et une production primaire plus importante qu'au large (Brylinski *et al.*, 1984 ; Gentilhomme & Lizon, 1998 ; Lamy *et al.*, 2006).

1.3. La zone littorale

Le littoral français de la Manche Orientale, également nommé Côte d'Opale, possède une morphologie variée et originale imbriquant étroitement de vastes étendues dunaires, des estrans sableux, des côtes à falaises de calcaire, de grès ou de marne se poursuivant en mer par des estrans rocheux, des estuaires, des zones humides et des polders (Battiau-Queney *et al.*, 2003).

Bien que représentant une surface relativement faible à l'échelle de la Manche Orientale, les estuaires sont d'une importance écologique capitale puisqu'ils sont considérés comme étant parmi

les systèmes littoraux les plus productifs (Mc Lusky *et al.*, 1996). Le bassin oriental de la Manche est notamment caractérisé par la présence d'un vaste estuaire, celui de la Seine. Ce fleuve, avec un bassin versant drainant plus de 79000 km², où se concentre près du quart de la population française et où s'exerce 40 % de l'activité économique et agricole de la France (Mauvais *et al.*, 1995), apporte de nombreux polluants en Manche Orientale (Henry *et al.*, 2004). Plus au nord, en Manche Orientale, les quatre estuaires de la Cote d'Opale (Somme, Authie, Canche et Slack) ont une morphologie particulière et illustrent bien le modèle d'évolution proposé par Briquet (1930) : ce sont des **estuaires de types picards**. Ils correspondent à des fleuves au débit modeste (Tableau II-I) mais qui contribuent néanmoins à la formation du fleuve côtier évoqué plus haut.

Tableau II-I : Débits moyens annuels (en m³.s⁻¹) et longueur (en km) des principaux fleuves rencontrés dans la zone d'étude. La Seine est ajoutée à titre de comparaison.

<i>Nom</i>	<i>Débit (en m³.s⁻¹)</i>	<i>Longueur (km)</i>
<i>Slack</i>	0,6	20
<i>Wimereux</i>	1,05	21
<i>Liane</i>	1,81	36
<i>Authie</i>	12,4	103
<i>Canche</i>	15,1	88
<i>Somme</i>	35	245
<i>Seine</i>	503	776

Outre les zones estuariennes, on distingue deux types d'estrans selon la nature du substrat : les estrans sableux et les estrans rocheux. En général, les estrans rocheux poursuivent en mer les zones de falaises. La faune et la flore y sont très abondantes et diversifiées.

Les estrans sableux sont quasiment dépourvus de toute vie macrovégétale et abritent une faune nettement moins diversifiée que les estrans rocheux. La répartition des organismes peuplant ces sables est principalement conditionnée, en plus de la durée d'émersion, par le degré d'imbibition ou d'humectation du sédiment. Salvat (1967) a ainsi établi une zonation verticale de l'estran reposant sur les conditions hydrodynamiques interstitielles et distingue quatre zones essentielles sur un estran semi-abrité ou battu (Figure II-4) :

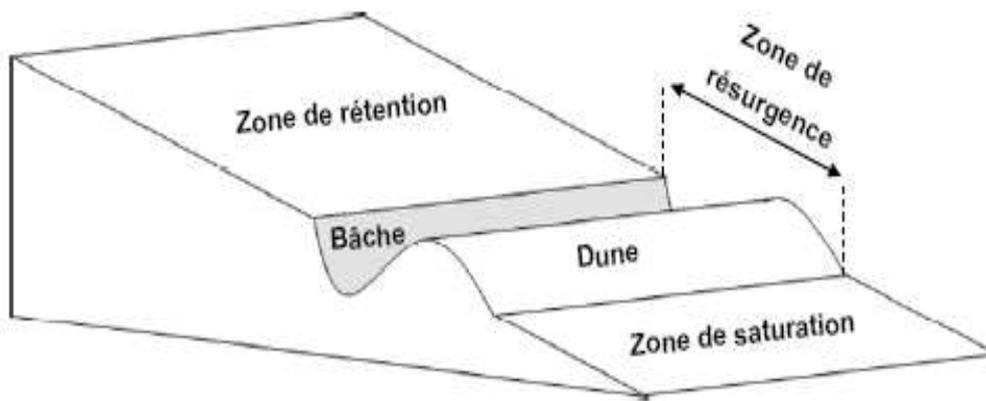


Figure II-4 : Représentation schématique de la zonation verticale d'un estran sableux selon le modèle de Salvat (1967) (d'après Spilmont, 2004).

- une **zone de sable sec**, exceptionnellement atteinte par l'eau de mer et dont le sédiment perd jusqu'à son eau de rétention en période de mortes-eaux.
- une **zone de rétention** où le sédiment perd, à chaque marée basse, son eau de gravité mais conserve son eau de rétention ; les sédiments y sont continuellement drainés par une eau d'infiltration durant toute la durée de leur immersion.
- une **zone de résurgence**, siège d'une intense circulation de l'eau interstitielle. On y distingue deux structures en équilibre hydrodynamique : la **bâche** et la **dune hydraulique**. Cette zone est recouverte à chaque marée.
- une **zone de saturation** dans laquelle la circulation de l'eau est bien moins rapide en raison de la proximité du niveau des basses mer. Cette zone n'est généralement découverte qu'en période de vives-eaux.

II - UN CONTEXTE PARTICULIER : LE BLOOM DE PHAEOCYSTIS GLOBOSA

Premier maillon du réseau trophique pélagique, producteur de carbone et acteur privilégié de la photosynthèse, le compartiment phytoplanctonique joue un rôle capital au sein de ces écosystèmes. La dynamique saisonnière du compartiment planctonique est caractérisée dans de nombreux écosystèmes par une courte période printanière fortement productive, au cours de laquelle différents assemblages phytoplanctoniques se succèdent (Gentilhomme & Lizon, 1998 ; Frontier *et al.*, 2004). Cette période d'efflorescence algale (ou *bloom* en anglais) voit les abondances phytoplanctoniques augmenter considérablement (on considère généralement le seuil de l'efflorescence algale à 10000 cellules par millilitre – Schapira, 2005).

Outre les caractéristiques particulières découlant du forçage hydrodynamique particulièrement important dans le secteur Manche-Mer du Nord, la Manche Orientale se caractérise par l'occurrence d'épisodes de prolifération phytoplanctonique particulièrement marqués (Brunet *et al.*, 1996 ; Brylinski *et al.*, 1996 ; Breton, 2000). Le littoral Nord/Pas-de-Calais montre en effet de nombreux signes de dysfonctionnement de l'écosystème reliés (à tort ou à raison) aux activités anthropiques le long des côtes. Ces signes extérieurs sont le plus souvent identifiés comme un envahissement de certaines espèces, tant végétales qu'animales, et constituent une gêne pour les utilisateurs du littoral. Parmi ces espèces envahissantes, la prymnesyophycée *Phaeocystis globosa* montre une prolifération régulière connue.

2.1. Le genre *Phaeocystis* sp.

Phaeocystis est un genre connu pour ses capacités de prolifération sur les côtes anglaises de la Manche (Jones, 1989) mais également en Mer du Nord (Lancelot *et al.*, 1987, Cadée & Hegeman, 2002). Ce phénomène est également observé sur la côte du Nord/Pas-de-Calais chaque année (Gentilhomme & Lizon, 1998). Toutefois il faut noter ici que l'intensité des proliférations n'est pas comparable entre ces deux zones, les côtes belges et néerlandaises étant nettement plus impactées que la Manche Orientale. Contrairement à beaucoup d'idées reçues, ces proliférations ne sont pas un phénomène récent lié à l'intensification des pollutions anthropiques. Des études bibliographiques ont montré qu'on trouve la trace de ces phénomènes depuis 1872 (Cadée & Hegeman, 2002). Son apparition sur le littoral de la Côte d'Opale semble toutefois plus récente, autour de la fin des années 1970 (Schmitt, *comm. pers.*).

La taxonomie précise de l'espèce impliquée dans ces floraisons printanières a longtemps été discutée. Au sein du genre *Phaeocystis*, six espèces ont été décrites à ce jour : *P. globosa* Scherffel (1900), *P. pouchetti* Lagerheim (1896), *P. antarctica* Karsten (1905), *P. scrobiculata*, *P. cordata* et *P. jahnii* (Moestrup, 1979) (Zingone *et al.*, 1999). Durant de nombreuses années, l'une des interrogations de la communauté scientifique était de savoir quelle espèce de *Phaeocystis* était impliquée dans les phénomènes de proliférations. Des travaux de microscopie électronique récents tendent à attribuer les blooms printaniers récurrent en Manche Orientale à l'espèce *P. globosa* (Schapira, 2005) présentée en Figure II-5.

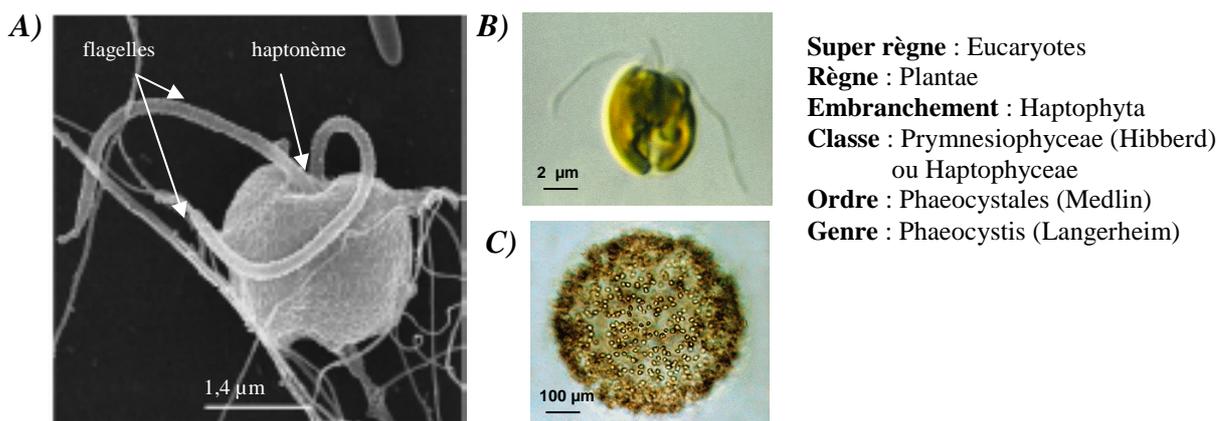


Figure II-5 : Taxonomie de *Phaeocystis globosa* et clichés microscopiques.

A) cellules isolées en microscopie électronique montrant la présence de deux flagelles et d'un haptonème caractéristique de la classe (d'après Antajan *et al.*, 2004).

B) et C) formes solitaire et coloniale observées en microscopie optique (<http://www.biol.tsukuba.ac.jp>).

2.2. Le cycle de vie de *Phaeocystis globosa*

Phaeocystis globosa fait partie des rares espèces phytoplanctoniques montrant une alternance entre des formes unicellulaires libres (taille < 10 µm) et des colonies gélatineuses (taille pouvant atteindre quelques mm), ces formes évoluant suivant un cycle de vie complexe (Rousseau *et al.*, 1994) illustré par la Figure II-6. Les colonies gélatineuses sont formées de cellules agrégées dans un mucus constitué de chaînes de polysaccharides et de sels de calcium et de magnésium (Boekel, 1992) et montrent différentes formes évolutives au cours du bloom printanier (Lancelot & Rousseau, 1994).

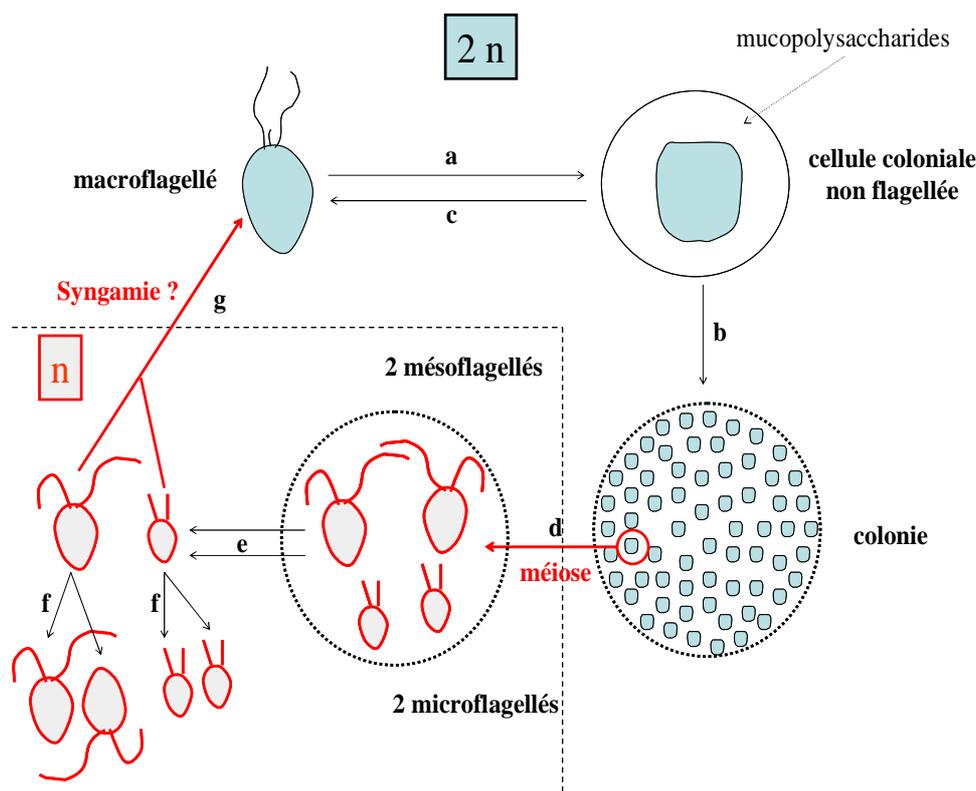


Figure II-6 : Cycle de vie de *P. globosa* proposé par Peperzak et al. (2000), adapté d'après Schapira (2005). Phase diploïde en bleu et phase haploïde en gris. Une cellule non flagellée de type coloniale, formée à partir d'un macroflagellé (a), serait à l'origine de la formation d'une colonie (b). Le processus inverse pourrait être à l'origine de la formation d'un nouveau macroflagellé diploïde (c). Sous certaines conditions, deux types de cellules flagellées haploïdes, formées par méiose à partir d'une cellule coloniale (d) et libérées de la colonie (e) pourraient soit se multiplier par reproduction végétative (f) soit former un nouveau macroflagellé diploïde par syngamie (g).

L'un des aspects le plus spectaculaire des floraisons printanières est l'accumulation de mousse verdâtre et malodorante en laisse de mer observée sur le littoral (Figure II-7), phénomène connu sous la dénomination locale de "vert de mai" (le mois de mai marquant en général l'apparition de ces dépôts).

La cause de la formation de ces dépôts réside dans le fait qu'une grande partie de la production primaire lors des blooms se fait sous forme de matériel mucilagineux. La rupture des colonies en fin de bloom entraîne une libération de ce mucus qui va former dans le milieu une émulsion, notamment à la faveur d'épisodes de tempêtes (Riegman & Van Boekel, 1996 ; Hamm, 2000). Malgré un aspect esthétique désagréable, ce phénomène ne semble pas provoquer de réelles nuisances le long des côtes de Manche Orientale (Ifremer, 2005) à la différence des côtes de la Mer du Nord où ces dépôts peuvent parfois s'accompagner de pertes financières importantes pour les activités conchylicoles.



Figure II-7: Dépôts de mousse le long de la digue de Wimereux, juin 2004 (Photos M. Schapira).

D'une manière plus générale, au niveau de l'écosystème, la dominance de cette forme algale sur les autres groupes semble avoir des conséquences négatives sur les niveaux trophiques supérieurs (Lancelot & Rousseau, 1994) ainsi qu'au niveau de la boucle microbienne (Billen & Fontigny, 1987 ; Weisse & Scheffel-Möser, 1990). Enfin, signalons que *P. globosa* a également été identifiée comme une source planctonique importante de gaz atmosphérique. Ces algues produisent des composés soufrés réduits parmi lesquels le diméthylsulfide (DMS) qui est émis dans l'atmosphère et qui s'avère avoir des conséquences sur l'acidité des eaux de pluie et d'une manière plus générale, sur la régulation climatique globale (Lancelot *et al.*, 1994).

2.3. Dynamique du bloom printanier

De nombreux travaux montrent la relation existant entre ces phénomènes et les apports extérieurs en sels nutritifs. Cadée & Hegeman (1991) et Riegman *et al.* (1990) montrent que les fortes concentrations de nitrates dans le milieu pourraient être à l'origine de l'initiation du bloom de *P. globosa*. Des travaux en culture montrent clairement que la forme unicellulaire libre est plus compétitive que la forme coloniale dans une eau limitée en ammonium et phosphates, alors que la forme coloniale est plus compétitive dans une eau riche en nitrates (Riegman *et al.*, 1992). Rahm *et al.* (1995) mesurent des taux d'absorption des nitrates extrêmement forts pendant cette période et suspectent une initiation de ce bloom liée aux modifications du rapport N/P.

Le bloom de *P. globosa* survient toujours après un bloom de diatomées. Lorsque les conditions du milieu sont limitantes en azote et phosphore, les diatomées présentent un avantage compétitif sur les *Phaeocystis* par leur meilleure capacité à absorber ces deux nutriments. Leur

croissance va entraîner une diminution des teneurs en azote de la colonne d'eau et dans une plus grande mesure celle de la silice et du phosphore (Jahnke, 1989) entraînant une augmentation du ratio N/P. Lorsque les diatomées, par leur croissance, entraînent une diminution des concentrations en silice, les conditions idéales pour le développement de *P. globosa* sont réunies (Van Bennekom *et al.*, 1975). Ajoutons également que ces microalgues auraient besoin de température plus élevées et d'une plus grande intensité lumineuse que les diatomées (Veldhuis *et al.*, 1986) ce qui expliquerait leur bloom plus tardif dans la saison.

La prépondérance de *P. globosa* peut être mise en relation avec leur passage par un stade colonial. Cette formation particulière possède une densité proche de l'eau dans laquelle elle baigne, ce qui permet aux cellules d'éviter la sédimentation (Lancelot & Rousseau, 1994). Par ailleurs, la nature même du mucus permettrait la séquestration de nutriments et d'éléments traces (du manganèse et probablement du fer). Enfin la structure de la colonie permettrait de réduire la prédation exercée par le zooplancton (Dutz *et al.*, 2005). La fin du bloom se traduit par un déficit important de la colonne d'eau en sels nutritifs. La communauté phytoplanctonique subit alors de profonds changements avec notamment l'apparition d'espèces de petites tailles (telles que *Dactyliosolen fragilissimus*, *Leptocylindrus danicus* et *Guinardia delicatula*). Ces modifications de structure de la communauté traduisent une adaptation aux plus faibles concentrations en sels nutritifs. Les mois estivaux peuvent également voir se produire des poussées phytoplanctoniques secondaires de moindre intensité. Ces floraisons estivales résulteraient d'une augmentation de teneurs en sels nutritifs du milieu sous l'effet notamment de la reminéralisation benthique de la matière organique suite au déclin du bloom de *P. globosa* (Del-Amo *et al.*, 1997 ; Auby *et al.*, 1997 ; Riou, 1999).

III - METHODES DE MESURES DES FLUX A L'INTERFACE EAU- SEDIMENT

Apportés aux océans par les fleuves ou l'atmosphère, la plupart des éléments chimiques, poursuivent leur cycle biogéochimique au sein des systèmes sédimentaires par le processus de sédimentation en zone côtière. Lors de leur intégration dans la colonne sédimentaire, certains des éléments associés à la fraction particulaire peuvent être solubilisés lors des processus de diagenèse précoce. Les gradients de concentration résultant de ces réactions diagénétiques, ainsi que les mécanismes de transport d'origine physique et/ou biologique, sont responsables des échanges verticaux à l'interface eau-sédiment.

Il existe de nombreuses méthodes de mesure des flux de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment que l'on classe généralement en deux catégories, **les méthodes "directes"** qui consistent à mesurer le changement de concentration des substances dissoutes confinées dans un volume connu d'eau surnageante, et en contact avec une surface connue de sédiment et **les méthodes "indirectes"** qui reposent sur la mesure de gradients verticaux de substances dissoutes.

3.1. Méthode directe

a) La méthode d'incubation de carottes

Pour les sédiments situés à faible profondeur, la méthode la plus simple pour mesurer les flux d'échange de façon directe consiste à déposer sur le sédiment des chambres à incubation couramment dénommées chambres benthiques (Pamatmat, 1965 ; Clavier *et al.*, 1994). De telles mesures *in situ* de flux à l'interface eau-sédiment sont bien évidemment préférables aux approches expérimentales. Cependant la mise en oeuvre de chambres benthiques pose souvent problème dans les zones profondes, où le déploiement de ces chambres s'accompagne d'un coût financier important, comme dans les zones intertidales soumises à un hydrodynamisme intense qui complique l'installation d'un dispositif de mesure *in situ*. Une solution alternative est le prélèvement de carottes de sédiment avec de l'eau surnageante, qui sont ensuite scellées hermétiquement, et placées en incubation.

b) *Le mode de prélèvement*

La limite entre la couche superficielle du sédiment et de la colonne d'eau est une zone de transferts majeurs, c'est aussi une zone de réactions intenses de minéralisation de la matière organique. En conséquence, les gradients de concentration de nombreuses substances dissoutes et particulaires organiques y sont très élevés, par rapport à ceux observés couramment dans la colonne d'eau et en profondeur dans la colonne sédimentaire (Meyer-Reil, 1994). Ces gradients sont généralement maximaux dans les couches superficielles du sédiment. Le mode d'échantillonnage est donc crucial pour l'étude de l'interface eau-sédiment car une faible perturbation au niveau de l'interface ou un mélange de couches initialement superposées peut conduire à une modification de concentration d'un soluté dans des proportions importantes, introduisant un biais dans les résultats. Les prélèvements sont effectués à l'aide d'un tube en plexiglas de 35 cm de longueur, biseauté à son extrémité, qui est enfoncé verticalement sur une profondeur d'environ 20 cm tout en veillant à ne pas remettre en suspension la surface du sédiment. Cette opération est réalisée en fin de marée descendante dans une hauteur d'eau d'environ 20 cm afin de prélever directement le sédiment et l'eau surnageante. En effet, le fait de prélever le sédiment à l'émersion puis d'y ajouter de l'eau introduirait une étape supplémentaire et donc augmente le risque de perturber les sédiments superficiels. La colonne sédimentaire est brisée à sa base inférieure et les extrémités du tube sont scellées hermétiquement par des bouchons en P.V.C.

Les tubes de prélèvement ont un diamètre important (15 cm) afin de minimiser l'effet de paroi. En effet, lorsqu'une carotte est enfoncée dans le sédiment, les particules directement en contact avec la surface interne du tube de prélèvement sont entraînées en profondeur en raison du frottement, ce qui témoigne de la présence d'échanges à proximité de la surface de contact. Ces échanges pourraient augmenter les valeurs dans le calcul des flux diffusifs. L'impact de cet "effet de paroi" augmente proportionnellement au rapport surface de contact sédiment/tube. Ce rapport diminue de 0,68 à 0,4 puis 0,27 pour des tubes de diamètre 6, 10 et 15 cm respectivement (Denis, 1999). Simultanément au carottage, on prélève environ 12 l d'eau de mer sur le site à l'aide d'une poche en plastique souple. Les carottes sont ramenées rapidement au laboratoire où elles feront l'objet d'une incubation à l'obscurité et à la température mesurée *in situ* dans l'eau de fond à l'aide d'un thermomètre à pénétration (précision +/- 0,1 °C).

c) Le dispositif d'incubation

Les carottes de sédiment sont rapidement scellées à leur extrémité supérieure par une plaque de plexiglas munie d'un joint torique dont l'écrasement assure l'étanchéité du système. Un système de purge situé sur le haut dans la plaque va permettre le dégagement des bulles d'air et un orifice permet d'insérer un bouchon en caoutchouc munis de deux connexions, l'une permettant le prélèvement et l'autre l'arrivée de l'eau de fond provenant de la nourrice (Figure II-8). Un système d'agitation disposé en haut des carottes permet l'homogénéisation de l'eau contenue dans la carotte et empêche la formation de gradient de concentration (Cowan *et al.*, 1996) (Figure II-9). Un système d'agitation est également employé dans la nourrice d'eau de fond. Les flux d'oxygène et de sels nutritifs sont généralement calculés à partir de prélèvements réguliers d'eau surnageante qui est ensuite analysée (Conley *et al.*, 1997 ; Mortimer *et al.*, 1999 ; Denis & Grenz, 2003). Ainsi, des prélèvements de 120 ml sont effectués toutes les 3 h dans l'eau surnageante de chacune des carottes et simultanément dans la nourrice d'eau de fond à l'aide d'une seringue. Chacune des carottes étant connectée par des tubulures à la nourrice, tout prélèvement d'eau surnageante dans une carotte sera remplacé par un volume équivalent d'eau provenant de la nourrice. La compensation de la perte de volume de la nourrice par son écrasement évite tout contact entre l'eau de fond et l'air.

Sur les 120 ml prélevés, 30 ml sont introduits par débordement dans une fiole jaugée pour le dosage immédiat de l'oxygène. Le volume restant est filtré sur fibre de verre ; 20 ml sont réservés pour le dosage de l'ammonium, le reste est congelé à -20 °C pour le dosage ultérieur des autres sels nutritifs. Lors des prélèvements, l'exposition des échantillons à la lumière est limitée afin de réduire les processus de photo-production. La durée totale de l'incubation est de 24 h pour permettre la prise en compte d'éventuels cycles journaliers.

d) Calcul du flux total

Les flux totaux à l'interface eau-sédiment sont déterminés par différence entre l'évolution temporelle de la concentration en substances dissoutes d'un volume d'eau de fond placé en incubation (la "nourrice") et l'évolution de ces concentrations dans l'eau surnageante de chaque carotte.

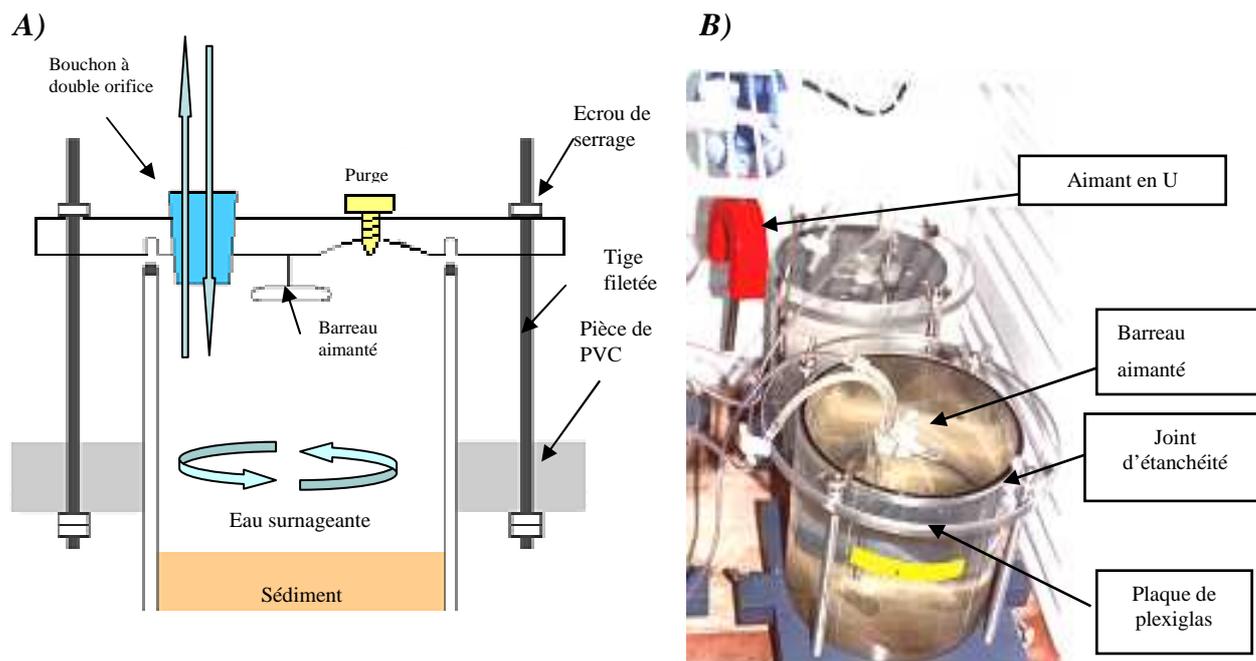


Figure II-8 : *Détail du système de fixation hermétique de la plaque supérieure sur le haut de la carotte.*
 A) *Coupe longitudinale du tube de prélèvement (modifié d'après Denis, 1999).*
 B) *Photographie du système de fermeture (Photo L. Denis).*

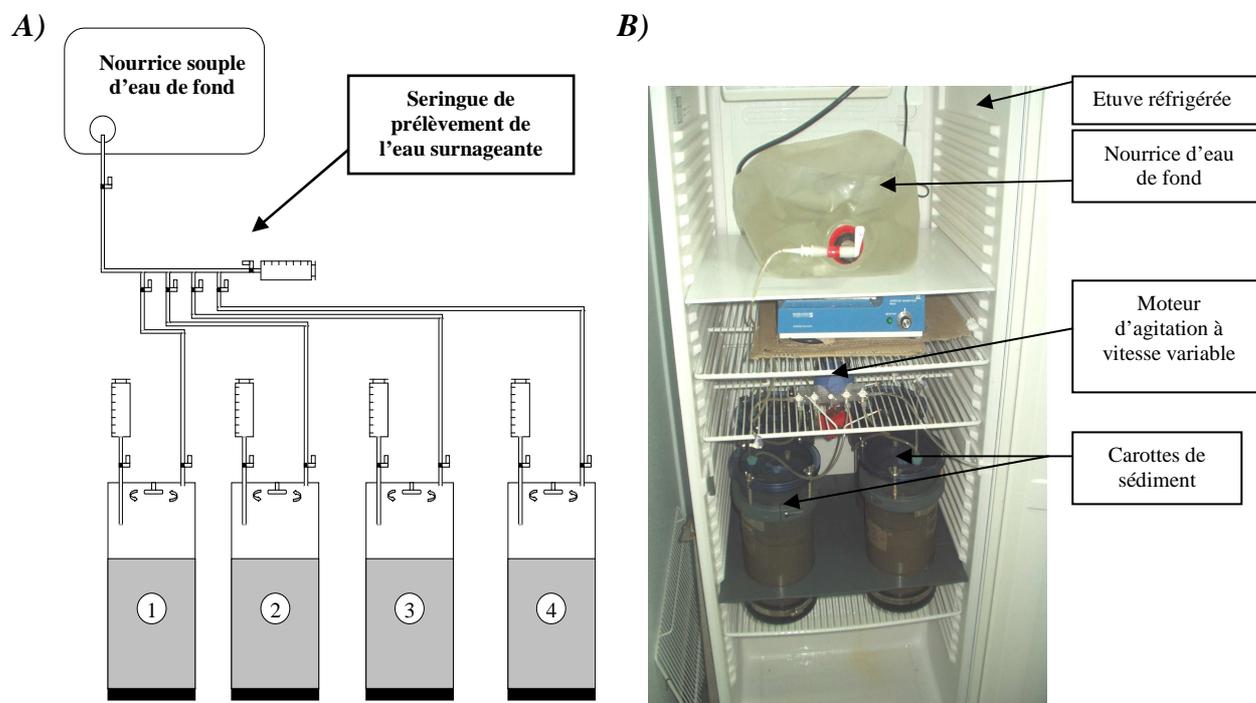


Figure II-9 : *Dispositif expérimental d'incubation (d'après Denis & Grenz, 2001).*
 A) *Représentation schématique du dispositif d'incubation.*
 B) *Vue d'ensemble (Photo M. Rauch).*

On utilise la formule suivante :

$$\text{Flux} = \left(\frac{\Delta C}{\Delta t} \right)_{\text{Carotte}} - \left(\frac{\Delta C}{\Delta t} \right)_{\text{Nourrice}} \times \text{Hauteur d'eau} \times 1000$$

Ce flux est exprimé en $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, les concentrations C en $\mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$, le temps en h et la hauteur d'eau en m. Par convention un flux négatif est dirigé vers le sédiment tandis qu'un flux positif est dirigé vers la colonne d'eau. Le volume d'eau surnageante est un paramètre important intervenant dans le calcul de flux. Celui-ci sera calculé après avoir mesuré la hauteur d'eau contenue dans chaque carotte. Cette hauteur est prise en quatre points pour une estimation prenant en compte les reliefs de la surface du sédiment.

Lors de chaque échantillonnage, 120 ml d'eau surnageante sont prélevés dans chaque carotte et remplacés par le même volume d'eau contenu dans la nourrice. Cet apport entraîne soit une dilution (si $[C]_{\text{nourrice}} < [C]_{\text{carotte}}$) soit une augmentation de la concentration dans l'eau surnageante (si $[C]_{\text{nourrice}} > [C]_{\text{carotte}}$) qui est intégrée dans le calcul de flux. Lorsque l'évolution des concentrations dans l'eau de fond est linéaire ($P < 0,05$), la pente obtenue permet de corriger l'évolution des concentrations dans l'eau surnageante contenue dans la carotte. Si la relation n'est pas linéaire, les valeurs moyennes des concentrations dans l'eau de fond permettront de faire la correction.

3.2. Méthode indirecte

Ces méthodes indirectes reposent sur les mesures de gradient qui peuvent être effectuées soit en insérant dans le sédiment une électrode sensible à la concentration d'un ion ou d'une substance, soit par extraction puis analyse de l'eau interstitielle. L'utilisation de telles méthodes a l'avantage de fournir une valeur moyenne car on considère généralement que le sédiment est à l'état stable du point de vue diagénétique (Boudreau, 1997).

a) Microélectrodes à oxygène

Les électrodes utilisées pour la mesure de profils d'oxygène dans le sédiment sont de type Clark Unisense Ox100 (Revsbech, 1989). Le diamètre de tête de l'électrode est de 100 μm et le temps de réponse rapide, de l'ordre de 95 % de réponse en 5 s. La résolution de ce type de capteur peut atteindre quelques dizaines de micromètres et présente l'avantage d'être non destructrice. Préalablement à toute série de mesure, un étalonnage de chaque microélectrode permet de convertir les intensités électriques mesurées (en pico-ampères) en concentration en oxygène (en

$\mu\text{mol.l}^{-1}$). L'ensemble du dispositif expérimental est représenté en Figure II-10. Il se compose d'un micromanipulateur motorisé (Unisense MM33-M), d'une microélectrode à oxygène Ox100 et d'un pico-ampèremètre (Unisense PA2000). L'acquisition automatique des données et le contrôle du système de descente de la microélectrode dans le sédiment sont assurés par un ordinateur équipé du logiciel Profix[®] (Pyro-imagination).

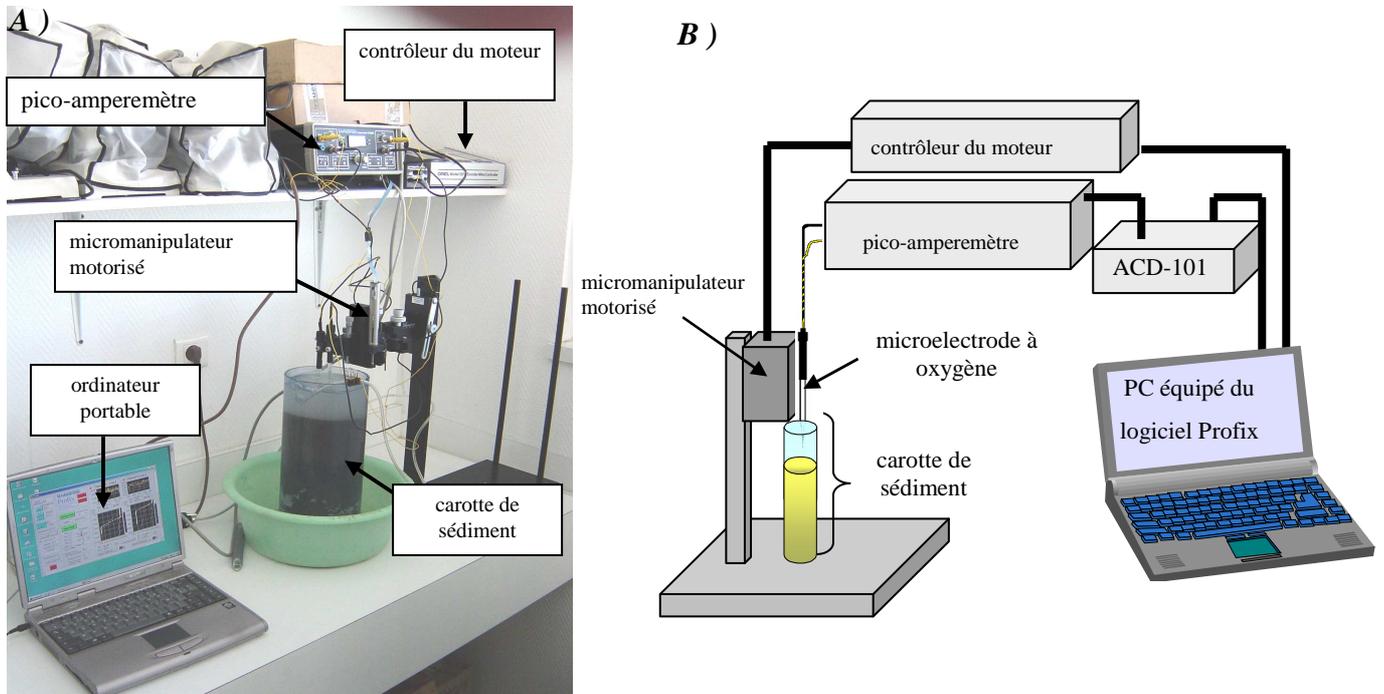


Figure II-10 : Dispositif de mesure de microprofils d'oxygène.
 A) Photographie du dispositif de mesure complet.
 B) Schéma des différents éléments du dispositif.
 C) Interface du logiciel Profix[®].

Ce dispositif permet l'acquisition rapide et simple de profils d'oxygène avec une résolution verticale variable. Il est possible d'augmenter la résolution verticale dans des sédiments vaseux qui sont anoxiques dès quelques centaines de μm en dessous de l'interface eau-sédiment, afin de disposer de suffisamment de points dans le gradient vertical pour permettre un calcul correct du flux diffusif. Au contraire, dans des sédiments plus perméables, le profil doit être effectué plus rapidement pour éviter toute réoxygénation des sédiments superficiels, et une résolution de $200 \mu\text{m}$ est suffisante en raison de gradients moins abrupts.

b) Découpes de carotte de sédiment

A la fin de l'incubation, un sous échantillonnage est réalisé à l'aide de 6 carottes de 2,6 cm de diamètre. Diverses méthodes permettent ensuite l'extraction de l'eau interstitielle : échantillonnage latéral à l'aide d'une seringue (Jahnke, 1988), compression du sédiment (Bender *et al.*, 1987 ; Martin *et al.*, 1991) mais le plus souvent cette extraction se réalise par centrifugation des tranches de sédiment (Covelli *et al.*, 1999 ; Hancock *et al.*, 2000 ; Denis & Grenz , 2003). Dans cette étude, quatre sous-carottes sont sélectionnées aléatoirement et font l'objet d'un découpage par sections de 1 cm de hauteur jusqu'à une profondeur de 10 centimètres grâce à une bague transparente. Ce sous-échantillonnage permet la réalisation de profils de concentrations en sels nutritifs dans l'eau interstitielle. Afin d'obtenir des volumes suffisants d'eau interstitielle, plusieurs sections provenant des sous-échantillons d'une même carotte ont été groupées avant l'extraction par centrifugation à $3000 \text{ tours} \cdot \text{min}^{-1}$ et $4 \text{ }^\circ\text{C}$ durant 15 min. Le sédiment restant ainsi que le refus de centrifugation sont réservés pour la détermination ultérieure de la macrofaune présente dans la carotte.

c) Calcul des flux diffusifs

Lorsqu'une propriété évolue selon la verticale, un gradient de concentration s'établit. Le flux diffusif qui en résulte est proportionnel au gradient de concentration dC/dz . La diffusion s'exprime alors selon la 1^{ère} Loi de Fick qui fait intervenir un coefficient de diffusion D , fonction de la température et de l'élément considéré selon la formulation suivante :

$$J = D \times (dC/dz)_{z=0}$$

La première loi de Fick a initialement été élaborée pour des solutions diluées. Dans les sédiments, il faut tenir compte de la présence des particules qui retarde la diffusion. La loi de Fick est modifiée en tenant compte notamment de la déviation par rapport au chemin direct (notion de tortuosité). On va donc devoir remplacer le coefficient de diffusion D par un terme

D_{sed} qui tient compte de la nature du sédiment. On aboutira ainsi à la formulation proposée par Berner (1980) :

$$J = \varphi \times D_{sed} \times (dC/dz)_{z=0}$$

avec J : Flux diffusif à l'interface eau-sédiment exprimé en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$,
 φ : Porosité du sédiment,
 D_{sed} : Coefficient de diffusion du soluté,
 $(dC/dz)_{z=0}$: Dérivée de la concentration des substances dissoutes (C) en fonction de la profondeur (z) à l'interface eau-sédiment.

Le gradient à l'interface eau sédiment est un paramètre essentiel du calcul de flux diffusif. Le type d'ajustement effectué pour calculer cette dérivée sera différent d'un sel nutritif à l'autre car il est fonction de l'allure des profils obtenus dans l'eau interstitielle. Dans le cas d'augmentation linéaire, le gradient correspondra à la pente de la régression linéaire (cas de l'ammonium et des silicates). Les profils montrant des pics de concentration suivi d'une décroissance (nitrates, nitrites et phosphates) seront ajustés selon la formulation suivante :

$$C_z = C_{max} + (C_{surf} - C_{max}) \times \exp(-C_{coef} \times z) - (Coeff_{neg} \times z)$$

Avec C_{max} : concentration maximale,
 C_{surf} : concentration à proximité de l'interface eau-sédiment,
 C_{coef} : coefficient de décroissance exponentielle de la concentration,
 Coeff. neg : paramètre rendant compte de la diminution linéaire en profondeur

La dérivée de cette équation donne la pente utilisée pour le calcul du flux diffusif.

Le coefficient de diffusion du soluté D_{sed} dépend de la vitesse de diffusion moléculaire Dm à la température mesurée *in situ* et de la tortuosité θ , paramètre représentant la nature plus ou moins compacte du sédiment selon la formulation :

$$D_{sed} = Dm / \theta^2$$

La tortuosité θ est le plus souvent estimée à partir de la porosité. Plusieurs formulations ont été répertoriées par Boudreau (1997) parmi lesquelles la loi d'Archie qui s'exprime comme suit :

$$\theta^2 = \varphi^{(1-m)}$$

Cette loi d'Archie est ici appliquée avec un coefficient $m = 2$ pour des sédiments sablo-vaseux ou vaseux (si $\varphi < 0,7$) et $m = 2,5$ à 3 si ($\varphi > 0,7$) (Ulmann & Aller, 1982).

D_m correspond au coefficient de diffusion moléculaire (en $\text{cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$) et peut être calculé de la manière suivante :

$$D_m = D_0 + (a \times t)$$

Où D_0 est le coefficients de diffusion moléculaire pour une température de 0 °C,
 t est la température (°C) mesurée in situ dans l'eau de fond,
 a est le coefficient spécifique de l'ion considéré.

Les valeurs de D_0 et de a (adaptées de Boudreau (1997), Soetaert *et al.*(1996a) et basées sur les données de Li & Grégory (1974)) sont présentées dans le Tableau II-II.

Tableau II-II : Coefficients de diffusion moléculaire pour une température de 0 °C (D_0) et coefficients caractéristiques (a) utilisés pour le calcul des flux diffusifs. Les valeurs proposées sont issues de Boudreau (1997) pour les espèces azotées et les phosphates, de Soetaert *et al.* (1996) pour l'oxygène et recalculés d'après Schink & Guinasso (1977) et Denis (1999) pour les silicates.

	D_0 ($10^{-6} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$)	a ($10^{-6} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{°C}^{-1}$)
O ₂	11,05	0,447
NH ₄ ⁺	9,5	0,413
NO ₃ ⁻	9,5	0,388
NO ₂ ⁻	10,3	0,331
HPO ₄ ²⁻	3,26	0,177
Si(OH) ₄	1,372	0,455

IV- ANALYSES CHIMIQUES

4.1. Dosage de l'oxygène dissous

Malgré le développement des électrodes à oxygène (électrode cathodique ou voltamétrique), la méthode chimique classique reste encore une méthode de référence. L'oxygène dissous de l'eau de fond est dosé par la **méthode de Winkler** optimisée par Carritt & Carpenter (1966) et adaptée ici à de faibles volumes d'échantillons. D'après Strickland & Parson (1972), cette méthode est applicable dans un domaine de concentrations très étendues et convient parfaitement au dosage de l'oxygène dissous des eaux de fond. En pratiquant cette méthode avec un maximum de précautions, Murray & Riley (1969) ont obtenu une précision de $\pm 0,1$ %. L'analyse a été effectuée à l'aide d'un titrateur automatique Metrohm[®] muni d'un agitateur magnétique.

4.2. Dosage des sels nutritifs

Les éléments nutritifs, dosés dans le cadre de notre étude (N, P et Si) se présentent dans le milieu aquatique sous plusieurs formes minérales. Pour le phosphore, nous désignons par le terme *phosphates* toutes les formes d'orthophosphates présentes. Pour l'azote, nous distinguons les différents degrés d'oxydation : nitrates (NO_3^-), nitrites (NO_2^-) et azote ammoniacal (NH_4^+).

a) *Dosage de l'ammonium (NH_4^+)*

Le dosage se fait manuellement en raison de la grande instabilité de cet ion en solution et de la cinétique de la réaction qui nécessite au moins 6 à 8 h pour être totale (Koroleff, 1969). En milieu alcalin ($8 < \text{pH} < 11,5$), l'ammoniac dissous réagit avec l'hypochlorite de sodium pour former une monochloramine. En présence de phénol et en milieu oxydant (excès d'hypochlorite), ce composé donne lieu à la formation de bleu d'indophénol. A 20°C la réaction catalysée par l'ion nitroprussiate demande au moins 8 h pour se développer. La densité optique du complexe obtenu est mesurée au spectrophotomètre à 630 nm. L'étalonnage est renouvelé à chaque changement de réactifs, ceux-ci restant stables pendant un mois à 4°C . Des sous-échantillons de 20 ml ont été collectés dans des flacons à scintillation préalablement rincés avec de l'eau de mer à analyser. Les réactifs sont ajoutés immédiatement dans chaque flacon et les échantillons sont conservés à l'abri de la lumière et à température ambiante avant l'analyse.

b) *Dosage de l'azote nitrique (NO_3^-), nitreux (NO_2^-), des Phosphates (HPO_4^{2-}) et des Silicates ($\text{Si}(\text{OH})_4$)*

Des sous-échantillons de 10 ml d'eau ont été prélevés dans des tubes en polyéthylène préalablement rincés avec de l'eau de mer à analyser. Ces échantillons sont congelés (-18°C) avant analyse. Le dosage est réalisé par colorimétrie à l'aide de la chaîne d'analyse semi-automatique Alliance[®] Intégral Futura. L'échantillon prélevé progresse à travers le circuit analytique où sont injectés en continu les différents réactifs. En fin de chaîne, les densités optiques obtenues pour chaque réaction sont mesurées par un colorimètre et après étalonnage il est possible de déterminer la concentration en sels nutritifs correspondante.

Les ions nitrates sont dosés par la méthode de Woods *et al.* (1967). Les ions nitrates sont réduits en nitrites après passage dans une colonne réductrice (cadmium et cuivre). Après dosage des ions nitrites ainsi produits il est possible de déterminer la concentration en nitrates par

soustraction.

L'ion nitrite est un intermédiaire relativement fugace entre le nitrate et l'ammonium. La méthode, basée sur **la réaction de Griess** et appliquée à l'eau de mer par Strickland & Parsons (1972) est une des plus sensibles pour l'analyse des nitrites. Ces ions forment un composé diazoïque avec le sulfanilamide en milieu acide ($\text{pH} < 2$). Le composé ainsi formé réagit avec le N-naphtyl-éthylénediamine pour former un complexe coloré (rose). La concentration en nitrites est donnée par la lecture de la densité optique à 543 nm.

La méthode de dosage des ions phosphates utilisée est celle proposée par Murphy & Riley (1962). Les ions orthophosphates réagissent en milieu acide avec le molybdate d'ammonium pour former de l'acide molybdophosphorique. En présence d'antimoine, ce dernier est réduit par l'acide ascorbique et donne un complexe phosphomolybdique bleu dont le maximum d'absorbance est obtenu pour une longueur d'onde de 880 nm.

Les ions silicates sont dosés par la méthode de Mullin & Riley (1955). Les ions silicates réagissent avec le molybdate d'ammonium en milieu acide ($1 < \text{pH} < 2$) pour former un complexe silico-molybdique. Ce dernier, réduit par l'acide ascorbique, donne un composé bleu dont le maximum d'absorbance est obtenu pour une longueur d'onde de 810 nm.

V - MESURE DE L'ACTIVITE DE NITRIFICATION

5.1. La nitrification dans les systèmes sédimentaires

L'ammonium, le nitrite et le nitrate sont des composés chimiquement stables, et leur transformation dans la nature est majoritairement catalysée biologiquement par des bactéries dont les activités déterminent la distribution des composés azotés. Ainsi la nitrification joue un rôle central dans le cycle de l'azote puisqu'elle est responsable de l'oxydation de l'ammonium en nitrates. Elle n'a pas d'impact sur le bilan global des écosystèmes, puisqu'elle n'ajoute ni élimine de l'azote, mais elle change uniquement son degré d'oxydation. C'est en cela qu'elle est d'une importance capitale dans les écosystèmes, puisqu'elle est le lien entre les formes réduites et oxydées de l'azote.

Cette réaction de nitrification comporte deux étapes principales, la nitrification, étape d'oxydation de l'ammonium réalisée par des bactéries nitrifiantes (ou nitrosantes), puis la

nitration, étape d'oxydation des nitrites en nitrates, et réalisée par des bactéries nitrifiantes (ou nitrifiantes) (Fosset & Bianchi, 1995). La Figure II-11 détaille ces différentes étapes ainsi que les réactions d'oxydation globales.

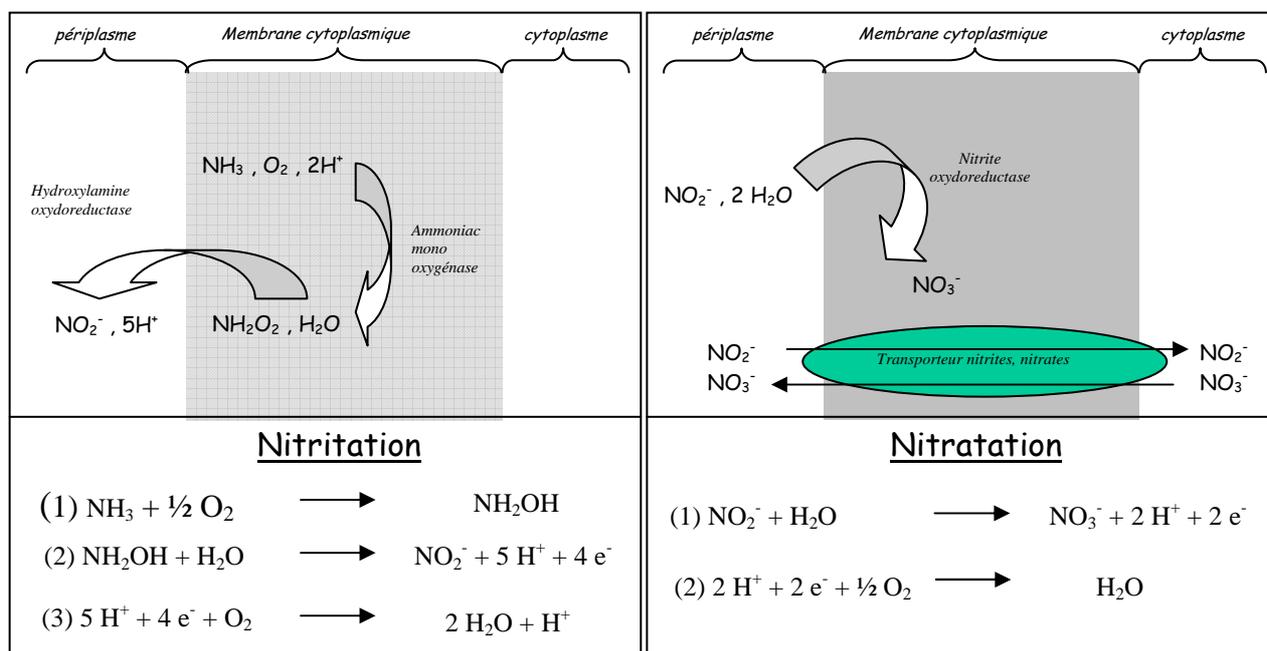


Figure II-11 : Les différentes étapes de la nitrifications (d'après Feray, 2000).

5.2. Estimation de la nitrification

a) Mesure de l'activité nitrifiante

Les méthodes développées pour déterminer l'activité nitrifiante sont basées sur l'utilisation d'isotopes stables ou d'inhibiteurs spécifiques. La méthode isotopique la plus utilisée est la dilution du $^{15}\text{NO}_3^-$ par le $^{14}\text{NO}_3^-$ produit par nitrification à partir du $^{14}\text{NH}_4^+$ (Koike & Hattori, 1978). Certains auteurs mesurent directement la production de $^{15}\text{N}_2$ à partir du $^{15}\text{NH}_4^+$ (Jenkins & Kemps, 1984). La quantité de traceur est ensuite mesurée en spectrométrie de masse. Cette technique présente l'avantage de déterminer le degré de couplage entre la nitrification et la dénitrification. Une autre méthode utilise le marquage au ^{14}C . En effet le taux d'assimilation de $^{14}\text{COOH}$ à l'obscurité peut être aisément converti en taux d'oxydation de NH_4^+ (Bédard & Knowles, 1989). Le point commun entre toutes ces méthodes isotopiques est la nécessité de disposer d'un dispositif de mesure de ces isotopes. Cependant, en raison du coût élevé des équipements et des difficultés pour réaliser les analyses, le nombre d'études utilisant les isotopes stables était jusqu'à ces dernières années très limité (Bonin, 2000).

Les méthodes basées sur l'utilisation d'inhibiteurs spécifiques des réactions bactériennes apparaissent souvent comme une alternative de mise en oeuvre plus aisée que les méthodes isotopiques. Le principe de base de ces techniques chimiques consiste à mesurer les changements de concentrations en sels azotés au cours d'un temps d'incubation, en absence puis en présence d'un inhibiteur enzymatique spécifique de la nitrification.

b) Choix d'un inhibiteur

La plupart des inhibiteurs utilisés pour mesurer l'activité nitrifiante ont pour cible la nitritation (ou nitrosation), première étape de la nitrification. Cette étape est catalysée par une enzyme associée à la membrane cytoplasmique, l'ammonium mono-oxygénase ou AMO (Tsang & Susuki, 1982). Trois principaux groupes de composés inhibent la nitritation (Bédard & Knowles, 1989). Le premier groupe est composé de nombreux **composés soufrés** incluant les thiosulfates, les thiocarbamates, les xanthates, les acides aminés soufrés ainsi que plusieurs pesticides et fongicides. L'action inhibitrice de ces composés découle de leur capacité à chélater le groupement métallique (cuivre) de l'AMO. Cette enzyme peut être la cible des **composés acétyléniques** qui servent de « substrat suicide » pour l'AMO. Ils sont oxydés en produits très réactifs qui forment des liaisons covalentes avec l'enzyme, causant une inhibition irréversible. Enfin de nombreux **composés azotés hétérocyclés** (le plus connu étant la 2-chloro-6-trichlorométhyle pyridine ou nitrapyrine) forment le troisième grand groupe d'inhibiteur de la nitratation. Leur mode d'action n'est pas encore précisément déterminé.

L'inhibition de la nitratation, seconde étape de la nitrification, est beaucoup moins répandue. Le seul composé utilisé dans ce but est le **chlorate** (ClO_3^-). Son action, via la forme chlorite, produit de réduction du chlorate, affecte également, dans une moindre mesure, la nitritation. De plus, l'inhibition de la nitratation par le chlorate n'est pas totalement efficace (Smorczewsky & Schmidt, 1991).

La méthode retenue ici est dite méthode AIT pour *Acetylen Inhibition Technique* ; en réagissant avec l'AMO, l'acétylène (C_2H_2) est oxydé en produits très réactifs formant des liaisons covalentes irréversible avec l'enzyme (Caffrey & Miller, 1995). Cette méthode est couramment utilisée et présente de nombreux avantages : elle est hautement reproductible (Kim *et al.*, 1997), nécessite un temps d'incubation court (Sloth *et al.*, 1992) et permet en outre la détermination simultanée des taux de dénitrification (Lohse *et al.*, 1993).

c) *Méthodologie employée*

Quatre carottes de sédiment (3 carottes subissant le blocage + 1 contrôle) sont mises en incubation pendant quatre heures. La manipulation se déroule en deux temps comme le résume le Tableau II-III. Les carottes font d'abord l'objet d'une incubation "classique" durant les quatre premières heures qui permet le calcul des flux totaux d'oxygène et de sels nutritifs. La nitrification est ensuite arrêtée par injection d'eau saturée en acétylène dans le sédiment. Le second temps de l'expérience permettra le calcul du taux de nitrification.

Le suivi de la concentration en ammonium est effectué toutes les heures tandis que le suivi de la concentration en oxygène, nitrate et nitrite est effectué toutes les deux heures. Le blocage du processus de nitrification se fait par injection dans le sédiment d'eau saturée en acétylène, obtenue après un bullage d'acétylène d'environ 30 min dans de l'eau de fond prélevée *in situ*. Quatre injections de 60 ml de cette eau saturée en acétylène sont effectuées en quatre points distincts de la carotte au moyen d'une seringue prolongée d'un tube de plastique percé de trous à 1 cm d'intervalle (Caffrey *et al.*, 2003).

Tableau II-III : Chronologie de la manipulation de détermination de l'activité nitrifiante des sédiments superficiels. Les croix correspondent à un prélèvement de 120 ml d'eau surnageante.

Temps (h)	NH_4^+	$NO_3^- - NO_2^-$	O_2
0	X	X	X
1	X		
2	X	X	X
3	X		
4	X	X	X
Injection de 240 ml d'eau saturée en acétylène			
5	X		X
6	X		
7	X		X
8	X		
9	X		X

}

Calcul des flux totaux d' O_2 , NH_4^+ et NO_3^-

}

Calcul du taux de nitrification

}

Suivi de la concentration en O_2 ,

La carotte est ensuite remise à incuber durant 4 h. Un suivi de l'évolution des concentrations en ammonium est à nouveau opéré selon le même rythme que durant la première partie d'incubation. Une surveillance de la concentration en oxygène de l'eau surnageante est effectuée durant cette seconde partie de l'incubation, les bactéries nitrifiantes ayant une affinité pour l'oxygène plus faible que les bactéries hétérotrophes. De ce fait, il est important de s'assurer que la concentration en oxygène est suffisante pour permettre la nitrification. Un exemple de cinétique de l'ammonium dissous dans l'eau surnageante d'une carotte placée en incubation est présenté en Figure II-12.

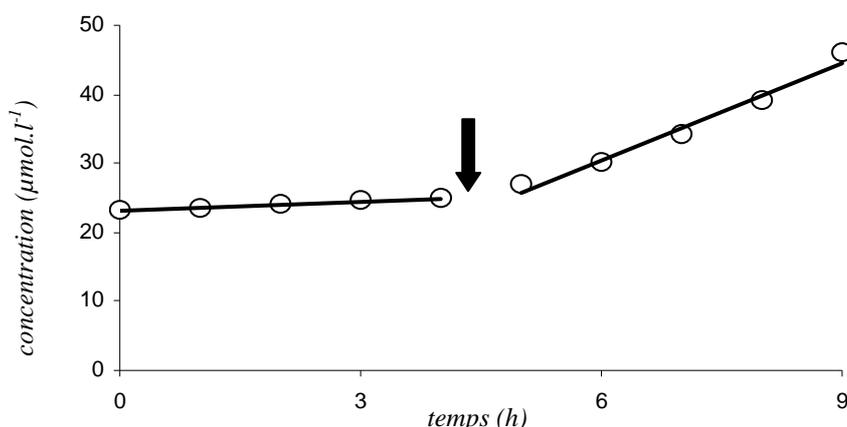


Figure II-12 : Exemple d'évolution temporelle de la concentration en ammonium au cours d'une incubation. La flèche noire indique l'injection d'eau saturée en acétylène dans la carotte.

VI - CARACTERISTIQUES SEDIMENTOLOGIQUES

6.1. Granulométrie

Pour chaque date de prélèvement, une analyse granulométrique sur les 10 centimètres superficiels du sédiment a été réalisée. Le prélèvement sédimentaire est dans un premier temps dessalé par lavages successifs, puis séché à l'étuve pendant environ 48 h à 110 °C. Le tamisage s'effectue sur une secoueuse Retsch (As 2000 digit) en utilisant trois colonnes à tamiser constituées respectivement de 6, 6 et 5 tamis de mailles carrées (norme AFNOR) ; les vides de maille suivent une progression géométrique de raison 10. On utilisera donc les colonnes suivantes:

- Colonne A : 5 ; 2 ; 1,6 ; 1,25 ; 1 mm et 800 µm (secouage pendant 10 min)

- Colonne B : 630 ; 500 ; 400 ; 315 ; 250 et 200 μm (secouage pendant 20 mn)
- Colonne C : 160 ; 125 ; 100 ; 80 ; 63 et 50 μm (secouage pendant 20 mn)

Les différents refus de tamis sont recueillis soigneusement et pesés avec une précision de 0,01 g. Les résultats obtenus peuvent ainsi être exprimés en pourcentage par rapport au poids sec total de l'échantillon.

6.2. Porosité

La porosité d'un sédiment se définit comme le rapport du volume de ses vides au volume total ; le volume des vides correspond à la teneur en eau d'un sédiment augmentée de la teneur en air dans le cas d'un sédiment intertidal. La porosité dépend de l'arrangement des grains, c'est à dire de la compaction du sédiment, qui est elle-même liée au classement et à la forme des grains, ainsi qu'au mode de dépôt. Puisque c'est un rapport de volume la porosité n'a pas d'unité et varie entre 0 et 1.

Le profil de porosité est effectué à partir du découpage de 2 sous-carottes de 2,6 cm de diamètre. L'échantillon de sédiment est placé dans un flacon préalablement pesé à vide qui est de nouveau alors pesé pour obtenir le poids humide. Le flacon est ensuite placé à l'étuve pendant 72 heures à 60 °C puis une nouvelle pesée permet de déterminer la masse de sédiment sec. La porosité est ensuite calculée selon la formule proposée par Manheim *et al.* (1974) :

$$Porosité = \frac{(Poids\ humide - Poids\ sec)}{\left(\frac{m_{H_2O}}{(Poids\ humide - Poids\ sec)} + \frac{(Poids\ sec - Poids\ vide)}{m_{sed}} \right)}$$

avec m_{H_2O} , la masse volumique de l'eau interstitielle,

m_{sed} , la masse volumique de la fraction solide : 2,65 $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ (Mackin & Aller, 1984).

6.3. Teneur en carbone et azote organique

Des analyses de carbone et d'azote organique ont été effectuées sur les échantillons secs utilisés pour la mesure de la porosité. La technique d'acidification à l'acide chlorhydrique 1 N a été utilisée afin d'éliminer le carbone inorganique (King *et al.*, 1998). Un protocole adapté a été mis en place, testé et validé sur les sédiments sableux broyés, comme sur les sédiments vaseux. Par rapport à la méthode de calcination de la matière organique, on peut ainsi effectuer une seule

analyse pour obtenir le carbone et l'azote organique d'un échantillon (sinon, deux analyses sont nécessaires : carbone total et carbone inorganique, le carbone organique étant obtenu par différence). Les tests méthodologiques ont montré une erreur relative inférieure à 5 %.

On soumet 150 mg de sédiment sec à une acidification par ajout de 150 µl d'acide chlorhydrique 1 N afin d'éliminer le carbonate (King *et al.*, 1998). L'échantillon est ensuite mis à l'étuve (60°C) durant 12 heures et 60 mg de sédiment acidifiés sont ensuite prélevés pour être soumis à une analyse élémentaire dans un analyseur CHN, NA200 Protein (Thermoquest).

VII - CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES

7.1. Biomasse bactérienne

A l'aide d'une seringue découpée à la base, trois carottes de 1 cm de hauteur et 1,6 cm de diamètre sont prélevées puis placées dans un pilulier stérile contenant 20 ml d'eau de mer filtrée deux fois sur 0,22 µm. La microflore bactérienne est immédiatement fixée avec du formol 30 % saturé par du borate de sodium atteignant une concentration finale de 2 à 3 %. Le prélèvement est ensuite conservé à 4 °C et à l'obscurité. L'emploi du formol neutralisé et à faible concentration maintient intacte la structure des acides nucléaires (Hobbie *et al.*, 1977).

La détermination des abondances bactériennes dans les eaux marines ou continentales est aujourd'hui devenue une pratique simple et courante mais lorsqu'on s'intéresse au compartiment bactérien des sédiments, on se heurte à un problème majeur : l'adsorption des bactéries sur les particules de sédiment. L'importance de ce problème méthodologique se comprend d'autant mieux lorsque l'on sait que des observations faites sur des plages de sables fins donnent des taux de fixation des bactéries aux grains de sable compris entre 50 et 90 % (Wiese & Rheinheimer, 1978). De nombreux auteurs insistent de ce fait sur la nécessité de procéder à une séparation préalable des bactéries de la fraction particulaire des sédiments superficiels avant toute tentative de dénombrement (Figure II-13).

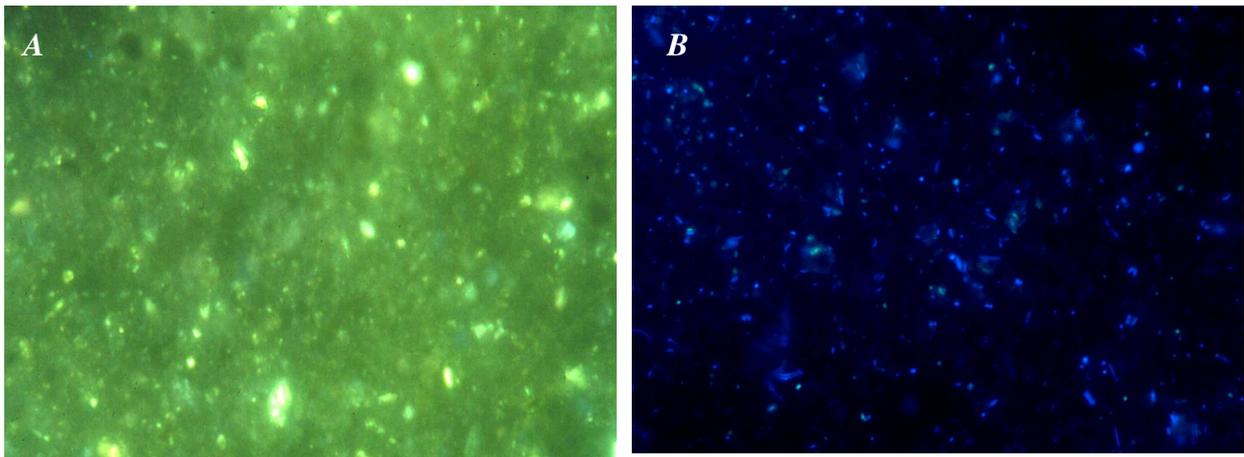


Figure II-13: Photographies de suspensions de sédiments colorées au DAPI réalisées sans traitement préalable (A) et après un traitement visant à séparer les microorganismes de leur support (B). Les bactéries apparaissent en bleu du fait de la coloration de leur ADN par le DAPI tandis que la matière organique apparaît en jaune.

De nombreuses techniques de séparation ont été mises au point ces dernières années ; on peut en différencier deux grands types :

- Des techniques reposant sur des traitements physiques de l'échantillon tels que la sonication (Garet, 1996 ; Schallenberg & Kalff, 1993), la centrifugation simple (Santos Furtado & Casper, 2000) ou bien la centrifugation en gradient de densité.
- Des techniques basées sur un traitement physico-chimique de l'échantillon avec notamment un ajout d'un agent désorbant avant le processus physique de séparation des bactéries tels que le Tween 80 ou le Pyrophosphate de TetraSodium (Ramsay, 1984 ; Bakken, 1985 ; Velji & Albright, 1986 ; Epstein & Rossel, 1995 ; Chevaldonné & Godfroy, 1995).

La recherche d'un protocole optimal de séparation des bactéries a ainsi été initiée afin de pouvoir procéder à l'estimation des abondances bactériennes des sédiments superficiels de la Manche Orientale. Les résultats de cette étude préliminaire menée sur trois types de sédiments distincts sont présentés en Figure II-14.

Il apparaît qu'un nombre maximum de bactéries est obtenu à l'aide du traitement combinant les approches physiques et chimiques. Après le test de plusieurs vitesses et durées de sonication et de centrifugation, le protocole retenu consiste en un ajout de 150 μ l de Tween 80 à 5 ml d'échantillon suivi une sonication à 35 Hz pendant 5 min puis d'une centrifugation à 3000 tours.min⁻¹ et 4 °C pendant 10 min.

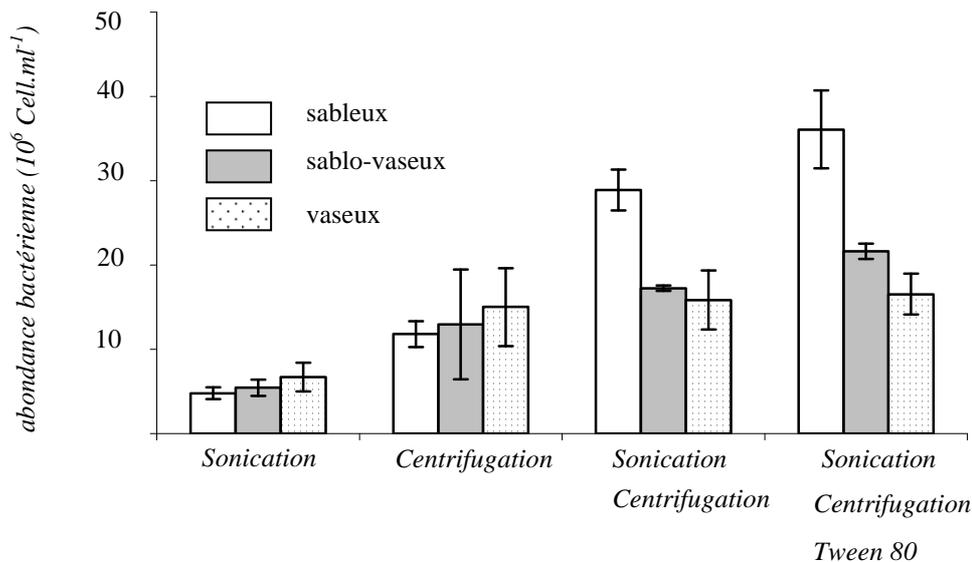


Figure II-14 : Abondances bactériennes mesurées après l'application de différents traitements visant à la séparation des bactéries de leur support (voir le détail des traitements dans le texte).

L'ajout d'un surfactant non ionique n'agirait pas directement au niveau des microorganismes mais au niveau des particules fines du sédiment en empêchant la réaggrégation de ces éléments fins par un phénomène d'abaissement de la tension superficielle (Yonn & Rosson, 1990). En outre cette diminution de la quantité de particules fines améliore grandement l'observation des lames et réduit ainsi le temps de comptage (la matière organique se colore en effet en jaune ce qui interfère avec la coloration bleue des bactéries).

Le comptage direct des bactéries en microscopie à épifluorescence après coloration par un fluorochrome vital est la technique la plus couramment utilisée pour le dénombrement des bactéries en milieu marin (Hobbie *et al.*, 1977 ; Meyer-Reil, 1977). Deux fluorochromes sont essentiellement utilisés (Artigas, 1997) : l'Acridine Orange (AO), colorant l'ADN bicaténaire en vert, et l'ARN et l'ADN monocaténaire en orange (Daley & Hobbie, 1975) et le DAPI (4,6-DiAmino-2-PhénylIndole), colorant uniquement l'ADN en bleu et d'autres molécules faiblement en jaune (Porter & Feig, 1980). Dans cette étude, le DAPI a été préféré car il s'adsorbe moins sur les particules détritiques et les matières humiques (Bonin & Travers, 1993 ; Artigas, 1998). L'échantillon à colorer subit un ajout de fluorochrome à la concentration de $2 \mu\text{g.ml}^{-1}$. La préparation est ensuite mise à incuber durant 15 min à une température de 4°C et à l'obscurité de manière à saturer la totalité de l'ADN des bactéries en colorant.

Une fois coloré, l'échantillon va subir une filtration sur filtres Isopore GTBP Millipore pré-colorés au noir d'Irgalan, de 2,5 cm de diamètre et $0,22 \mu\text{m}$ de porosité (Hobbie *et al.*, 1977 ; Lee

et al., 1995). Le microscope utilisé pour les observations est un microscope Leica DM R[®] avec un grossissement X 1000 . La longueur d'onde d'excitation adéquate suite à la coloration au DAPI est de 365 nm. Dix champs sont choisis aléatoirement sur chaque filtre et les bactéries sont dénombrées. Les comptages doivent en outre tenir compte des différentes classes de bactéries constituant la microflore. Pour cela on utilisera les caractéristiques morphologiques définies par Van Wambeke (1988) et Torréton (1991) qui distinguent 5 classes de bactéries visibles : formes cocci-coccoïdes, bâtonnets, vibrioïdes (en "S" ou en "C"), cellules en division et bactéries attachées aux grains de sédiment.

La détermination optimale des biomasses bactériennes passerait par la détermination d'un biovolume pour chaque morphotype à partir d'observations photographiques. Dans la pratique de nombreux auteurs évitent cette étape souvent fastidieuse par l'application d'un facteur de conversion constant de **20 fg C. bactérie⁻¹** pour convertir les abondances en biomasses de carbone exprimées en mg C.m⁻² (Christaki, 1995 ; Hubas, 2006).

7.2. Macrofaune

A la suite de la découpe des carottes, le sédiment restant est tamisé sur une toile métallique de vide de maille carrée de 1 mm et le refus conservé dans du formol dilué à 10 %. Les individus sont ensuite isolés de la fraction minérale et conservés dans de l'éthanol à 70 %. La macrofaune sera ensuite déterminée jusqu'au niveau spécifique sous loupe binoculaire et/ou microscope.

La biomasse de la macrofaune benthique est déterminée par espèce et par station en utilisant la méthode du poids sec libre de cendre (PSLC) selon la méthode préconisée par le Benthos Ecology Working Group de l'ICES (Anonyme, 1986) et reprise dans la norme ISO/FDIS 16665. Pour cela, la faune est séchée à l'étuve à 60 ± 1 °C pendant au moins 48 h jusqu'à obtention d'un poids constant. Elle est ensuite pesée le plus précisément possible (10^{-1} mg), puis calcinée au four à 520 ± 20 °C pendant 6 h afin de permettre une calcination complète de la matière organique sans altérer la matière minérale présente ou susceptible de l'être (coquilles de mollusques bivalves, par exemple) et pesée de nouveau. La différence entre ces deux pesées donne le poids sec libre de cendre.

CHAPITRE III

STRUCTURE SPATIALE DES FLUX D'OXYGENE ET DE SELS NUTRITIFS EN MANCHE ORIENTALE

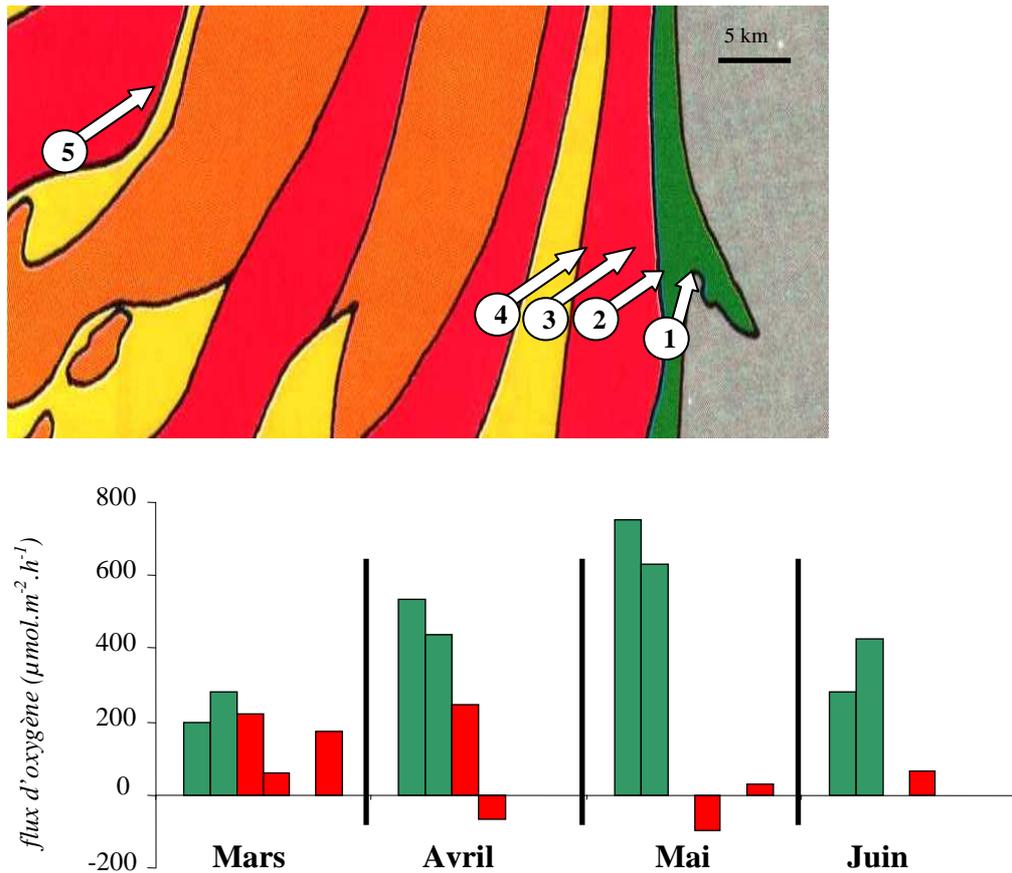


Figure III-1 : Flux totaux d'oxygène mesurés au large de la baie de Canche le long d'un transect côte/large au cours de l'efflorescence printanière de 2002 (d'après Caudeville, 2002). Les différentes couleurs symbolisent les différents peuplements benthiques rencontrés. On peut voir que seules les stations côtières (stations 1 et 2, en vert sur le graphique) présentent une variation temporelle au cours du bloom se traduisant par une intensification des échanges à l'interface eau-sédiment. Au contraire, les stations du large (stations 2 à 5, en rouge sur le graphique) ne montrent pas d'évolution significative.

CHAPITRE 3

STRUCTURE SPATIALE DES FLUX D'OXYGENE ET DE SELS NUTRITIFS EN MANCHE ORIENTALE

Il est aujourd'hui établi que les sédiments superficiels, outre leur importance primordiale dans les processus de dégradation de la matière organique (Berner, 1980 ; Jorgensen, 1996) peuvent jouer un rôle non négligeable dans l'enrichissement de la colonne d'eau en sels nutritifs et donc dans le maintien de la production primaire (Dollars *et al.*, 1991). Dans le contexte particulier de la Manche Orientale, écosystème soumis de manière récurrente à des épisodes intenses de dépôt de matière organique, l'une des questions posée au sein des différents programmes d'études (CPER "*Phaeocystis*" et Thème 2 du chantier "Manche Orientale" du PNEC) est de pouvoir qualifier et quantifier la réponse des systèmes sédimentaires aux apports de matière organique découlant de l'efflorescence printanière de *P. globosa*.

Des travaux récents menés au large de la baie de Canche ont permis la mise en évidence d'un gradient côte/large marqué au niveau des échanges de substances dissoutes (Caudeville, 2002). Des mesures des échanges d'oxygène et de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment réalisées au cours du printemps 2002 tant en domaine intertidal que subtidal établissaient que les processus biogéochimiques (i) étaient plus intenses à proximité de la côte et (ii) étaient stimulés par les dépôts de matière organique concomitants avec la fin de l'efflorescence printanière (Figure III-1). De ce fait, la poursuite des investigations engagées au sein des programmes scientifiques PNEC et CPER passe par une focalisation sur la zone intertidale.

I - SITES D'ETUDES ET STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

Localisé dans le département du Pas de Calais, l'estuaire de la Canche représente une superficie de 630 hectares dont 505 font l'objet d'une mesure de protection sous forme d'une réserve naturelle. En baie de Canche, trois sites aux caractéristiques granulométriques et hydrodynamiques différentes ont été sélectionnés. La première station retenue est localisée sur la plage de la commune de Sainte-Cécile. Il s'agit d'une vaste zone de bêche située au nord de l'embouchure de la Canche (**Station SC**, 50° 34' 062 N, 1° 34' 678 E). Deux autres stations sont situées à l'intérieur de l'estuaire de la Canche, au niveau d'une zone connue pour subir des dépôts importants lors du bloom de *P. globosa* (Hacquebart, 2002). On distingue une station largement abritée derrière une digue et présentant un aspect nettement envasé (**Station Estuary Mud**, 50° 33'

409 N, 1° 34' 986 E) tandis que l'autre station retenue est située au bout de cette digue et donc se trouve plus exposée au courant de flot d'où son aspect plus sableux (**Station Estuary Sand**, 50° 33' 388 N, 1° 34' 903 E).

Située au nord de l'estuaire de la Canche, la commune de Wimereux est bordée d'une plage de sables fins battus qui reçoit le débouché d'un fleuve côtier de très faible débit, le Wimereux. La quatrième station échantillonnée se situe au niveau du haut de plage de Wimereux, juste au dessus d'une bêche de très faible profondeur (**Station W**, 50° 45' 905 N, 1° 36' 397 E).

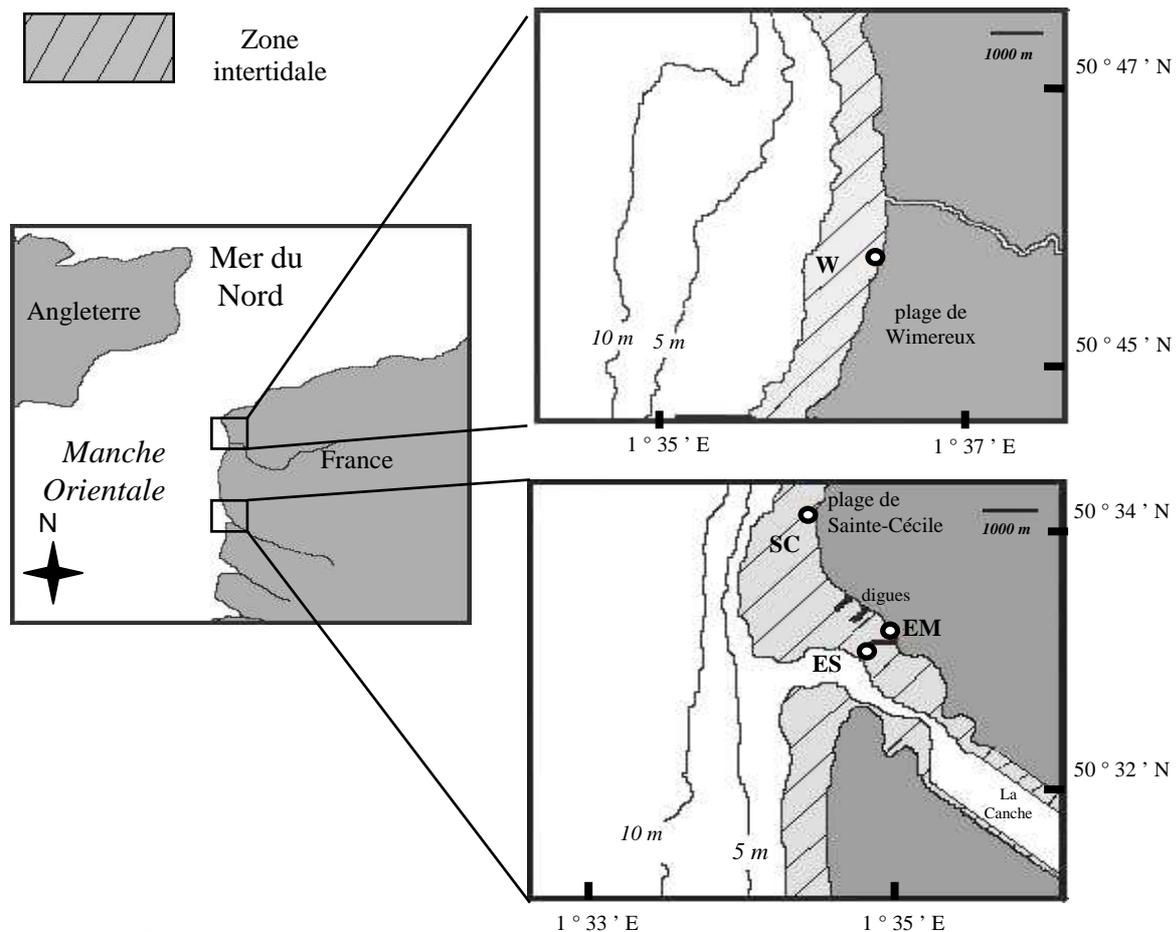


Figure III-2 : Localisation des différentes stations échantillonnées durant les campagnes de mars et mai 2003.

Afin de pouvoir caractériser les effets de l'efflorescence printanière de la micro-algue *P. globosa* sur le fonctionnement du système benthique intertidal, deux campagnes de prélèvements ont été programmées. La première campagne se situe au mois de mars, avant la période de dépôts de matière organique tandis que la seconde campagne se déroule pendant la floraison de *P. globosa*, en pleine période de dépôts de mousses sur le littoral. Les dates de prélèvement ainsi que les différentes conditions marégraphiques sont résumées dans le Tableau III-I.

Tableau III-1 : Dates, heures et conditions marégraphiques des différents prélèvements.

Mars				
Station	Wimereux	Sainte-Cécile	Estuary Sand	Estuary Mud
date	20 mars 2003	20 mars 2003	31 mars 2003	31 mars 2003
heure prélèvement	15 h 40	16 h 35	12 h 40	13 h 10
Coefficient marée	113	114	88	88
hauteur d'eau (m)	9,0	9,7	9,0	8,7
T° eau (°C)	10	10	11	11

Mai				
Station	Wimereux	Sainte-Cécile	Estuary Sand	Estuary Mud
date	07 mai 2003	07 mai 2003	13 mai 2003	13 mai 2003
heure prélèvement	6 h 30	8 h 10	11 h 40	12 h 20
Coefficient marée	59	60	72	72
hauteur d'eau (m)	7,4	8,1	8,3	8,0
T° eau (°C)	11	11	11,7	11,7

II - CARACTERISTIQUES SEDIMENTAIRES

2.1. Granulométrie

La distribution granulométrique des sédiments superficiels a été groupée par classe de tailles (Figure III-3) allant des argiles (< 0,063 mm) aux sables grossiers (> 2 mm).

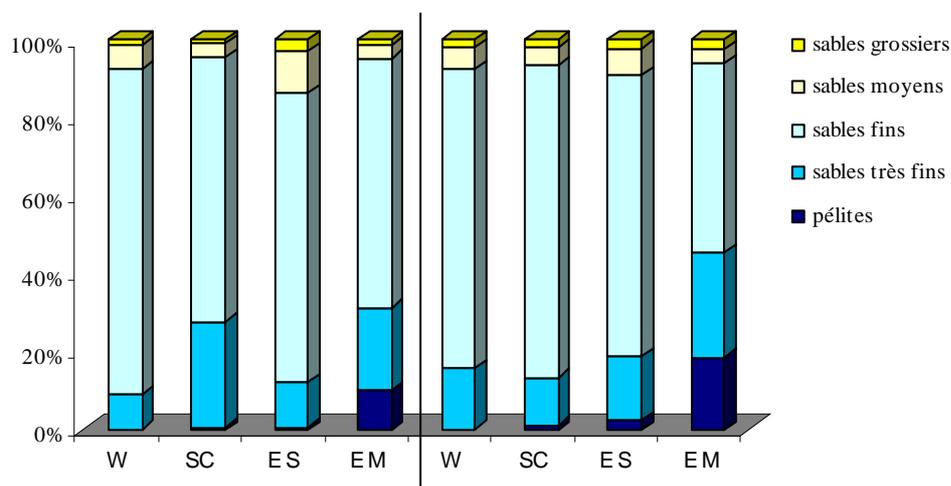


Figure III-3 : Répartition des différentes fractions granulométriques (selon la classification de Chamley, 1987) dans les sédiments superficiels des stations échantillonnées.

Les stations W, SC et ES s'apparentent à des sables fins typiques avec une distribution unimodale centrée sur la classe]0,160 – 0,200 mm], tandis que les sédiments de la station EM peuvent être qualifiés de vases sableuses du fait d'une distribution des grains de type bimodale avec un mode majeur correspondant à des sables fins (]0,125 – 0,160 mm]) et un mode mineur correspondant à une fraction pélitique (]0,000 – 0,063 mm]). Si aucune différence significative

n'a pu être mise en évidence entre les deux campagnes de prélèvements (t-test, $P < 0,05$), on observe néanmoins une augmentation de la quantité de particules fines de la première à la deuxième campagne pour toutes les stations, augmentation qui est plus marquée pour les stations ES et EM (Tableau III-II).

Tableau III-II : Caractéristiques sédimentaires des sédiments superficiels. La porosité, le pourcentage de carbone organique ainsi que le rapport atomique C/N sont également indiqués

station	Mars				Mai			
	% pélites	porosité (0-1 cm/9-10 cm)	% C org (0-3cm)	rapport C/N	% pélites	porosité (0-1 cm/9-10 cm)	% C org (0-3cm)	rapport C/N
W	0,02	0,368 / 0,351	0,06	37,91	0,07	0,385 / 0,373	0,07	9,90
SC	0,57	0,393 / 0,370	0,17	25,28	1,10	0,371 / 0,362	0,27	7,05
ES	1,01	0,646 / 0,373	0,45	7,63	2,23	0,655 / 0,364	0,79	8,30
EM	10,31	0,780 / 0,417	1,92	6,33	18,55	0,882 / 0,517	2,81	7,12

2.2. Porosité

Les valeurs de porosité sont calculées en considérant pour chaque centimètre les moyennes (\pm écart-type) des quatre carottes incubées pour chaque station et pour chaque campagne. Les valeurs moyennes des porosités de surface sont comprises entre 0,882 (Station EM) et 0,368 (Station W). Les profils de porosité des stations W et SC sont homogènes le long de la colonne sédimentaire et varient peu d'une campagne à l'autre (Figure III-4).

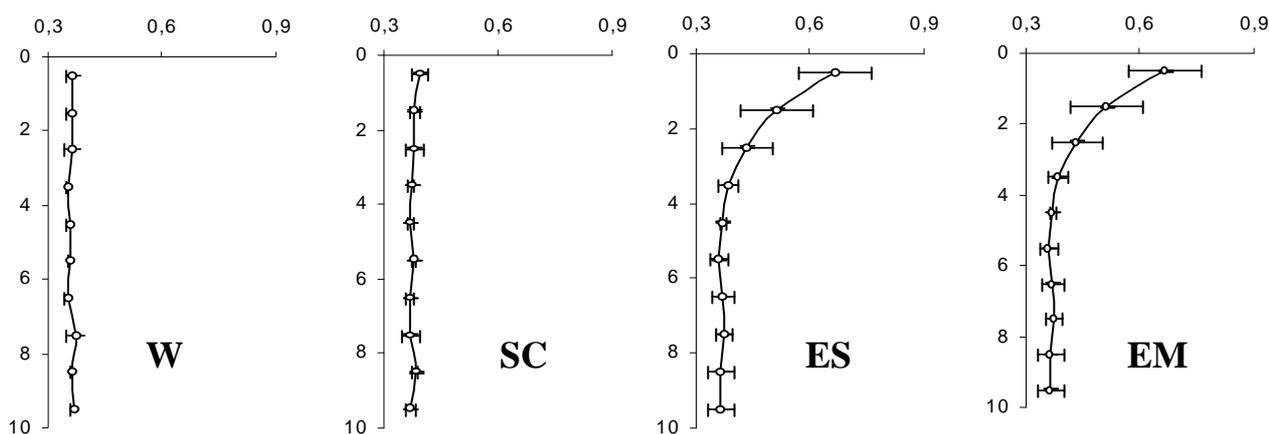


Figure III-4 : Profils moyens ($n = 4$) de porosité (abscisses) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) pour les sédiments échantillonnés au cours des campagnes de mars et mai 2003.

En revanche, les stations ES et EM montrent une diminution de type exponentiel avec des valeurs plus élevées dans les premiers centimètres. En profondeur, la porosité mesurée est proche de celle des autres stations, autour de 0,3-0,4. La différence entre les deux campagnes est marquée

pour ces deux stations estuariennes avec une nette augmentation de la porosité dans les centimètres superficiels (t-test, $P < 0,05$).

2.3. Matière organique

Les variations verticales du contenu en carbone et en azote organique des sédiments superficiels montrent généralement une accumulation de matière organique dans les centimètres superficiels comme l'illustre la Figure III-5.

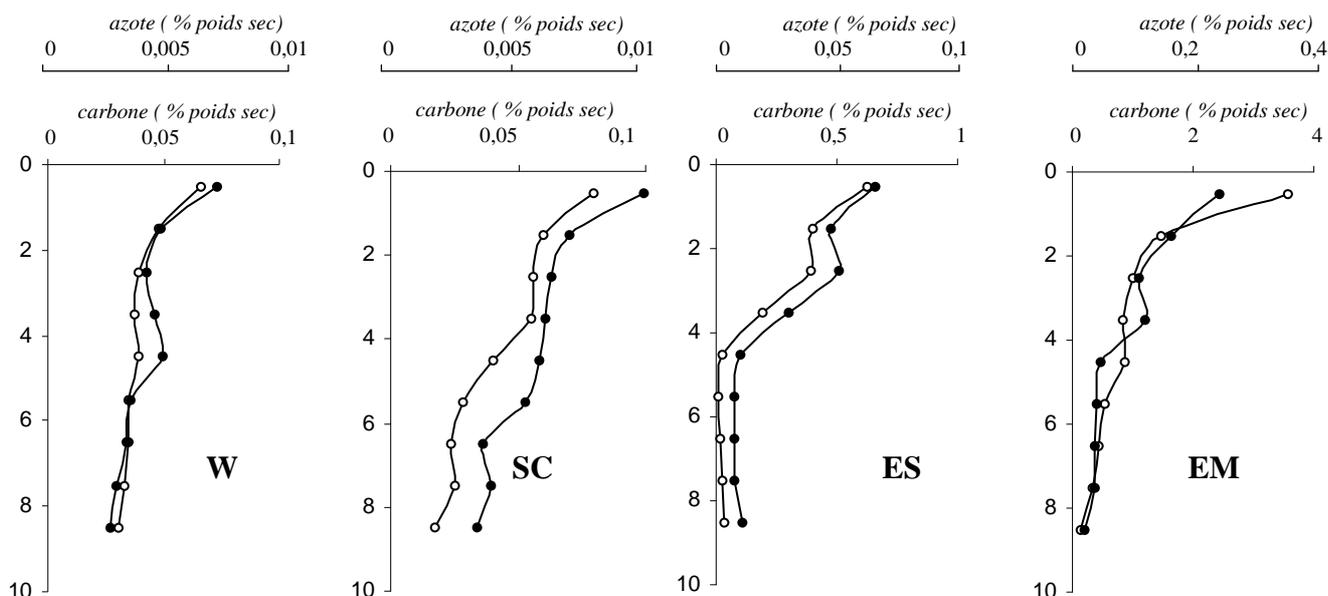


Figure III-5 : Profils moyens de carbone (noir) et d'azote organique (blanc) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm). Les écart-types ne sont pas représentés par souci de lisibilité. Noter la différence d'échelles entre les stations sableuses (W et SC) et les stations estuariennes (ES et EM).

Pour synthétiser les données, la moyenne des trois premiers centimètres et des quatre carottes pour chaque station et chaque campagne a été considérée (Tableau III-II). La teneur en azote total varie de 0,0017 à 0,22 % du poids sec avec des valeurs faibles aux stations W et SC (de 0,0017 à 0,055 % PS) tandis que des teneurs plus élevées sont retrouvées aux stations estuariennes (de 0,013 à 0,22 % PS). Le contenu en carbone organique varie de 0,067 à 1,6 % PS et suit une répartition spatiale analogue à l'azote. Le rapport molaire C/N des sédiments superficiels présente une large gamme de variation allant de 6,3 à 37,9. Le phytoplancton frais montre généralement des rapports molaires C/N de l'ordre de 7 - 7,5 tandis que les dépôts phytodétritiques en cours de dégradation sont caractérisés par des rapports supérieurs à 25 (Hedges *et al.*, 1988). Soulignons toutefois que des valeurs élevées ont été mesurées uniquement aux stations W et SC (respectivement de 37,9 et 25,3) avant la période de dépôts phytodétritiques, la majorité des autres mesures se situant entre 6,3 et 9,2. Des incertitudes sur les mesures d'azote (valeurs proches de zéro) pourraient également expliquer ces fortes valeurs.

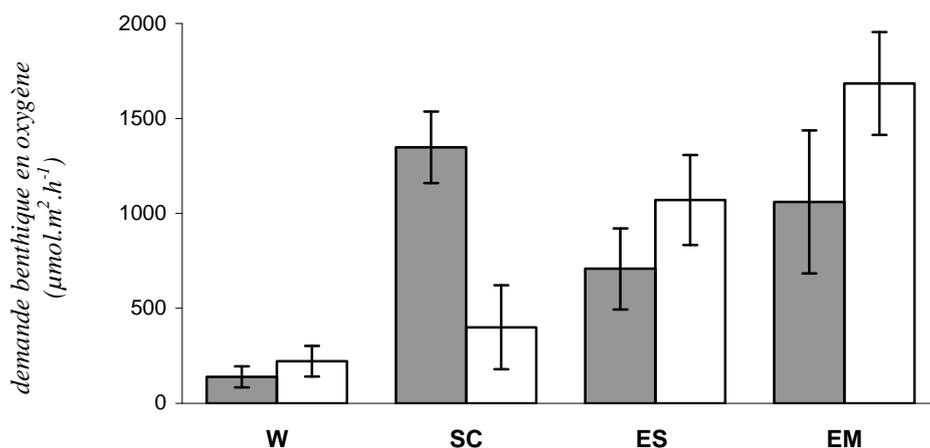


Figure III-6 : Valeurs moyennes ($n=4$) des demandes benthiques en oxygène (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés au cours des campagnes de prélèvement de mars 2003 (gris) et mai 2003 (blanc). Les barres verticales représentent l'écart-type.

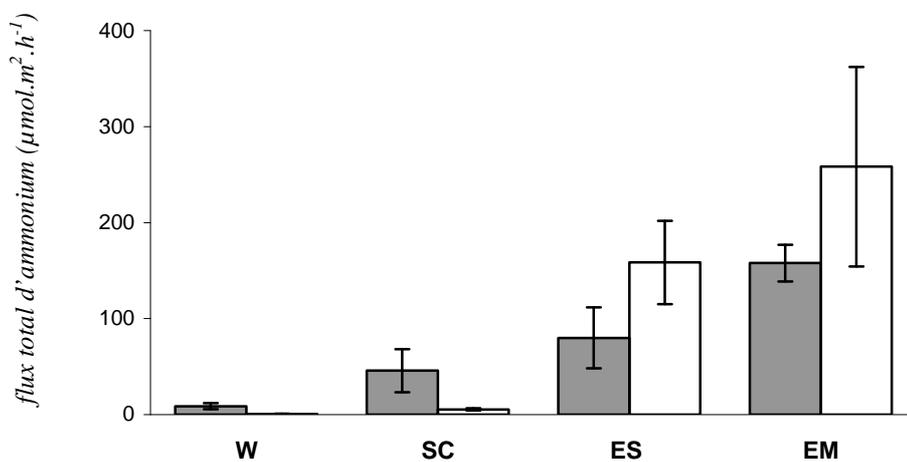


Figure III-7 : Valeurs moyennes ($n=4$) des flux totaux d'ammonium (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés au cours des campagnes de prélèvement de mars 2003 (gris) et mai 2003 (blanc). Les barres verticales représentent l'écart-type.

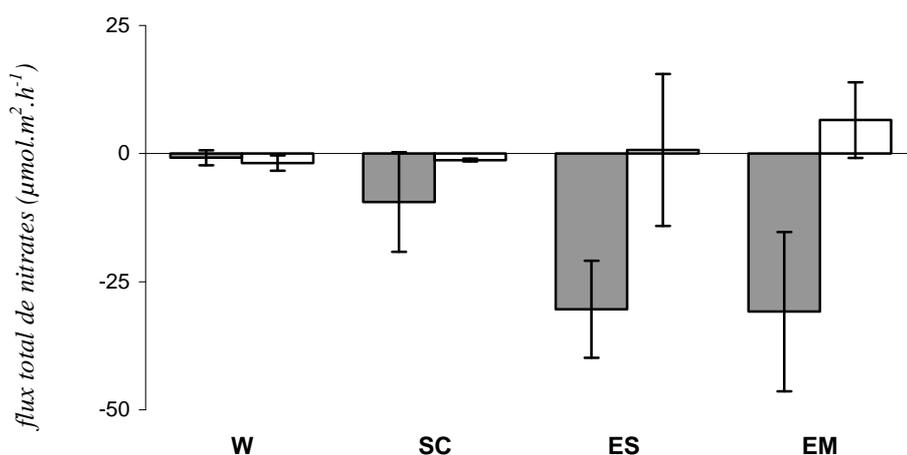


Figure III-8 : Valeurs moyennes ($n=4$) des flux totaux de nitrates (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés au cours des campagnes de prélèvement de mars 2003 (gris) et mai 2003 (blanc). Les barres verticales représentent l'écart-type.

III - LES FLUX A L'INTERFACE EAU-SEDIMENT

3.1. Flux totaux

Dans la majorité des cas, les régressions linéaires calculées sur les différentes incubations sont hautement significatives (Pearson, $P < 0,05$). Sauf exception, les flux mesurés dans la nourrice sont faibles ou non significatifs. Les différentes valeurs de flux moyens calculées sur les quatre carottes incubées sont regroupées sur les Figures III-6 à III-11. Compte tenu du faible nombre d'échantillons traités, la normalité des distributions ne peut être vérifiée et une approche non-paramétrique est retenue. La comparaison entre campagnes est explorée via un test de Wilcoxon-Mann-Whitney ($P < 0,05$), après que les différences entre stations aient été démontrées par un test de Kruskal-Wallis ($P < 0,05$) suivi d'un test de comparaison multiple (Scherrer, 1984).

Toutes les incubations montrent un flux d'**oxygène** significatif négatif c'est à dire dirigé de la colonne d'eau vers le sédiment (Figure III-6). Cependant la terminologie fréquemment employée reprend le terme de demande benthique en oxygène (*Sediment Oxygen Demand, SOD*). Dans ce contexte, la demande benthique en oxygène est considérée comme positive. La demande benthique en oxygène moyenne est comprise entre 139 ± 54 et $1683 \pm 271 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Lors de chaque campagne, les valeurs les plus faibles sont mesurées à la station W et les valeurs les plus fortes à la station EM. Des différences significatives sont observées entre les stations pour les deux campagnes (KW, $P < 0,05$). Pour la majorité des stations la demande benthique en oxygène augmente de la première à la deuxième campagne (WMW, $P < 0,05$) sauf pour la station SC pour laquelle une valeur élevée est mesurée dès la première campagne ($1347 \pm 188 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$).

Les flux d'**ammonium** sont généralement significatifs (seul 4 % des incubations ne montrent pas d'évolution) et dirigés du sédiment vers la colonne d'eau (Figure III-7). Ces flux sont compris entre $0,5 \pm 0,4$ et $258 \pm 103 \mu\text{mol NH}_4^+ \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, valeurs obtenues respectivement pour les stations W et EM. Comme pour les flux d'oxygène, on observe globalement une augmentation des relargages d'ammonium de la station W à la station EM (KW, $P < 0,05$). Des différences significatives sont observées entre les stations pour les deux campagnes. Ce relargage d'ammonium croît de la première à la seconde campagne pour les stations estuariennes alors qu'il diminue pour les stations Wimereux et Sainte-Cécile, jusqu'à des valeurs très faibles, respectivement de $0,5 \pm 0,4$ et $5,4 \pm 1,1 \mu\text{mol NH}_4^+ \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

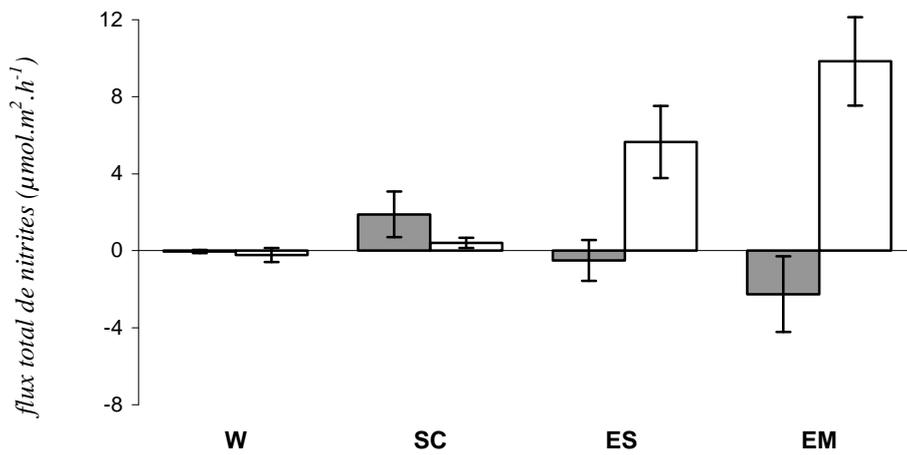


Figure III-9 : Valeurs moyennes ($n=4$) des flux totaux de nitrites (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés au cours des campagnes de prélèvement de mars 2003 (gris) et mai 2003 (blanc). Les barres verticales représentent l'écart-type.

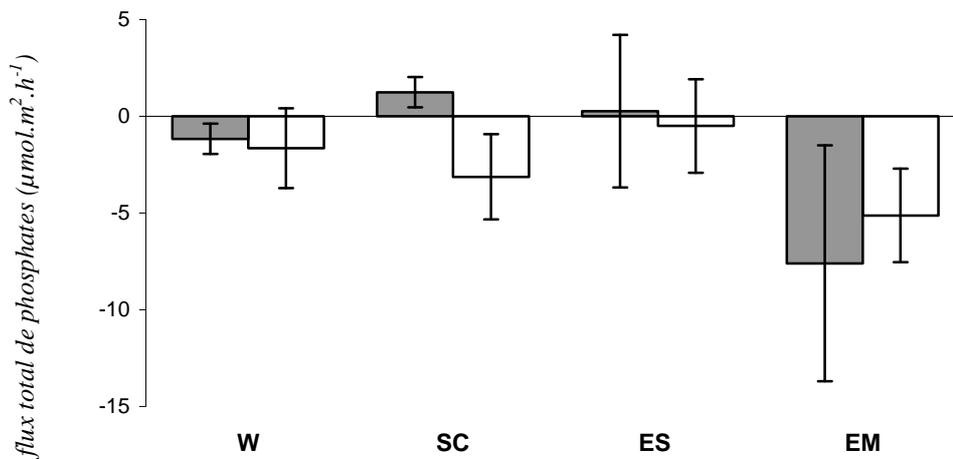


Figure III-10 : Valeurs moyennes ($n=4$) des flux totaux de phosphates (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés au cours des campagnes de prélèvement de mars 2003 (gris) et mai 2003 (blanc). Les barres verticales représentent l'écart-type.

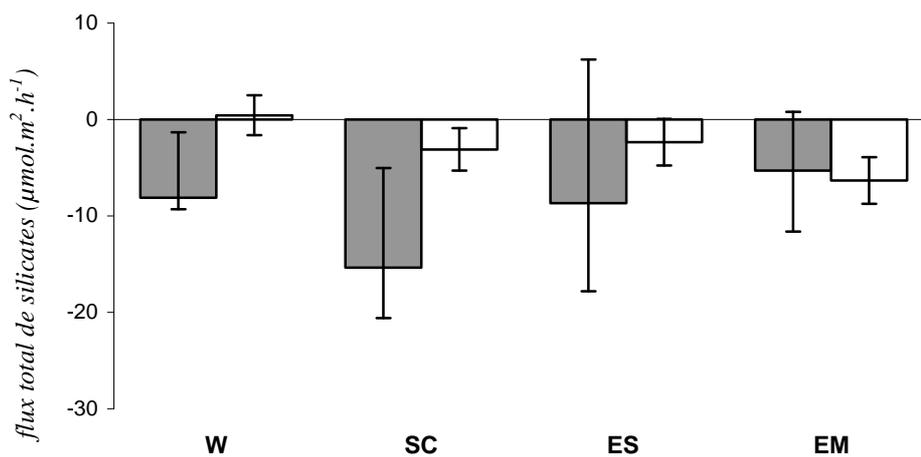


Figure III-11 : Valeurs moyennes ($n=4$) des flux totaux de silicates (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés au cours des campagnes de prélèvement de mars 2003 (gris) et mai 2003 (blanc). Les barres verticales représentent l'écart-type.

Contrairement aux flux d'oxygène et d'ammonium, plus de 20 % des incubations ne montrent pas de flux de **nitrate**s significativement différents de zéro. Les flux moyens sont pour la plupart négatifs (Figure III-8) et seuls deux flux moyens sont positifs (Stations ES et EM, 2^{ème} campagne). Précisons cependant que ces valeurs se caractérisent alors par une forte variabilité inter-carotte puisque l'écart-type est supérieur à la valeur moyenne du flux. Le transfert de nitrate est maximum à la station EM ($-30,8 \pm 15,5 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) et minimum à la station W ($-0,8 \pm 1,4 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$). On peut observer des différences significatives entre les stations lors de la campagne de mars (KW, $P < 0,05$) avec une consommation croissante des nitrates de la station W à la station ES. Cette tendance disparaît en mai, les échanges diminuant fortement et se caractérisant par une inversion des flux de nitrates pour les stations ES et EM qui passent d'une consommation de nitrate à un relargage faible.

La Figure III-9 montre qu'un relargage de **nitrites** est souvent observé lorsque les flux sont significatifs (ce qui représente 75 % des incubations). Une consommation moyenne de nitrites est parfois mise en évidence mais les écarts-types sont alors supérieurs au flux moyen mesuré. Le transfert moyen de nitrites est au maximum de $9,8 \pm 2,3 \mu\text{mol NO}_2^- \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Station W) et au minimum de $-0,2 \pm 0,3 \mu\text{mol NO}_2^- \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Station EM). Une différence significative peut être mise en évidence entre les quatre stations pour chaque campagne de prélèvement (KW, $P < 0,05$), avec une nette augmentation du relargage lors de la deuxième campagne, de la station Wimereux aux stations estuariennes (WMW, $P < 0,05$). A nouveau, comme pour les nitrates, il faut noter que les écarts-types obtenus pour chaque station sont souvent égaux à la moyenne des flux mesurés ce qui semble indiquer une forte hétérogénéité spatiale des processus de régénération de l'azote dans les sédiments superficiels.

La plupart des flux significatifs (qui représentent 84 % des incubations) sont dirigés dans le sens d'une consommation des **phosphates** par le sédiment (Figure III-10). Leur intensité moyenne est comprise entre $-7,6 \pm 6,1 \mu\text{mol PO}_4^{2-} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Station EM) et $-0,5 \pm 2,4 \mu\text{mol PO}_4^{2-} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Station ES). Il faut néanmoins remarquer qu'ici encore, la plupart des valeurs moyennes de flux possèdent un écart-type du même ordre voire supérieur au flux moyen mesuré. On n'observe aucune différence significative entre les stations quelle que soit la campagne de prélèvement considérée (KW, $P < 0,05$).

Les flux moyens de **silicates** à l'interface eau-sédiment sont majoritairement dirigés de la colonne d'eau vers le sédiment (Figure III-11). Ce flux est maximal à la station SC en mars ($-15,3$

$\pm 20,3 \mu\text{mol Si(OH)}_4 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) et minimal à la station W en mai ($0,4 \pm 1,2 \mu\text{mol Si(OH)}_4 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$). Prés de 40 % des incubations ne montrent pas d'évolution et il en résulte des écarts-types élevés, souvent supérieurs aux valeurs moyennes. On peut mesurer une différence significative entre les stations lors de la seconde campagne mais pas lors de la première (KW, $P < 0,05$).

Le Tableau III-III synthétise l'ensemble des tests statistiques effectués sur les données de flux totaux. Rappelons que le test de Kruskal-Wallis a permis de visualiser les différences entre les stations (autrement dit entre les différents types sédimentaires) pour chaque campagne de mesure tandis que le test de Wilcoxon-Mann-Whitney a permis de visualiser une différence significative entre les deux campagnes de mesure en considérant l'ensemble des stations (autrement dit de visualiser l'impact des phytodétritus sur la zone d'étude).

Tableau III-III : Synthèse des tests non-paramétriques appliqués aux données de flux totaux. Les croix indiquent une différence significative ($P < 0,05$).

		O_2	NH_4^+	NO_3^-	NO_2^-	HPO_4^{2-}	$Si(OH)_4$
<i>Kruskall-Wallis</i>	Mars	X	X	X	X		
	Mai	X	X	X	X		X
<i>Wilcoxon-Mann-Whitney</i>		X		X	X	X	

3.2. Profils de concentrations et flux diffusifs

a) Comment interpréter un profil de concentration ?

Les processus de diagenèse précoce sont invariablement réfléchis dans les eaux interstitielles des sédiments, que l'on s'intéresse aux processus d'oxydo-réduction microbiologiques ou abiotiques ou encore aux phénomènes de dissolution/précipitation. La phase aqueuse est le siège de nombreuses réactions visibles selon l'échelle de temps prise en compte et les concentrations mises en jeu. L'analyse et la quantification de ces processus dans les sédiments récents consistent à mesurer des profils de concentrations dans la fraction dissoute (en fonction de la profondeur).

Les différentes formes de profils observées dans les eaux interstitielles des sédiments marins sont schématisées dans la Figure III-12.

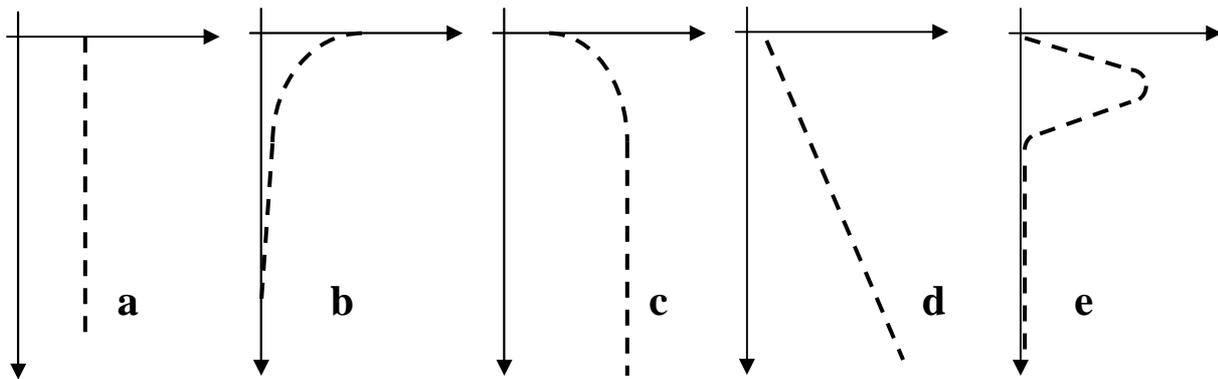


Figure III-12 : Représentation schématique des différentes formes de profils de concentrations mesurés dans les eaux interstitielles des sédiments marins en fonction de la profondeur (d'après Chailloux, 2003).

(a) La concentration dans les eaux interstitielles reste constante en fonction de la profondeur et du temps. Il n'y a pas de réaction diagénétique.

(b) Un profil concave indique une consommation d'un élément (e.g., consommation de l'oxygène lors de l'oxydation de la matière organique). Un gradient de concentration s'établit entre la profondeur de consommation maximale et l'interface eau/sédiment. Si le système est à l'équilibre, une réaction de consommation conduit au développement d'une profondeur de pénétration de l'élément.

(c) Le profil convexe présenté traduit la libération d'un élément à proximité de l'interface eau/sédiment.

(d) Le profil présenté ici traduit également la libération d'un élément mais celle-ci s'étend ici sur toute la colonne sédimentaire.

(e) Le dernier cas est plus complexe et associe deux mécanismes réactionnels. On voit ici un maximum en sub-surface traduisant la libération d'un composé en zone oxicque. En profondeur, ce composé est consommé par un second mécanisme réactionnel. C'est par exemple le cas des nitrates qui sont produits en zone oxicque par nitrification puis consommés en zone anoxique par dénitrification.

b) Oxygène

Les profils d'oxygène montrent une relative homogénéité d'allure. A partir de concentrations proches de la saturation en oxygène dans la colonne d'eau on observe une diminution de la concentration en profondeur (Figure III-13 A). La pénétration de l'oxygène dans l'eau interstitielle du sédiment est faible pour les stations EM, ES et SC (2, 2,5 et 3,5 mm respectivement) mais augmente à la station W (plus de 11 mm). Les flux diffusifs calculés à partir de la partie linéaire de ces gradients de concentration sont compris entre $11,05 \pm 4,07$ et $1403 \pm 286 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Figure III-13 B).

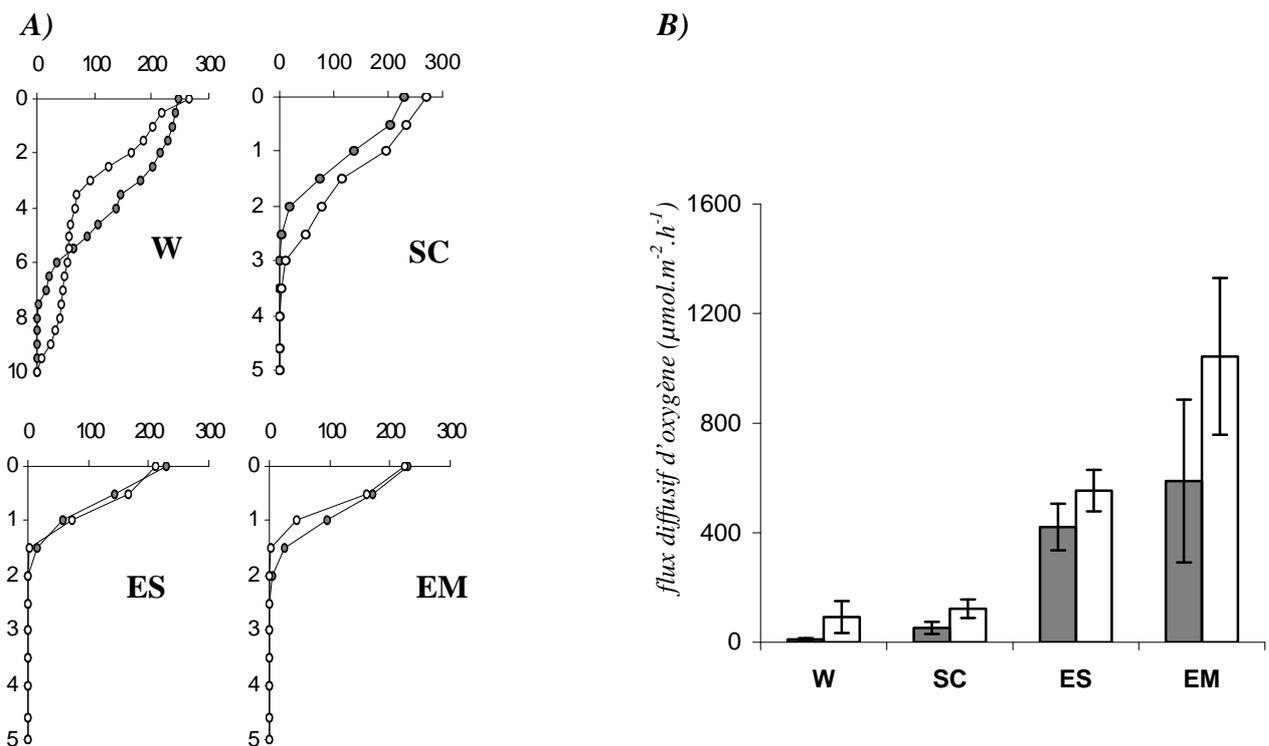


Figure III-13 :

A) Profils de concentrations d'oxygène (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) en fonction de la profondeur (ordonnées, en mm) mesurés au cours des échantillonnages de mars (gris) et mai (blanc) 2003. Les écart-types ne sont pas représentés par souci de lisibilité.

B) Flux diffusifs calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle. Les barres verticales représentent l'écart-type.

c) Ammonium

L'allure générale des profils moyens d'ammonium montre généralement une nette augmentation de la concentration avec la profondeur (Figure III-14 A). De ce fait le gradient $(dC/dz)_{z=0}$ sera estimé à partir de la pente de la régression linéaire. Ces flux diffusifs sont dirigés vers la colonne d'eau et sont toujours supérieurs aux flux totaux d'ammonium. Les valeurs moyennes de ces flux diffusifs sont comprises entre $2,5 \pm 0,7 \mu\text{mol NH}_4^+ \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Station W) et $54,9 \pm 8,1 \mu\text{mol NH}_4^+ \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Station EM).

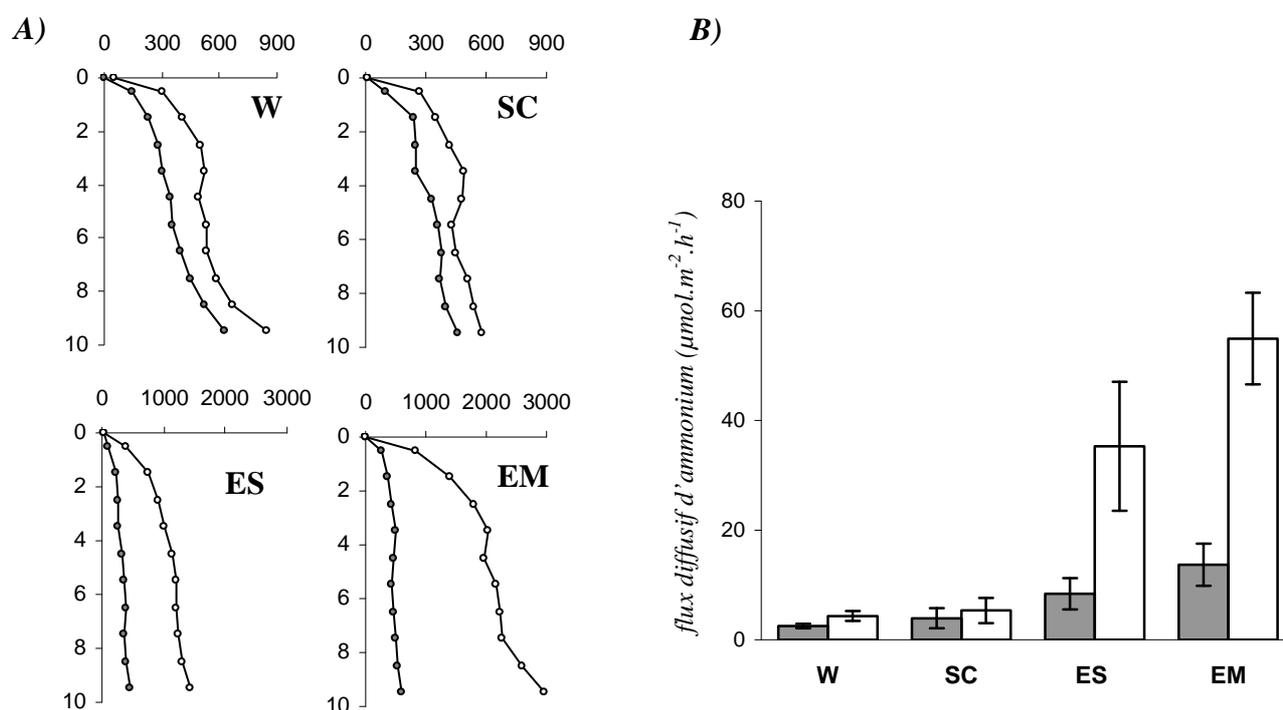


Figure III-14 :

A) Profils de concentrations d'ammonium (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) mesurés au cours des échantillonnages de mars (gris) et mai (blanc) 2003. Les écart-types ne sont pas représentés par souci de lisibilité.

B) Flux diffusifs calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Des différences significatives sont mesurées entre les stations pour les deux campagnes avec une augmentation des flux d'ammonium de mars à mai, particulièrement pour les stations estuariennes (Figure III-14 B).

d) Nitrates

Les concentrations de nitrates dans l'eau interstitielle varient entre des valeurs proches de zéro en profondeur et des concentrations maximales à proximité de l'interface eau-sédiment. Ce pic de sub-surface est généralement localisé au niveau des trois premiers centimètres (Figure III-15 A). La formulation détaillée au Chapitre II sera donc utilisée pour l'ajustement de ce profil et le calcul du flux diffusif. Il en résulte un flux diffusif dirigé vers la colonne d'eau compris entre $0,7 \pm 0,1 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Station SC) et $23,6 \pm 6,5 \mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Station EM).

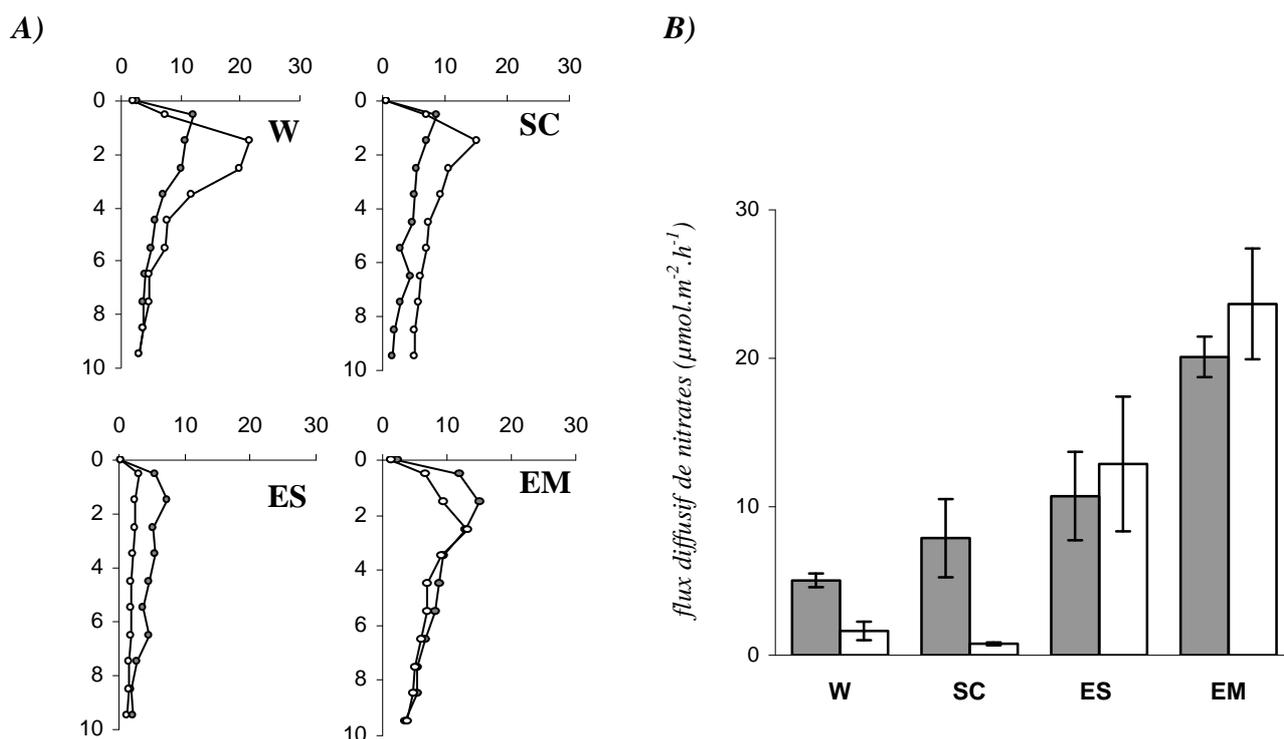


Figure III-15 :

A) Profils de concentrations de nitrates (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) mesurés au cours des échantillonnages de mars (gris) et mai (blanc) 2003. Les écart-types ne sont pas représentés par souci de lisibilité.

B) Flux diffusifs calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle. Les barres verticales représentent l'écart-type.

On remarque une diminution des flux diffusifs de nitrates de la première à la deuxième campagne pour les stations W et SC tandis que ces flux augmentent pour les stations estuariennes, ceci témoignant de modifications dans les concentrations de nitrates dans les eaux interstitielles (Figure III-15 B).

e) Nitrites

Les profils de concentrations de nitrites sont assez similaires à ceux de nitrates avec des valeurs quasi nulles en profondeur et un pic de concentration détecté à proximité de l'interface eau-sédiment (Figure III-16 A). Les concentrations mesurées sont faibles, toujours inférieures à $12 \mu\text{mol.l}^{-1}$. Les flux diffusifs résultant de ces gradients de concentrations sont positifs et on mesure un relargage de nitrites compris entre $0,5 \pm 0,2 \mu\text{mol NO}_2^- .\text{m}^{-2} .\text{h}^{-1}$ (Station W) et $11,3 \pm 4,4 \mu\text{mol NO}_2^- .\text{m}^{-2} .\text{h}^{-1}$ (Station EM).

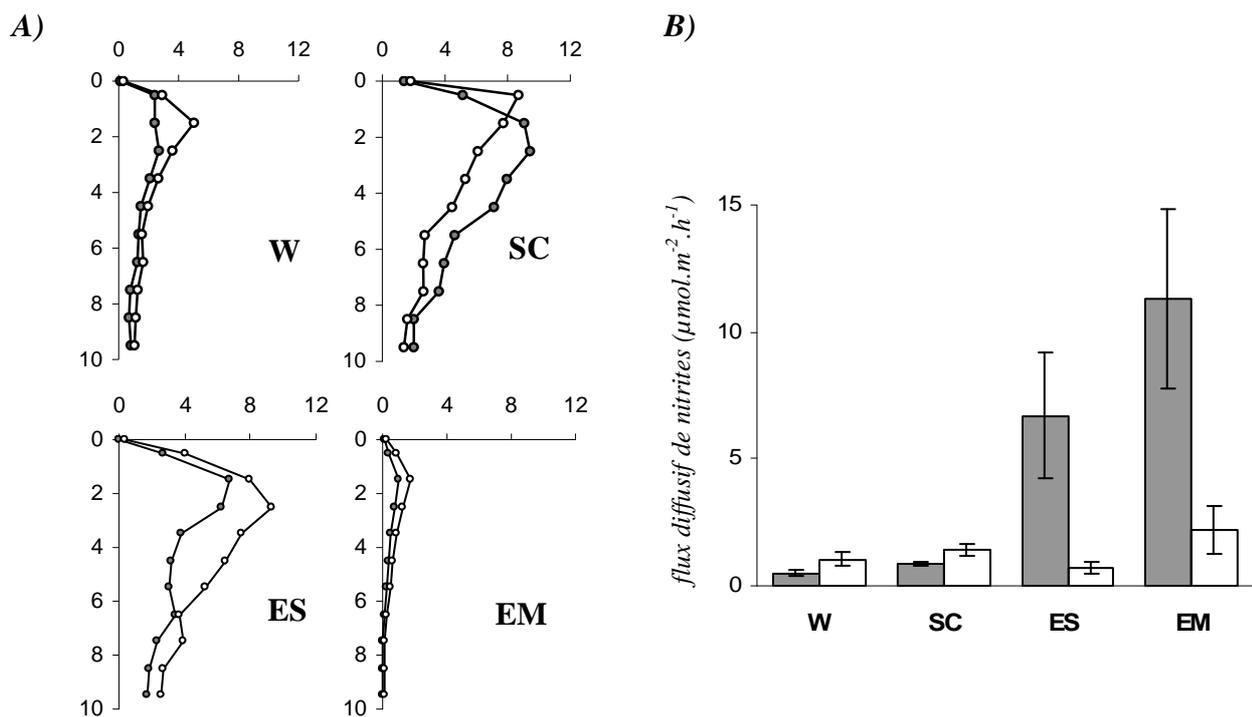


Figure III-16 :

A) Profils de concentrations de nitrites (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) mesurés au cours des échantillonnages de mars (gris) et mai (blanc) 2003. Les écart-types ne sont pas représentés par souci de lisibilité.

B) Flux diffusifs calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Des différences entre les stations sont mesurées en mars avec un gradient croissant de la station W à la station EM mais ce schéma disparaît en mai lorsque le relargage diffusif de nitrites chute fortement aux stations estuariennes (Figure III-16 B).

f) Phosphates

Les profils de concentration de phosphates sont beaucoup plus variables que les autres sels nutritifs (Figure III-17 A). Les concentrations sont faibles en profondeur et sont plus élevées dans les 5 centimètres superficiels. Ce type de profil peut être ajusté à l'aide de l'équation déjà utilisée pour les profils de nitrates et nitrites. Les flux diffusifs calculés présentent des valeurs minimales à la station W ($0,2 \pm 0,1 \mu\text{mol PO}_4^{2-} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) et des valeurs maximales à la station EM ($2,1 \pm 0,1 \mu\text{mol PO}_4^{2-} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) (Figure III-17 B).

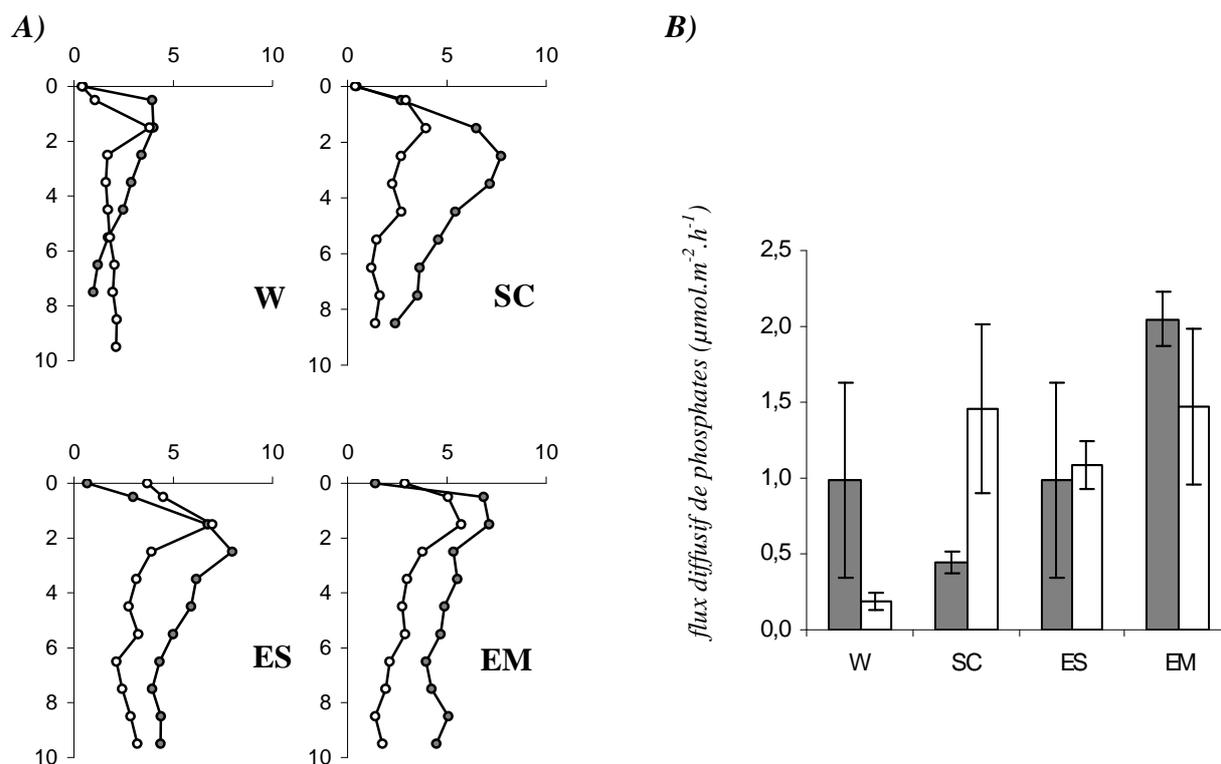


Figure III-17 :

A) Profils de concentrations de phosphates (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) mesurés au cours des échantillonnages de mars (gris) et mai (blanc) 2003. Les écart-types ne sont pas représentés par souci de lisibilité.

B) Flux diffusifs calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle. Les barres verticales représentent l'écart-type.

g) *Silicates*

On retrouve pour les silicates des profils de concentration semblables à ceux déjà décrits pour les nitrates et les nitrites. Ceux-ci se caractérisent par des valeurs faibles en profondeur et un pic de concentration détecté à proximité de l'interface eau-sédiment (Figure III-18 A). Les flux diffusifs résultant de ces gradients de concentration sont positifs et on mesure donc un relargage de silicates compris entre $1,8 \pm 0,6 \mu\text{mol Si(OH)}_4 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Station W) et $115 \pm 16 \mu\text{mol Si(OH)}_4 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Station EM). Encore une fois, on voit une opposition nette entre les sédiments sableux (Stations W et SC) et les sédiments envasés (ES et EM). D'un point de vue général, les flux diffusifs ont tendance à diminuer de la première à la deuxième campagne pour les stations les plus sableuses alors que la tendance inverse est observée au sein des vases estuariennes (Figure III-18 B).

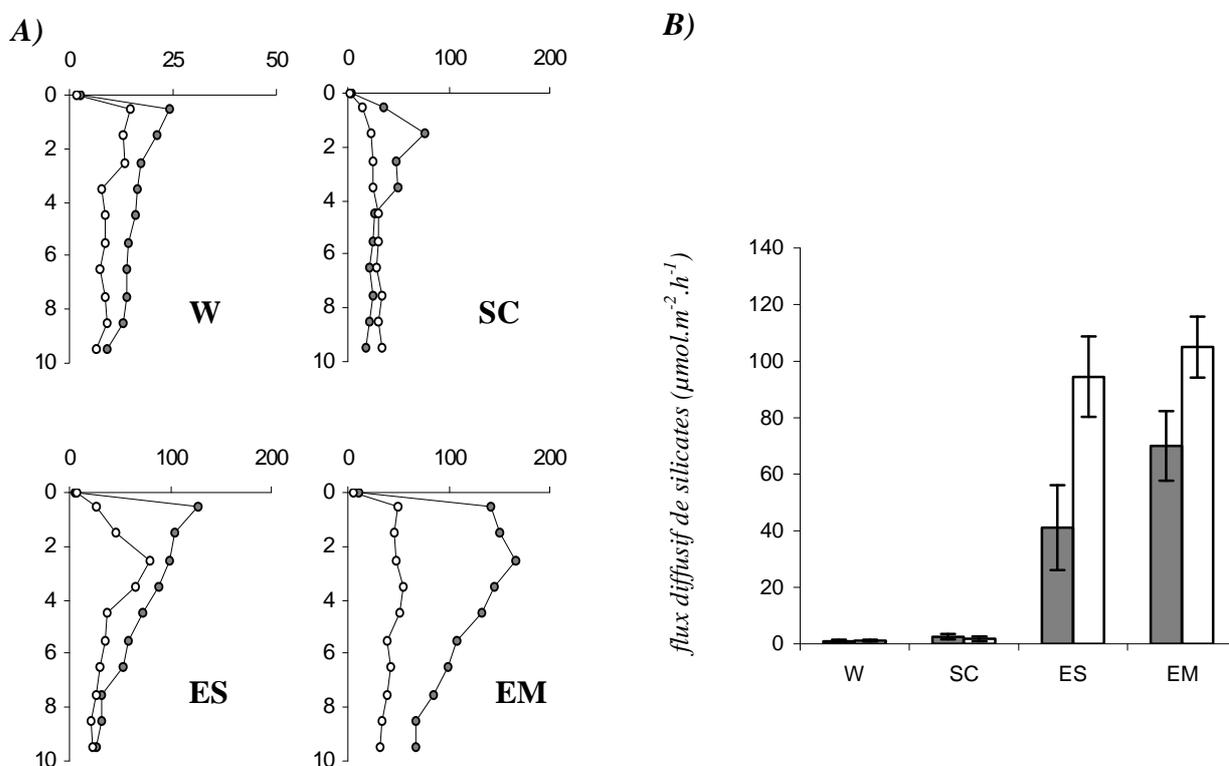


Figure III-18 :

A) Profils de concentrations de silicates (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) mesurés au cours des échantillonnages de mars (gris) et mai (blanc) 2003. Les écart-types ne sont pas représentés par souci de lisibilité.

B) Flux diffusifs calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle. Les barres verticales représentent l'écart-type.

IV - CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES

Les abondances bactériennes mesurées au cours de ce suivi sont comprises entre $0,6 \cdot 10^7$ et $3,3 \cdot 10^7$ cell.ml⁻¹, ce qui est relativement conforme aux mesures effectuées par d'autres auteurs au sein d'écosystèmes comparables (par exemple 10^7 à 10^8 cell.ml⁻¹ pour Hubas, 2006). Après conversion de ces abondances en biomasses bactériennes, on peut observer pour chaque campagne de prélèvement une différence significative entre les stations (KW, $P < 0,05$) avec des valeurs minimales pour la station W en mars ($1,3 \text{ mg C.m}^{-2}$) et maximales pour la station EM en mai ($6,5 \text{ mg C.m}^{-2}$). On constate en outre une augmentation significative (WMW, $P < 0,05$) des biomasses bactériennes de la première à la deuxième campagne (Tableau III-IV).

La macrofaune peuplant les sédiments superficiels laisse apparaître des valeurs de biomasses moyennes (en mg PSLC.m⁻²) assez faibles pour chaque station, de l'ordre de quelques dizaines de mg.m⁻² à l'exception notable de la station SC lors de la première campagne (plus de $1860 \text{ mg PSLC.m}^{-2}$). Il convient de préciser que lors de cette campagne, un grand nombre de bivalves *Cerastoderma edule* avait été prélevé dans les carottes.

Tableau III-IV: Caractéristiques biologiques des différentes stations. Les abondances et biomasses bactériennes ainsi que les biomasses et densités de la macrofaune récoltées au cours des mois de mars et mai 2003 sont indiquées.

station	abondance bactérienne (10 ⁷ Cell.ml ⁻¹)		biomasse bactérienne (mg C.m ⁻²)		biomasse macrofaune (mgPSLC.m ⁻²)		densité macrofaune (ind.m ⁻²)	
	Mars	Mai	Mars	Mai	Mars	Mai	Mars	Mai
Wimereux	0,64	0,89	1,27	1,78	68,7	11,3	32	81
Sainte-Cécile	0,73	1,31	1,44	2,6	1894,6	191,2	347	46
Estuary Sand	1,78	2,91	3,54	5,77	167,3	9,1	166	25
Estuary Mud	2,19	3,27	4,36	6,51	492,8	4,3	435	11

Le Tableau III-V détaille la composition faunistique des différents sites ainsi que de l'évolution de celle-ci en réponse aux apports phytodétritiques.

Tableau III- V : Nombre d'espèces, dominances moyennes et biomasses (en mg PSLC.m⁻²) recensées sur les sites d'études lors des deux campagnes de prélèvement.

Wimereux							
Campagne 1				Campagne 2			
Groupe	Nb sp	Dominance (%)	Biomasse	Groupe	Nb sp	Dominance (%)	Biomasse
Crustacés	3	62,5	2,62	Crustacés	3	72	7,02
Polychètes	1	37,5	66,09	Polychètes	2	28	4,30
Bivalves	0	0	0	Bivalves	0	0	0
Poissons	0	0	0	Poissons	0	0	0
Total	4	100	68,71	Total	5	100	11,32
Sainte-Cécile							
Campagne 1				Campagne 2			
Groupe	Nb sp	Dominance (%)	Biomasse	Groupe	Nb sp	Dominance (%)	Biomasse
Crustacés	1	2,0	35,80	Crustacés	1	30,8	1,71
Polychètes	2	3,1	49,62	Polychètes	2	30,8	13,21
Bivalves	1	94,9	1809,25	Bivalves	2	38,5	176,27
Poissons	0	0	0	Poissons	0	0	0
Total	4	100	1894,67	Total	5	100	191,20
Estuary Sand							
Campagne 1				Campagne 2			
Groupe	Nb sp	Dominance (%)	Biomasse	Groupe	Nb sp	Dominance (%)	Biomasse
Crustacés	0	0	0	Crustacés	0	0	0
Polychètes	2	93,6	165,71	Polychètes	3	100	9,09
Bivalves	0	0	0	Bivalves	0	0	0
Poissons	1	6,4	2	Poissons	0	0	0
Total	3	100	167,36	Total	3	100	9,09
Estuary Mud							
Campagne 1				Campagne 2			
Groupe	Nb sp	Dominance (%)	Biomasse	Groupe	Nb sp	Dominance (%)	Biomasse
Crustacés	0	0	0	Crustacés	0	0	0
Polychètes	1	42,3	462,60	Polychètes	2	100	4,32
Bivalves	1	0,8	21,21	Bivalves	0	0	0
Poissons	1	56,9	8,99	Poissons	0	0	0
Total	3	100	492,79	Total	2	100	4,32

Le peuplement observé à Wimereux est paucispécifique avec un cortège spécifique dominé par les crustacés amphipodes, représentés par les espèces *Bathyporeia sarsi* et *Bathyporeia pilosa* ; la présence d'annélides polychètes tels que *Scolelepis squamata* et *Arenicola marina* est assez constante. La biomasse totale de macrofaune demeure cependant très faible.

Les stations ES et EM se démarquent de la station SC lors de la première campagne par une dominance des Annélides polychètes *Hediste (Nereis) diversicolor* (55,3 % de l'abondance totale) et *Heteromastus filiformis* (38,2 % de l'abondance totale). On observe une densité importante de juvéniles du poisson *Pleuronectes platessa* à la station EM au mois de mars (environ 990 individus.m⁻²) mais la biomasse résultante reste faible (9 mg PSLC.m⁻²).

Un total de 16 espèces a ainsi pu être identifié à partir du tamisage des sédiments en fin d'incubation. La faune s'est avérée être composée presque exclusivement de polychètes, de mollusques et de crustacés, dans diverses proportions selon le site. Bien que la surface de sédiment échantillonnée au cours de cette opération soit insuffisante, des assemblages macrofaunistiques peuvent être mis en évidence. La composition faunistique des différentes stations est résumée dans le tableau III- VI.

Les assemblages benthiques retrouvés aux stations estuariennes peuvent ainsi être rattachés au faciès à *Abra alba* - *Macoma balthica* - *Donax vittatus* du peuplement à *Abra alba* (Desroy *et al.*, 2002), bien que des études antérieures tendent à rattacher cette zone à la communauté oligospécifique à *Macoma balthica* (Petersen, 1913). En revanche, la composition faunistique observée sur la plage de Wimereux est rattachée au peuplement des sables fins intertidaux (Dewarumez *et al.*, 1988) généralement considéré comme étant un faciès d'appauvrissement de la communauté à *Abra alba* - *Corbula gibba* décrite par Cabioch & Glaçon (1975). En raison des fortes abondances de *Cerastoderma edule* trouvées en mars il est difficile de relier la station de Sainte-Cécile à un assemblage spécifique.

Tableau III-VI : Principales espèces macrobenthiques récoltées au niveau des stations échantillonnées. (+ indique les espèces les plus abondantes, les espèces restantes sont seulement présentes à des densités de 1 à 3 individus par 0,28 m²).

Wimereux		Sainte-Cécile		Stations ES et EM	
<u>Crustacea amphipoda</u>		<u>Crustacea amphipoda</u>		<u>Polychaeta</u>	
<i>Bathyporeia pilosa</i>	+	<i>Bathyporeia sarsi</i>		<i>Heteromastus filiformis</i>	+
<i>Bathyporeia sarsi</i>	+	<u>Polychaeta</u>		<i>Hediste diversicolor</i>	+
<i>Haustorius arenarius</i>		<i>Hediste diversicolor</i>		<i>Nephtys hombergii</i>	
<u>Polychaeta</u>		<i>Nephtys hombergii</i>		<u>Mollusca</u>	
<i>Arenicola marina</i>	+	<i>Glycera trydactyla</i>		<i>Macoma balthica</i>	
<i>Scolelepis squamata</i>		<u>Mollusca</u>		<u>Pisces</u>	
		<i>Cerastoderma edule</i>	+	<i>Pleuronectes platessa</i>	

V - VARIABILITÉ SPATIALE

L'analyse sédimentaire des différentes stations montre l'existence d'un gradient granulométrique marqué. Le pourcentage de particules fines lors de la première campagne est quasiment nul à la station W, inférieur à 1% pour les stations SC et ES et supérieur à 10 % pour la station EM. Ce gradient est encore plus accentué lors de la seconde campagne (Figure III-3 et Tableau III-II). Pour de nombreux auteurs le principal facteur régissant la taille moyenne des particules des plages est le régime hydrodynamique (MacLachlan *et al.*, 1996, Incera *et al.*, 2003). Ainsi, aux zones de haute énergie comme l'estran sableux de Wimereux correspond une sédimentation plus grossière et, inversement, aux zones plus abritées comme les estuaires (Station ES et EM) correspond une sédimentation plus fine avec en outre des apports de particules fines par la Canche. La zone de bêche de la plage de Sainte-Cécile correspond à un milieu d'hydrodynamisme moyen et on retrouve un pourcentage de particules fines intermédiaire entre les stations EM et W.

De nombreux autres paramètres sont étroitement liés à ce gradient granulométrique. Ainsi, une porosité faible de l'ordre de 0,3 est mesurée aux stations W et SC, valeur caractérisant les sédiments sableux perméables (Huettel *et al.*, 2000), tandis qu'un gradient vertical exponentiel est observé aux stations estuariennes avec des porosités de surface de l'ordre de 0,8-0,9. Le compartiment bactérien montre une biomasse nettement plus élevée au sein des sédiments estuariens par rapport aux stations W et SC, ce qui est en accord avec les travaux antérieurs de Meyer-Reil *et al.* (1977) ou encore de Herndl *et al.* (1989) qui démontrent l'existence d'une corrélation négative entre l'abondance bactérienne et la taille moyenne des particules. L'intensité des processus de minéralisation dépend largement de l'abondance et de l'activité des organismes minéralisateurs aussi bien que de la quantité et la labilité de la matière organique (Arnosti & Holmer, 2003). Il en découle que les variations spatiales décrites en termes de paramètres sédimentaires sont logiquement retrouvées en termes d'échange des composés dissous. Les échanges de composés dissous à l'interface eau-sédiment suivent donc un gradient d'intensité croissant des sables exposés aux vases estuariennes, comme l'attestent les corrélations hautement significatives qui sont mesurées entre les flux totaux et diffusifs d'oxygène et d'ammonium et les caractéristiques sédimentaires telles que le pourcentage de particules fines ou le contenu en carbone organique (Tableau III-VII).

Tableau III-VII: Coefficients de corrélation de Pearson entre les différents paramètres ($n=32$) : Flux totaux (Tot xx), Flux diffusifs (Diff xx), Biomasse de macrofaune (MacF), biomasse bactérienne (Bact), ainsi que différents paramètres sédimentaires (pelite %, Total Organic Carbon: TOC). Les coefficients significatifs à $P < 0.05$ apparaissent en gras.

	Tot O ₂	Tot NH ₄ ⁺	Tot NO ₃ ⁻	Tot NO ₂ ⁻	Diff O ₂	Diff NH ₄ ⁺	Diff NO ₃ ⁻	Diff NO ₂ ⁻	MacF	Bact	pelite %	TOC
TOC	0,647	0,801	-0,023	0,541	0,957	0,808	0,864	0,437	-0,249	0,905	0,950	1,000
pelite %	0,634	0,775	0,039	0,616	0,952	0,839	0,883	0,324	-0,214	0,849	1,000	
Bact	0,641	0,874	0,274	0,661	0,952	0,885	0,786	0,251	-0,361	1,000		
MacF	0,444	-0,117	-0,163	-0,123	-0,302	-0,266	-0,024	-0,046	1,000			
Diff NO ₂ ⁻	0,249	0,262	-0,446	-0,388	0,341	-0,050	0,469	1,000				
Diff NO ₃ ⁻	0,708	0,762	-0,162	0,437	0,878	0,712	1,000					
Diff NH ₄ ⁺	0,551	0,670	0,240	0,819	0,877	1,000						
Diff O ₂	0,632	0,804	0,004	0,639	1,000							
Tot NO ₂ ⁻	0,520	0,494	0,434	1,000								
Tot NO ₃ ⁻	-0,148	0,003	1,000									
Tot NH ₄ ⁺	0,714	1,000										
Tot O ₂	1,000											

Il apparaît important à ce stade de comparer nos résultats avec ceux obtenus par d'autres auteurs avec des méthodes de prélèvement et d'analyses comparables. Si les études de flux de substances dissoutes à l'interface eau-sédiment sont relativement nombreuses en domaine subtidal, les études portant sur le domaine intertidal sont plus rares.

Les demandes benthiques en oxygène s'inscrivent notamment le long d'un gradient retrouvé par ailleurs. Ainsi les sédiments sableux perméables présentent les flux les plus faibles (de 139 à 400 $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$), en accord avec les mesures de Dauwe *et al.* (2001) comprises entre 95 et 175 $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ pour des sédiments sableux intertidaux fortement exposés en Mer du Nord. Les stations estuariennes sont au contraire caractérisées par des flux nettement plus intenses (de 707 à 1640 $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$), conformément aux valeurs reportées par Boon *et al.* (1999) qui sont comprises entre 406 et 1704 $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ pour un sédiment intertidal vaseux. D'un point de vue global, nos données couvrent une vaste échelle comparativement aux mesures effectuées en mer Baltique, en zone subtidale, par Conley *et al.* (1997) (462 à 526 $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) ou dans une mer oligotrophe comme la Méditerranée (155 à 368 $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) (Denis & Grenz, 2003). Ceci s'explique certainement par la variété des substrats meubles inclus dans cette étude, allant des sables de plage fortement battus aux sédiments plus envasés trouvés à proximité de l'embouchure de la Canche. Des constats similaires peuvent être appliqués aux flux d'ammonium avec une plus grande participation des vases estuariennes aux relargages (Hammond *et al.* (1985): 40– 208

$\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; *cette étude*: 79-240 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) par rapport aux sables exposés (Hammond *et al.* (1985): 4–67 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; *cette étude*: 0,5-49 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$).

La direction des flux de sels nutritifs et les valeurs mesurées dans notre étude sont en accord avec la bibliographie existante à l'exception notable des flux de silicates. En effet, de nombreux auteurs s'accordent à décrire un processus de sédimentation des tests de diatomées benthiques qui s'accumulent alors dans les sédiments superficiels et engendrent un flux de silicates dirigé vers la colonne d'eau (Marinelli, 1994 ; Rahm *et al.*, 1996). Il faut toutefois préciser ici que les écarts-types associés aux mesures de silicates sont importants et nous empêchent de tirer des enseignements clairs quant aux processus impliquant la silice.

VI – ROLE DE LA FAUNE BENTHIQUE DANS LES ECHANGES DISSOUS A L'INTERFACE EAU-SEDIMENT

Les processus aboutissant à la dégradation et au recyclage de la matière organique dans les systèmes sédimentaires ne peuvent être résumés à de simples réactions chimiques. La forte composante biotique de ces processus est indiscutable. Une des questions régulièrement posée lors des études biogéochimiques est de caractériser et éventuellement hiérarchiser la participation des différents compartiments de la faune benthique aux réactions de minéralisation.

De manière générale, l'ensemble de la communauté scientifique atteste de l'importance capitale du compartiment microbien dans les réactions biogéochimiques (Cammen, 1991 ; Middelburg *et al.*, 2005 ; Spilmont, 2004 ; Hubas, 2006) tandis que le rôle de la méio- et macrofaune est plus discutée. Ces observations se trouvent confirmées par notre étude qui ne considèrerait que les compartiment bactérien et macrobenthique (Figure III-19). On peut observer une corrélation hautement significative ($r = 0,640$, $n = 32$, $P < 0,005$) entre la minéralisation de la matière organique (estimée à partir de la SOD) et la biomasse bactérienne, tandis qu'aucune relation entre macrofaune et minéralisation ne semble se dégager ($r = 0,476$, $n = 32$, $P < 0,005$).

Pour beaucoup d'auteurs, la diversité faunistique est directement liée au type de substrat. Dans cette étude, les assemblages macrofaunistiques des stations estuariennes sont dominées par des polychètes et des bivalves, conformément à ce qui est généralement observé pour les vasières intertidales (Mortimer *et al.*, 1999 ; Desroy & Denis, 2004) tandis que les sables fins de Wimereux sont caractérisés par une nette dominance des crustacés pérecarides, dominance couramment décrite pour les plages intertidales (Lastra *et al.*, 2006).

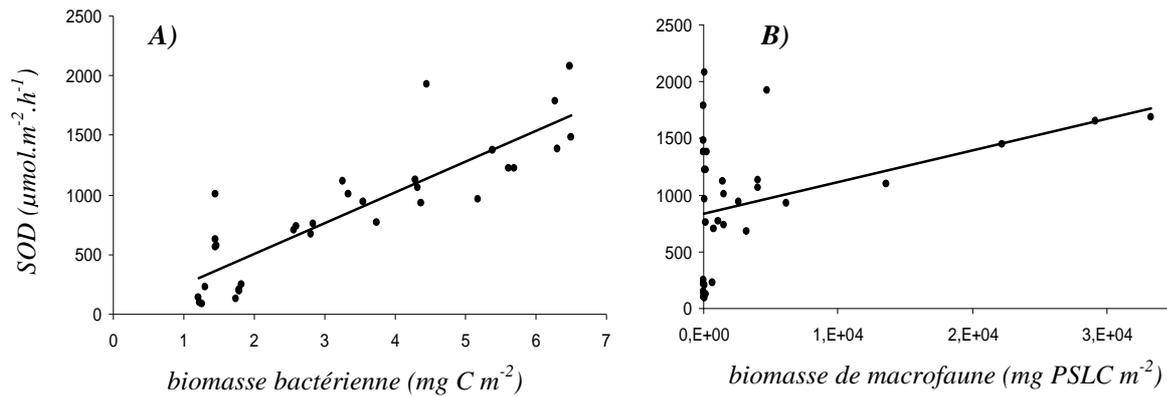


Figure III-19 : Relation entre les biomasses bactériennes (A), de Macrofaune (B) et l'intensité des processus de minéralisation.

Ces différences de composition faunistique peuvent interagir avec les processus biogéochimiques. En effet, si de nombreux travaux confirment que la présence de macrofaune augmente l'oxygénation du sédiment et stimule ainsi la minéralisation aérobie (Kristensen *et al.*, 1991 ; Gilbert *et al.*, 1995), cette stimulation dépend fortement du comportement des espèces dominantes. Par exemple, Mermillod-Blondin *et al.* (2005) ont constaté que la bioturbation résultant de l'activité du bivalve *Cerastoderma edule* et de l'amphipode *Corophium volutator* permet un brassage du sédiment sur la profondeur de 2 centimètres tandis que l'action du polychète *Hediste (Nereis) diversicolor* s'étend elle jusqu'à la profondeur de 4 centimètres. Ainsi, on peut s'attendre à ce que les effets stimulants de la macrofaune soient plus intenses en présence d'une faune à la fois plus abondante et plus active.

Cette participation de la macrofaune aux échanges de composés dissous à l'interface eau-sédiment est particulièrement visible à travers l'exemple de la station Sainte-Cécile qui se démarque au mois de mars 2003 par des valeurs de flux très élevées. La forte biomasse de macrofaune trouvée à cette date (liée aux densités importantes du bivalve *Cerastoderma edule*) peut expliquer cette brusque augmentation des processus de minéralisation. Cet évènement est assez remarquable, car si on considère l'ensemble des stations et des dates (Tableau III-VII), la biomasse de macrofaune n'est corrélée avec aucun paramètre biogéochimiques. En revanche des corrélations significatives apparaissent si on considère uniquement les quatre carottes de la station SC en mars, notamment entre la biomasse de macrofaune et les flux totaux d'oxygène, d'ammonium et de nitrates (Tableau III-VIII).

Tableau III-VIII : Coefficient de corrélation de Pearson calculé entre les différents paramètres (MacF : biomasse de macrofaune, Bact : biomasse bactérienne, Tot xx : flux totaux, OC : carbone organique). Les coefficients significatifs à $P < 0,05$ apparaissent en gras.

A) Totalité des stations et des dates ($n = 32$)

B) Station SC lors du mois de mars ($n = 4$)

A)	Tot O ₂	Tot NH ₄ ⁺	Tot NO ₃ ⁻	Tot NO ₂ ⁻	OC	Bact
MacF	0,476	- 0,179	- 0,15	- 0,154	- 0,265	- 0,333
Bact	0,64	0,946	- 0,291	0,704	0,922	

B)	Tot O ₂	Tot NH ₄ ⁺	Tot NO ₃ ⁻	Tot NO ₂ ⁻	OC	Bact
MacF	0,984	0,986	- 0,913	- 0,769	- 0,412	- 0,231

Ces corrélations tendraient à prouver que les échanges dissous à la station SC au mois de mars sont principalement influencés par l'action de la macrofaune. La Figure III-20 tente de distinguer la participation des bactéries et celle du bivalve *Cerastoderma edule* aux flux d'oxygène et d'ammonium. L'ordonnée à l'origine de ces droites de corrélation correspond théoriquement à un flux mesuré en absence de macrofaune et donc à un flux imputable au compartiment bactérien ainsi qu'aux processus de diffusion. On trouve ainsi des valeurs de flux total de $- 496,6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ pour l'oxygène et de $7,3 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ pour l'ammonium, valeurs intermédiaires entre celles mesurées à Wimereux et celles mesurées dans l'estuaire de la Canche, et proches des valeurs trouvées lors de la seconde campagne à cette même station SC.

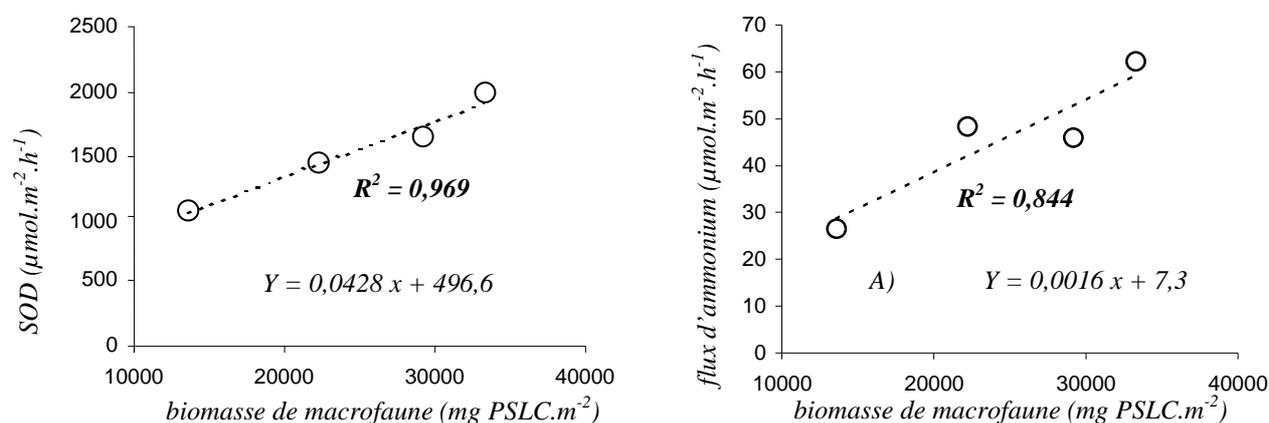


Figure III-20: Demande Benthique en Oxygène et flux totaux d'ammonium en fonction de la biomasse de macrofaune pour la station Sainte-Cécile. Les équations des régressions linéaires ainsi que les coefficients de détermination sont également indiqués.

Il semble donc que le gradient d'intensité de minéralisation observé résulte principalement de l'activité bactérienne, la macrofaune n'ayant qu'une action de facilitation par le biais de la bioturbation qui stimule la croissance bactérienne (Grossman & Reichardt, 1991). Cependant,

dans certaines conditions de biomasse de macrofaune exceptionnellement fortes, l'activité bactérienne devient négligeable par rapport à celle de la macrofaune qui va alors pouvoir influencer les échanges à l'interface eau-sédiment. Comme ceci avait déjà été rapporté par Asmus *et al.* (1993), cette intensification des rejets d'azote dissous en présence de *Cerastoderma edule* proviendrait majoritairement de l'activité excrétrice de ces organismes plutôt que d'une stimulation des processus microbiens de dégradation de la matière organique du fait d'une bioturbation accrue.

Si l'impact de la macrofaune sur les échanges de substances dissoutes semble limité, la réduction drastique des biomasses de macrofaune pourrait laisser supposer que la réciproque (l'impact des flux biogéochimiques sur la macrofaune) n'est pas forcément vraie. Ainsi des phénomènes de migration de crustacés pécararides en réponse à des épisodes d'anoxie des sédiments ont déjà été rapportés (Hervant *et al.*, 1997 ; Pardal *et al.*, 2000). Au niveau de l'estuaire de la Canche, une réduction importante des effectifs de la macrofaune lors d'évènements de dépôts de mousses de mai a également été observée (Desroy & Denis, 2004).

La réduction de la biomasse macrobenthique au sein des sédiments sableux de Wimereux s'explique non pas par un impact négatif des apports de matière organique mais plutôt par la dynamique des populations présentes. En effet cette diminution de biomasse totale s'accompagne d'une nette augmentation de la densité de la population (Tableau III-III) et témoigne donc de la survenue d'un épisode de recrutement (arrivée de nombreux juvéniles de poids plus réduits). Les observations de Salvat (1967) confirment par ailleurs la récurrence d'un pic d'abondances des juvéniles de *B. pilosa* dans la zone d'étude en fin de printemps. Concernant les stations estuariennes, l'hypothèse d'un impact des dépôts phytodétritiques sur les communautés macrobenthiques en place ne peut être totalement écartée. La réduction de la profondeur de pénétration de l'oxygène ne peut pas être statistiquement mise en évidence au niveau des vases estuariennes et de ce fait un phénomène d'asphyxie de la macrofaune ne peut être invoqué, contrairement aux observations précédentes de Desroy & Denis (2004). D'autres hypothèses peuvent néanmoins être avancées comme une prédation intense des polychètes par les oiseaux limicoles abondants en baie de Canche, prédation facilitée par la remontée en surface des organismes du fait des dépôts de mousses (Luckzac, *comm. pers.*). Une autre hypothèse pouvant être retenue serait l'empoisonnement des sédiments par les sulfures, la minéralisation anaérobie étant également stimulée par les apports de matières organiques. De nombreux auteurs décrivent l'effet négatif des fortes teneurs en sulfure sur le compartiment macrobenthique (Miron & Kristensen, 1993). Cependant l'absence de mesures des concentrations en sulfures ne permet pas d'étayer cette hypothèse.

Finalement il est important de préciser que quel que soit le substrat, la surface recueillie pour les analyses de macrofaune (4 carottes soient $0,28 \text{ m}^2$) est inférieure à la surface d'échantillonnage minimale recommandé par de nombreux auteurs ($0,5 \text{ m}^2$ – Holme & McIntyre, 1970). De ce fait les données de biomasses macrobenthiques sont à considérer avec la plus grande prudence et les fluctuations observées dans les biomasses macrobenthiques pourraient n'être que la visualisation d'un sous-échantillonnage de la macrofaune ou de la récolte de quelques individus et espèces à fortes biomasse individuelle comme *Cerastoderma edule*.

VII - IMPACT DES PHYTODETRITUS SUR LES PROCESSUS DE MINERALISATION

La sédimentation massive de matériel phytodétritique est l'une des conséquences majeure du bloom de *P. globosa* sur le système benthique (Cadée, 1996), constat vérifié au cours du printemps 2003 par l'augmentation significative du contenu en carbone organique pour l'ensemble des stations étudiées (t-test, $P < 0,05$). Cette augmentation n'est cependant pas uniforme et les substrats vaseux apparaissent plus enrichis en carbone organique (+ 0,34 % poids sec de mars à mai) que les substrats perméables (+ 0,03 % poids sec de mars à mai). Travaillant sur l'impact des dépôts phytodétritiques en baie de Canche, Desroy & Denis (2004) supposaient que le forçage hydrodynamique était probablement le principal facteur contrôlant l'intensité des accumulations de matière organique avec des dépôts plus pérennes au sein des zones estuariennes qui sont abritées par nature. Par opposition, les plages sableuses exposées sont le siège d'une dispersion rapide du matériel particulaire qui limite toute accumulation importante de matière organique.

Il demeure difficile de relier ces apports de matière organique au bloom de *P. globosa* de manière incontestable. En effet, la caractérisation analytique de cette microalgue dans la colonne d'eau autrement que par l'observation en microscopie électronique est encore sujette à controverse au sein de la communauté scientifique. Le traçage du devenir des colonies sénescents de *P. globosa* dans les sédiments superficiels est compliqué du fait de la dégradation très rapide des pigments caractéristiques de cette algue. Bien qu'une algue soit étudiée, les analyses pigmentaires des sédiments superficiels ne permettent généralement pas d'identifier clairement la sédimentation du bloom de *P. globosa* (Hacquebart, 2002 ; Antajan *et al.*, 2004). On peut néanmoins tenter d'explorer une description qualitative sommaire de ces dépôts de matière organique au travers du

rapport molaire C/N (Tableau III-II). Le rapport élevé mesuré lors de la première campagne pour les stations sableuses (37 et 25 pour les stations W et SC respectivement) indique la présence de matière organique fortement dégradée qui peut s'expliquer par un hydrodynamisme intense, représentant un obstacle à l'accumulation de la matière organique fraîche dans ces sédiments. Au contraire, les stations estuariennes présentent des rapports C/N faibles (de l'ordre de 6 à 8), témoignant de la présence de matière organique peu dégradée dont le dépôt est facilité par un hydrodynamisme réduit. Lors de la seconde campagne, le rapport C/N dans les centimètres superficiels est faible pour les quatre stations ce qui traduit un apport massif de matière organique fraîche sur l'ensemble des stations. Ceci est corroboré sur l'ensemble de la zone d'étude par l'augmentation significative des quantités de carbone et d'azote organique particulières dans les sédiments superficiels.

Il convient cependant de s'interroger sur l'impact réel de ces dépôts phytodétritiques sur les flux benthiques. En effet de nombreux facteurs autres que les apports en matière organique peuvent être invoqués pour expliquer la régulation des flux de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment. La concentration en sels nutritifs dans la colonne d'eau ou la température sont souvent avancés pour expliquer tout ou partie de la variabilité des flux benthiques (Dollars *et al.*, 1991; Grenz *et al.*, 2000). Compte tenu du faible laps de temps entre les prélèvements et le début des incubations, le premier prélèvement réalisé au cours de ces incubations peut être considéré comme représentatif des conditions hydrologiques régnant lors de l'échantillonnage. Ces concentrations en sels nutritifs ainsi que la température mesurée *in situ* sont reprises dans le Tableau III-IX.

Tableau III-IX : Température, concentrations d'ammonium et de nitrates au sein de la colonne d'eau.

Station	Temp (°C)		NH ₄ ⁺ (μmol.l ⁻¹)		NO ₃ ⁻ (μmol.l ⁻¹)	
	Mars	Mai	Mars	Mai	Mars	Mai
W	10	11	2,05	1,54	1,04	0,84
SC	10	11	5,23	4,17	0,34	0,30
ES	11	11,7	9,31	7,23	0,74	1,23
EM	11	11,7	14,99	12,34	0,47	1,80

Les variations de la température demeurent relativement limitées, la gamme de variation allant de 10 à 11,7 °C. Une stimulation des processus de reminéralisation due à une élévation de la température ne peut donc pas être invoquée pour expliquer les variations temporelles mesurées au cours de cette étude. Le même constat s'applique aux variations de l'environnement hydrologique. Même si une diminution des concentrations d'ammonium est mise en évidence pour l'ensemble

des stations, cette évolution est trop limitée pour expliquer une augmentation des flux benthiques due à des modifications dans les processus de diffusion de cet élément. Dans le cas des nitrates, l'évolution des concentrations de cet élément est trop erratique pour être reliée à la dynamique des échanges à l'interface eau-sédiment. Ainsi, le bloom printanier et notamment les arrivées de matière organique qui en découlent apparaissent comme le facteur explicatif le plus probable pour expliquer la dynamique temporelle des flux d'oxygène et de sels nutritifs.

L'augmentation de la demande benthique en oxygène en réponse à un fort apport de matière organique est un phénomène observé par de nombreux auteurs (Overnell, 1995; Boon *et al.*, 1998,1999 ; Trimmer, 1999 ; Grenz *et al.*, 2000). Globalement, dans le cadre de cette étude, la valeur moyenne du flux total d'oxygène double de la première à la seconde campagne sauf pour la station SC, dont l'évolution atypique a déjà été détaillée plus haut. La simple étude de la demande benthique en oxygène comme indicateur des processus de minéralisation n'est cependant pas suffisante pour englober la diversité des réactions biogéochimiques, notamment au niveau du cycle de l'azote. Si l'on exclut la station SC dont l'évolution est perturbée par des abondances élevées de macrofaune, on peut clairement distinguer deux types d'environnement avec des fonctionnements biogéochimiques et des réponses aux apports organiques différentes.

7.1. Sédiments perméables (Station W)

Le fonctionnement de la station W se distingue nettement de celui des autres stations par des valeurs de flux plus faibles lors des deux campagnes ce qui confirme le constat fait par Shum & Sundby (1996) à savoir une faible réactivité apparente des environnements perméables. La granulométrie grossière de cette station privilégie les processus de transport advectif des composés dissous (Ehrenhauss *et al.*, 2004) limitant ainsi leur transformation par les voies métaboliques bactériennes à l'interface eau-sédiment. Cette texture sédimentaire et la forte advection en découlant limite également l'accumulation de matière et permet une plus grande pénétration de l'oxygène (13 mm en moyenne) et donc une prédominance des processus de dégradation aérobie au détriment des processus anaérobies (Denis, 1999). Le fonctionnement biogéochimique schématisé en Figure III-21 se caractérise par un rejet d'ammonium (résultant de la minéralisation de la matière organique) associé à une faible consommation de nitrates et les apports phytodétritiques ne semblent pas entraîner de modifications profondes de ce fonctionnement.

On peut toutefois nuancer ces résultats car la détermination des processus de minéralisation par incubation de carotte n'est pas la méthode la plus appropriée pour l'étude des zones sableuses

exposées aux vagues et aux courants, notamment du fait de la suppression totale de l'effet de l'hydrodynamisme et du taux de renouvellement de l'eau interstitielle, aussi nommé effet de pompage (*pumping*, Rusch *et al.*, 2000).

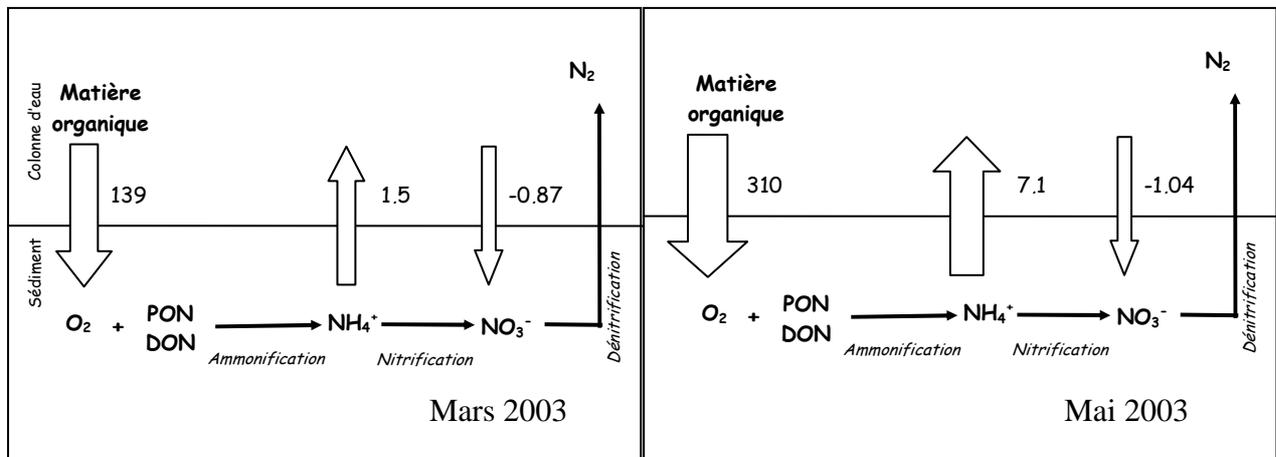


Figure III-21 : Représentation schématique des processus de minéralisation à la station Wimereux lors des deux campagnes d'échantillonnage (PON : Azote organique particulaire, DON : Azote organique dissous). Les flèches représentent les flux des différents sels nutritifs exprimés en $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$.

Des travaux récents suggèrent que d'importants volumes d'eau sont filtrés par ces sédiments perméables (Rusch & Huettel, 2000). Par exemple, Precht & Huettel (2004) ont pu estimer le taux de filtration d'un sédiment sableux intertidal à $42 \text{ l}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ alors qu'à 50 m de profondeur au large, il n'est plus que de $4,3 \text{ l}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$. De plus la microtopographie de ces zones sableuses peut fortement influencer les processus de transport de matière organique dans les sédiments superficiels (Huettel & Gust, 1992 ; Huettel & Rush, 2000). Ainsi, la méthodologie employée dans cette étude conduit certainement à une sous-estimation des processus de minéralisation. Ce biais méthodologique est malheureusement courant dans les études traitant des processus de minéralisation au sein des systèmes perméables (Boudreau *et al.*, 2001 ; Viollier *et al.*, 2003) et faussent la vision des scientifiques sur ces environnements.

7.2. Sédiments cohésifs (Stations ES et EM)

Les stations estuariennes se caractérisent par des valeurs de flux beaucoup plus importantes et donc des processus plus intenses quelle que soit la campagne considérée. Les bactéries benthiques présentent une biomasse nettement plus élevée qu'aux stations W et SC. On peut supposer que ces biomasses importantes résultent de la relation bien connue reliant la granulométrie d'un sédiment (témoignant de la richesse en matière organique) à l'abondance bactérienne (Meyer-Reil *et al.*, 1977 ; Epstein & Rossel, 1995). De ce fait, les sables envasés de la baie de Canche offrent donc des conditions plus favorables au développement bactérien que les

sables grossiers de Wimereux. Considérant le rôle primordial des bactéries dans les réactions de minéralisation déjà discuté par ailleurs, les valeurs de flux retrouvées aux stations estuariennes vont donc correspondre logiquement aux valeurs maximales de cette étude.

Le fonctionnement biogéochimique de ces environnements envasés semble être directement affecté par les dépôts phytodétritiques puisqu'une inversion des flux de nitrates est mesurée, passant d'une consommation des nitrates en mars à un relargage de ces nitrates par le sédiment en mai (Figure III-22).

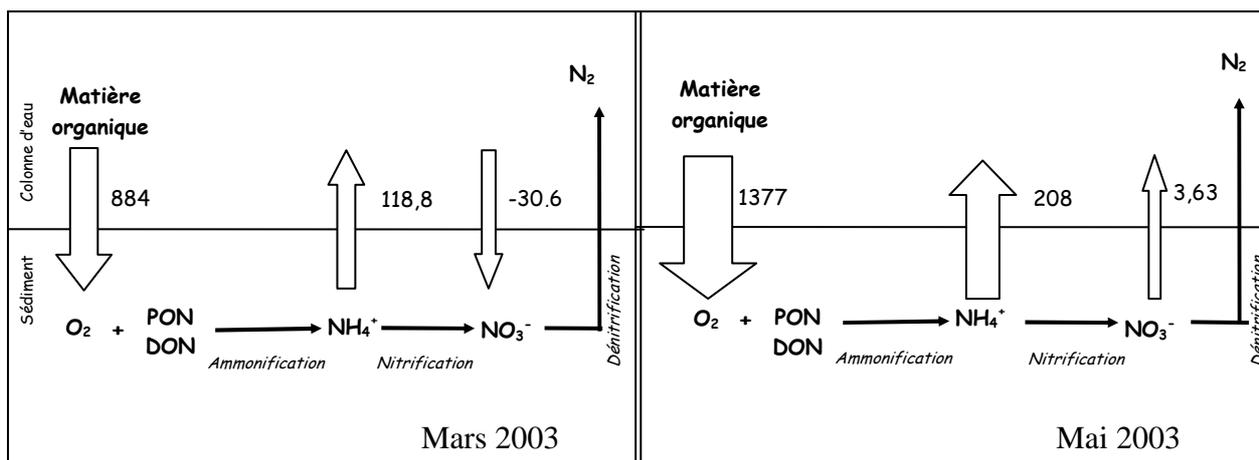


Figure III-22 : Représentation schématique des processus de minéralisation aux stations estuariennes lors des deux campagnes d'échantillonnage. (PON : Azote organique particulaire, DON : Azote organique dissous). Les flèches représentent les flux des différents sels nutritifs exprimés en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

De la même façon, des rejets simultanés de nitrites sont mesurés mais demeurent faibles. En milieu oxydant, ils donnent rapidement des nitrates, tandis qu'en milieu réducteur ils se transforment en ammonium (Bonin, 2000). Ainsi les nitrites apparaissent comme une forme transitoire de l'azote, en particulier dans les sédiments superficiels. Les rejets de nitrates peuvent être attribués à une augmentation de la nitrification de l'ammonium lors de sa diffusion à travers l'interface via l'action des bactéries nitrifiantes (dont la biomasse pourrait augmenter de mars à avril en parallèle de la biomasse bactérienne totale). Ces processus de nitrification sont considérés comme exclusivement aérobies et dépendent de plusieurs facteurs dont la température, la disponibilité et la profondeur de pénétration de l'oxygène ainsi que du nombre de bactéries nitrifiantes (Hensen & Zabel, 2000). Cette intensification supposée de la nitrification ne semble cependant pas se refléter sur les profils de concentration de nitrate (Figure III-15) mais il faut savoir que de nombreux auteurs confirment l'existence un fort couplage nitrification/dénitrification dans les sédiments estuariens (Lohse *et al.*, 1996 ; Caffrey *et al.*, 2003) conduisant à la transformation rapide des nitrates en azote moléculaire (N₂) et empêchant ainsi leur accumulation dans les sédiments. Bien que la physiologie des bactéries nitrifiantes et

dénitrifiantes suggère des environnements mutuellement exclusifs, de nombreux milieux possèdent des interfaces oxiqes/anoxiques au niveau desquelles les deux processus interagissent, notamment sous l'action bioturbatrice de la macrofaune. L'efficacité de ce couplage est cependant variable et le pourcentage de nitrates éliminés par dénitrification varie de 9 % dans la baie d'Odawa (Nishio *et al.*, 1983) à 99 % dans la baie de Cheseapeake (Jenkins & Kemp, 1984). Bien que des mesures directes des processus de nitrification et dénitrification pour ces dates d'échantillonnage ne soient pas disponibles, la faible décharge de nitrates mesurées en mai permet de supposer que ce couplage n'est pas complet au sein des sédiments de l'estuaire de la Canche.

VIII - BILANS A MESO-ECHELLE

8.1. La zone intertidale et le cycle du carbone

A ce stade de notre étude, nous pouvons tenter de dresser un bilan des processus de reminéralisation de la matière organique. Dans cette optique, il convient de convertir la demande benthique en oxygène (exprimée en $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) en masse de carbone organique minéralisé (exprimé en $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$). Pour cela, on utilise généralement un quotient respiratoire de 0,85 considéré comme le plus adéquat pour convertir la consommation en oxygène en carbone minéralisé dans les sédiments superficiels (Soetaert *et al.*, 1996 ; Etcheber *et al.*, 1999 ; Accornero *et al.*, 2003 ; Denis & Grenz, 2003).

En considérant les deux campagnes, la SOD moyenne est de $253,3 \mu\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ pour les stations sableuses (W et SC) et $1130 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ pour les sédiments vaseux (ES et EM), ce qui correspond à des taux de minéralisation de 2,6 et 11,5 $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Cependant il est important de rapporter ces estimations aux surfaces relatives couvertes par ces différentes zones. Sur la zone comprise entre la Baie de Somme et le Cap Gris-Nez, soumise chaque année aux dépôts de *Phaeocystis* sp. (Desroy & Denis, 2004 ; Spilmont *et al.*, 2005), le domaine intertidal se compose d'environ 4,2 km^2 de cotes rocheuses (6,1 %), 56 km^2 de plages sableuses (79,4 %) et les zones vaseuses correspondant aux estuaires représentent 9,8 km^2 soit 14,5 %. En pondérant les taux de minéralisation estimés par ces surfaces, la reminéralisation benthique dans les sédiments sableux équivaut à un recyclage de 0,68 $\text{t C} \cdot \text{d}^{-1}$ contre 0,56 $\text{t C} \cdot \text{d}^{-1}$ pour les sédiments cohésifs. Malgré des taux de réaction apparents cinq fois inférieurs aux sédiments cohésifs, la simple considération des surfaces occupée par les sables perméables remet en question leur apparente inactivité biogéochimique.

Cette première approche comporte cependant un biais important : elle ne considère que les processus de recyclage à l'immersion. La zone intertidale est par définition un système dynamique qui alterne entre des états d'immersion et d'émersion, chaque état représentant la moitié du temps. Une approche plus réaliste peut être entreprise en considérant cette fois ci outre nos mesures, la production primaire dans la colonne d'eau, la production primaire du microphytobenthos et la respiration des sédiments à l'émersion (Tableau III-X). Les données de production et de respiration microphytobenthique à l'émersion sont tirées des travaux de Migné *et al.* (2004) pour les sédiments vaseux et Spilmont *et al.* (2005) pour les sédiments sableux tandis que les données de production primaire dans la colonne d'eau proviennent de mesures réalisées dans l'eau de l'estran de Wimereux (Lizon, *comm. pers.*).

Ces résultats suggèrent qu'en zone intertidale, les sédiments superficiels sont responsables d'environ 59 % du turnover métabolique du carbone, les substrats sableux assurant une part non négligeable (40 %) de ce recyclage.

Tableau III-X : Bilan des processus de production primaire et de respiration pour la zone intertidale de Manche Orientale. Les données de respiration et production microphytobenthique à l'émersion proviennent des travaux de Spilmont *et al.* (2005) et Migné *et al.* (2004) respectivement pour les substrats sableux et vaseux. La production primaire pélagique a été estimée par Lizon *et al.* (*unpub. data*).

		$t C d^{-1}$	Source	Site d'étude
Respiration benthique				
<i>Immersion</i>	Sable	0,68	Cette étude	Wimereux
	Vase	0,56	Cette étude	Baie de Canche
	Total	1,24		
<i>Emersion</i>	Sable	0,32	Spilmont <i>et al.</i> , 2005	Wimereux
	Vase	0,75	Migné <i>et al.</i> , 2004	Baie de Somme
	Total	1,07		
Respiration benthique totale		2,31		
Production primaire				
<i>Immersion</i> (colonne d'eau)		2,61	Lizon <i>et al.</i> , <i>unpub. data</i>	Wimereux
<i>Emersion</i> (microphytobenthos)	Sable	0,64	Spilmont <i>et al.</i> , 2005	Wimereux
	Vase	0,70	Migné <i>et al.</i> , 2004	Baie de Somme
	Total	1,34		
Production primaire totale		3,95		

8.2. Bilan des apports azotés

Les processus benthiques de recyclage de la matière organique représentent une source potentielle de sels nutritifs (Flint & Kamykowski, 1984) et peuvent ainsi exercer un contrôle sur la production primaire pélagique (Farias *et al.*, 1996). Il est courant d'évaluer l'influence de cette minéralisation benthique en comparant les apports en azote inorganique dissous (DIN, c'est à dire la somme de l'ammonium, des nitrates et des nitrites) résultant de ce recyclage aux autres sources d'azote (précipitations et apports fluviaux). Si l'on se place dans le contexte particulier de la zone intertidale, il faut de plus considérer que du fait des mouvements des masses d'eaux liés au cycle tidal, cette production sédimentaire d'azote est rapidement exportée au large. Nous proposons donc d'évaluer l'importance de la minéralisation benthique dans les bilans d'azote à l'échelle de la zone impactée par le bloom de *P. globosa* (Figure III-24).

Rappelons que le long des côtes françaises de Manche Orientale, du fait de la présence de nombreux fleuves (Seine, Somme, Authie et Canche) une masse d'eau côtière particulière s'individualise (Brylinski *et al.*, 1991). Cette structure hydrologique particulière permet de définir une "boite côtière" dans laquelle les bilans d'azote seront étudiés. Cette boite représentant une aire de 111 km² et en tenant compte de la bathymétrie, Boulard *et al.* (2006) estiment le volume d'eau à 3 km³. Les apports atmosphériques, fluviaux ainsi que le stock marin de DIN sont tirés des travaux de Boulard *et al.* (2006) tandis que les flux benthiques de DIN sont estimés à partir de ceux mesurés dans les sédiments sableux (les fond sableux dominant largement la zone subtidale en Manche Orientale). Ces différentes sources de DIN sont comparées aux besoins théoriques en azote du phytoplancton calculés à partir des données de production primaire mesurées durant les mêmes périodes par Lamy *et al.* (2006) et en supposant un rapport C/N égal à 6,625 (rapport de Redfield). Le bilan des différentes sources d'azote laisse apparaître deux situations contrastées :

- En période de bloom pélagique (mars), les importants besoins en DIN de la communauté phytoplanctonique (résultants d'une production primaire intense) peuvent facilement être supportés par l'utilisation du stock marin de DIN et/ou des apports fluviaux. Ces apports fluviaux qui diminuent fortement au printemps (Laane *et al.*, 1993) ne sont généralement pas exportés vers le large et on considère que jusqu'à 100 % de ces apports continentaux sont retenus dans les estuaires entre mars et septembre (Loquet *et al.*, 1999). En outre ces apports fluviaux sont majoritairement composés de nitrates et des travaux récents ont montré que *P. globosa* disposait d'un avantage compétitif sur les autres espèces vis à vis de l'absorption de cette forme d'azote (Tungaraza *et al.* 2003; Schapira, 2005)

- En période de post-bloom (mai), période qui coïncide avec l'arrivée des phytodétritus sur le compartiment benthique, la colonne d'eau subit une déplétion importante en sels nutritifs. Dans le même temps, les apports fluviaux diminuent d'où une limitation de la croissance du phytoplancton (Gentilhomme & Lizon 1998) qui pourrait expliquer le déclin du bloom printanier. A ce moment, la production sédimentaire de DIN est fortement stimulée par les apports en matière organique. Dans ce contexte on peut estimer que les processus de reminéralisation benthique dont le rôle était négligeable durant le bloom peuvent désormais supporter près de 44 % de la production primaire pélagique. Cette conclusion rejoint celles avancées par Dollars *et al.* (1991) ou bien encore Denis *et al.* (2001) sur l'importance ponctuelle du recyclage benthique de la matière organique dans le soutien de la production primaire des zones côtières.

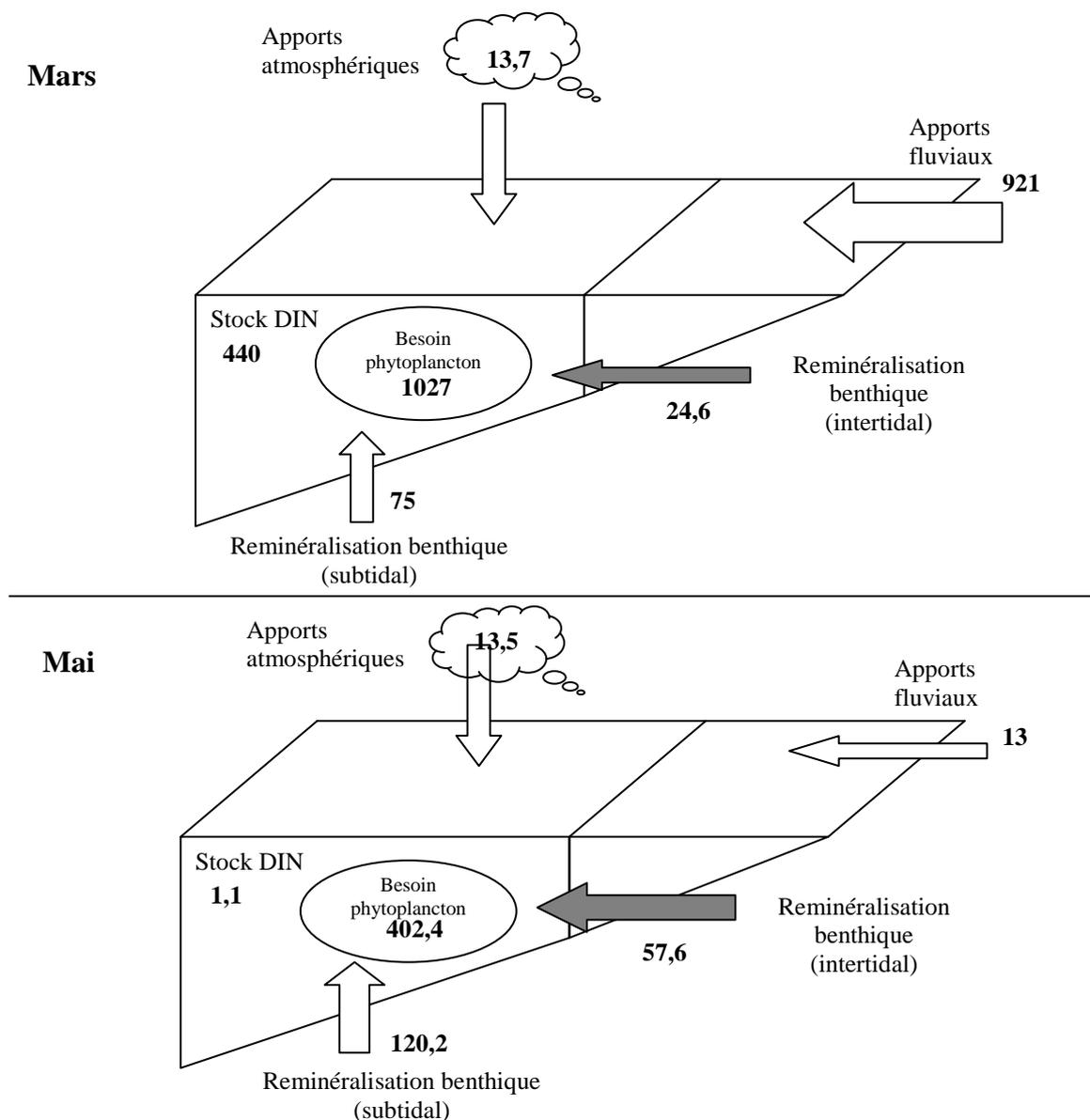


Figure III-24 : Evolution des bilans d'azote entre mars et mai 2003 ($t N. mois^{-1}$). Les stocks marins de DIN, les apports atmosphériques et fluviaux sont donnés dans Boulard *et al.* (2006) et les besoins en azote du phytoplancton sont dérivés des données de productions primaires de Lamy *et al.* (2006).

IX - LE CYCLE DE L'AZOTE : UNE ETAPE CLEF DE LA TRANSFORMATION DE LA MATIERE ORGANIQUE

9.1. Présentation de l'étude et résultats

L'une des observations majeures ressortant de la campagne d'échantillonnage du printemps 2003 est la mise en évidence d'un lien entre la nature du sédiment (cohésif ou perméable) et la réponse de ce sédiment à des enrichissements importants en matière organique. Si les sédiments sableux semblent réagir par une stimulation de l'ensemble des différentes réactions de minéralisation, les sédiments vaseux subissent des modifications plus profondes de leur fonctionnement biogéochimique, notamment au niveau du cycle de l'azote. Il apparaît donc nécessaire de poursuivre nos investigations par une étude plus poussée des voies de transformation de cet élément notamment en fin de bloom printanier, période marquée par des épisodes d'apports importants de matière organique sur le système benthique intertidal. C'est dans cette optique que des mesures des processus de nitrification en utilisant la technique "*Acetylen Block Technique*" ont été menées sur des carottes sédimentaires provenant de trois sites déjà étudiés au printemps 2003. Compte tenu des faibles différences observées entre les stations Estuary Mud et Estuary Sand tant du point de vue de la structure biosédimentaire que du fonctionnement biogéochimique, seule la station Estuary Mud a été retenue ici comme caractéristique des environnements vaseux. Les environnements sableux perméables, dominant sur le secteur littoral de la Manche Orientale, seront représentés par les stations Sainte-Cécile et Wimereux. Les différentes caractéristiques sédimentaires de ces stations sont mesurées au cours d'une campagne préliminaire menée début mars 2005, avant les apports printaniers de matière organique. Ces caractéristiques générales des stations étudiées sont reprises dans le Tableau III-XI.

Afin de rendre compte de l'évolution temporelle de ces stations, trois campagnes de prélèvements dénommées successivement Nit 1, Nit 2 et Nit 3 ont été organisées au cours du printemps 2005. Le Tableau III-XII résume la chronologie de ces campagnes de prélèvements. Conjointement à ces mesures des processus biogéochimiques, les éventuels apports en matière organique sont caractérisés par l'analyse élémentaire (carbone et azote organique) des sédiments superficiels.

Tableau III-XI : Caractéristiques sédimentaires des sédiments superficiels étudiés au cours du printemps 2005. La porosité, le pourcentage de carbone organique ainsi que le rapport atomique C/N sont également indiqués.

	% pélites	porosité (0-1 cm/9-10 cm)	% C org (0-3cm)	rapport C/N
Wimereux	0,08	0,371 / 0,368	0,031	6,66
Sainte-Cécile	1,44	0,377 / 0,370	0,045	6,89
Estuary Mud	15,59	0,749 / 0,371	1,167	6,47

Tableau III-XII : Coordonnées des stations et dates des campagnes d'échantillonnages menées au cours du printemps 2005.

	coordonnées		dates d'échantillonnage		
	°N	°E	Nit 1	Nit 2	Nit 3
Wimereux	50° 45' 905	1° 36' 397	06/04/05	11/04/05	20/04/05
Sainte-Cécile	50° 34' 062	1° 34' 678	29/03/05	14/04/05	27/04/05
Estuary Mud	50° 33' 409	1° 34' 986	29/03/05	14/04/05	27/04/05

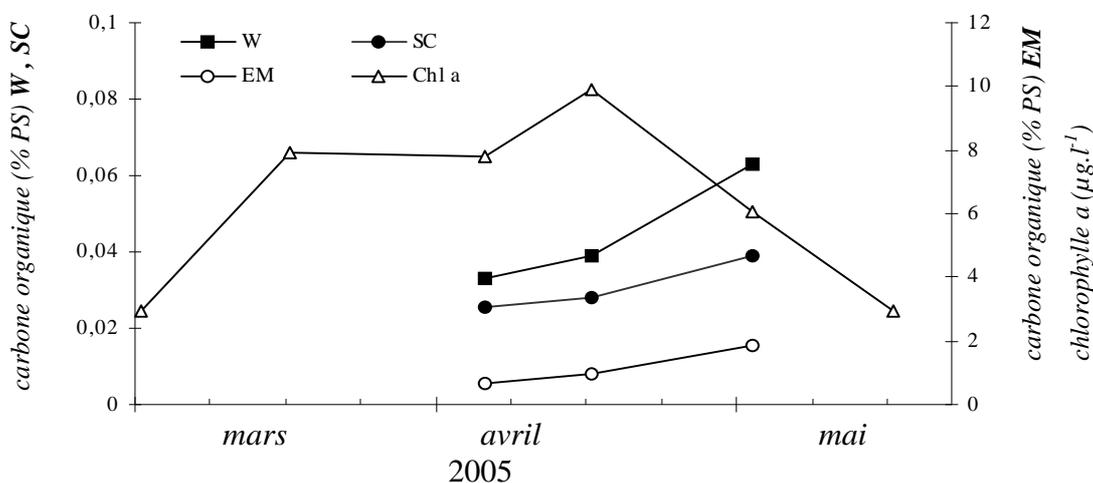


Figure III-25 : Evolution conjointe du carbone organique et de la chlorophylle a (triangle blanc, données du suivi SOMLIT) au cours du printemps 2005. Le contenu en carbone organique des stations W (carré noir) et SC (rond noir) se lit sur l'axe des abscisses de gauche tandis que le contenu en carbone organique de la station EM (rond blanc) se lit sur l'axe des abscisses à droite.

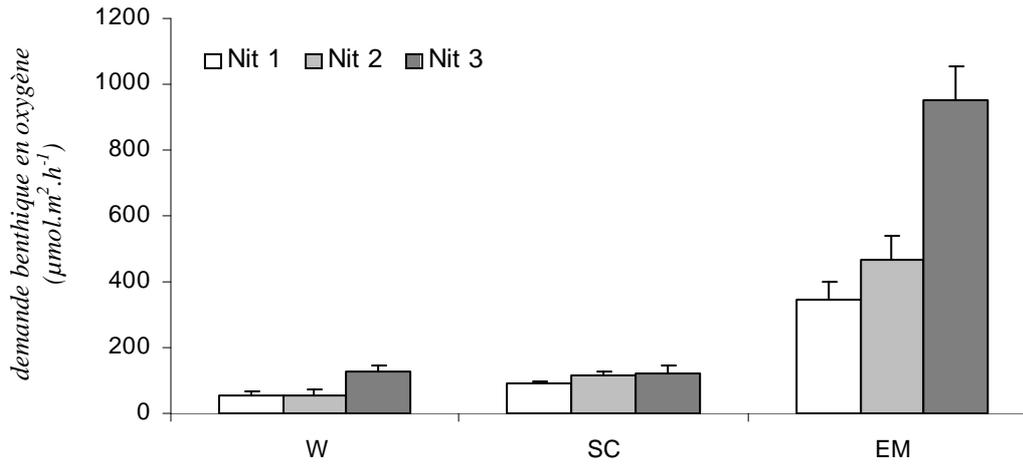


Figure III-26 : Valeurs moyennes ($n=3$) des demandes benthiques en oxygène (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurées au cours des campagnes de prélèvement du printemps 2005. Les barres verticales représentent l'écart-type.

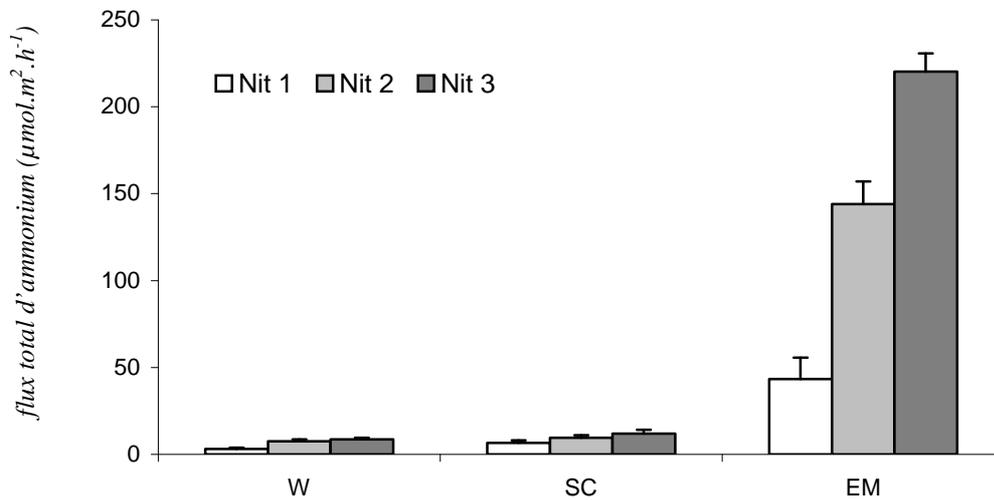


Figure III-27 : Valeurs moyennes ($n=3$) des flux totaux d'ammonium (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurées au cours des campagnes de prélèvement du printemps 2005. Les barres verticales représentent l'écart-type.

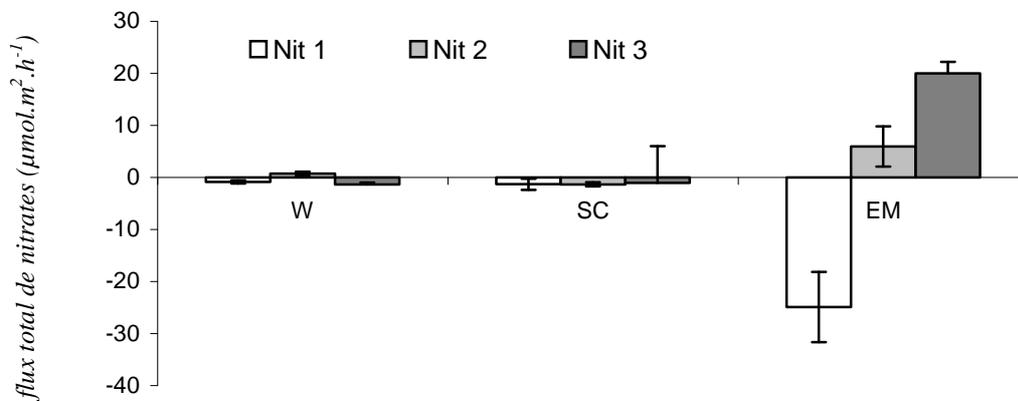


Figure III-28 : Valeurs moyennes ($n=3$) des flux totaux de nitrates (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurées au cours des campagnes de prélèvement du printemps 2005. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Contrairement aux années précédentes, aucune arrivée massive de phytodétritus n'a été observée au niveau de la zone intertidale, bien que les analyses de Chlorophylle *a* dans la colonne d'eau attestent de l'occurrence d'un bloom printanier (Figure III-25, données suivi SOMLIT). D'un point de vue général, les mesures réalisées au printemps 2005 confirment celles des campagnes de 2003 et notamment l'existence d'un gradient croissant de l'intensité des processus biogéochimiques allant des sédiments sableux exposés jusqu'aux sédiments vaseux.

La **demande benthique en oxygène** est comprise entre $53,3 \pm 13,4$ et $948,8 \pm 14,9$ $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Au cours de chaque campagne, les valeurs observées à la station W sont les plus faibles tandis que les valeurs maximales sont mesurées à la station estuarienne (Figure III-26). On note une augmentation significative (WMW, $P < 0,05$) de la demande benthique en oxygène au cours du printemps pour les stations EM et SC. Bien que la même tendance à l'augmentation soit observée pour la station W, elle ne peut pas être mise en évidence statistiquement.

Les **flux d'ammonium** sont systématiquement dirigés du sédiment vers la colonne d'eau. Ils sont compris entre $3,1 \pm 0,8$ et 220 ± 10 $\mu\text{mol NH}_4^+ \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, valeurs obtenues respectivement pour les stations W lors de la première campagne et EM lors de la troisième campagne (Figure III-27). Comme pour les flux d'oxygène, un gradient croissant de la station W à EM est observé pour les trois campagnes. Le relargage d'ammonium augmente significativement de la première à la troisième campagne pour l'ensemble des stations (WMW, $P < 0,05$).

Les incubations effectuées permettent de mettre en évidence des **flux de nitrates** compris entre $-27,1 \pm 8,3$ et $24,9 \pm 6,3$ $\mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, valeurs toutes deux obtenues à la station EM, respectivement au cours de la première et de la troisième campagne (Figure III-28). Les deux autres stations ne montrent pas une telle variabilité dans l'intensité des échanges de nitrates qui s'échelonnent entre $-1,3 \pm 1,1$ et $0,7 \pm 0,4$ $\mu\text{mol NO}_3^- \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Ces flux moyens sont pour la plupart négatifs, sauf pour la station EM lors des deux dernières campagnes ainsi que pour la station W lors de la campagne Nit 2. Une différence significative est mesurée entre les différentes stations pour l'ensemble des trois campagnes (KW, $P < 0,005$).

Les taux moyens de **nitrification** observés au cours des trois campagnes s'échelonnent de $7,7 \pm 4,1$ à 294 ± 55 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, valeurs calculées respectivement pour la station W (campagne Nit 1) et pour la station EM (campagne Nit 3). Les valeurs les plus faibles sont observées à Wimereux lors des trois campagnes tandis que les plus fortes sont systématiquement retrouvées

dans l'estuaire de la Canche (Figure III-29). Les valeurs relevées à la station SC sont cependant relativement proches des valeurs mesurées à Wimereux. Ces deux stations ne sont d'ailleurs significativement différentes entre elles qu'au cours de la troisième campagne. Les taux de nitrification sont croissants de la première à la troisième campagne pour l'ensemble des stations. Une évolution temporelle peut être mise en évidence pour les stations EM et SC, contrairement à la station W (WMW, $P < 0,05$).

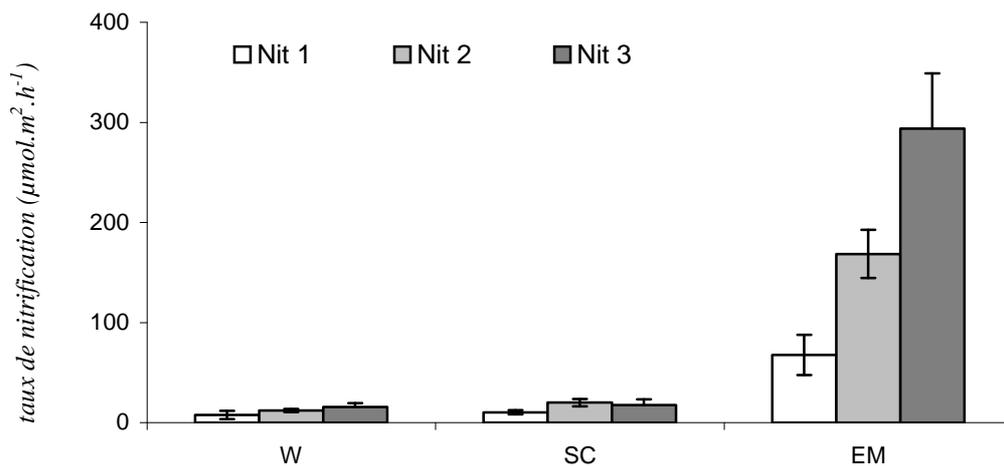


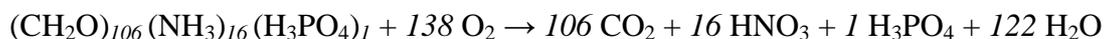
Figure III-29 : Valeurs moyennes ($n=3$) des taux de nitrification (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurées au cours des campagnes de prélèvement du printemps 2005. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Les différentes incubations réalisées ont permis d'obtenir des estimations des taux moyens de **dénitrification** (calculée en ajoutant le flux de nitrate au taux de nitrification, Caffrey *et al.*, 2003) allant de $8,9 \pm 5,1$ à $269 \pm 62 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, respectivement pour les stations W (campagne Nit 1) et EM (campagne Nit 3). La dénitrification étant ici estimée à partir des taux mesurés de nitrification, il n'est pas surprenant de voir la dénitrification suivre le même schéma de variation, à savoir une différence significative entre nos trois stations pour la campagne Nit 1 et une différence entre EM et les deux autres stations lors des deux campagnes suivantes. De la même façon, pour les stations SC et EM des différences sont observées entre les trois campagnes alors qu'à la station W les valeurs de dénitrification pour les trois campagnes ne sont pas statistiquement différentes (WMW, $P < 0,05$).

9.2. Quelques considérations méthodologiques...

A ce stade, il paraît intéressant de discuter la validité des mesures effectuées, notamment en les comparant avec celles de travaux antérieurs. Une grande gamme de variation assez large est retrouvée au sein de la littérature scientifique. Nos mesures sont ainsi supérieures à celles de Caffrey *et al.* (2003) qui reportent des valeurs comprises entre 8,3 et 151 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, mais demeurent inférieures à celles de Usui *et al.* (2001) qui avancent des taux de nitrification compris entre 246 et 716 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Toutefois, bien que nos mesures de nitrification soient apparemment valides au regard de la bibliographie existante, elles nécessitent la mise en place d'un protocole relativement lourd. De nombreux auteurs utilisent des estimations indirectes de ce processus faisant appels à la stœchiométrie des processus de minéralisation (Jensen *et al.*, 1996 ; Chailloux, 2003 ; Groffman *et al.*, 2006). Le jeu de données est suffisant pour tester la validité de telles mesures indirectes.

Ces calculs se basent sur un rapport de Redfield "classique" avec un ratio C/N/P de 106/16/1 (Redfield *et al.*, 1963) bien qu'il y ait aujourd'hui encore de nombreux débats sur la validité générale de ce rapport, à partir de l'équation de minéralisation suivante :



et en considérant que les nitrates sont formés par l'oxydation aérobie de l'ammonium (lui-même issu de la dégradation oxydative de la matière organique) on peut alors écrire :

$$R_{\text{nit}} = J_{\text{NH}_4^+} + (16/138) \times J_{\text{O}_2}$$

Avec : R_{nit} , le taux de nitrification (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$),

$J_{\text{NH}_4^+}$, le flux total d'ammonium à l'interface eau-sédiment (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$),

J_{O_2} , le flux total d'oxygène à l'interface eau sédiment (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$).

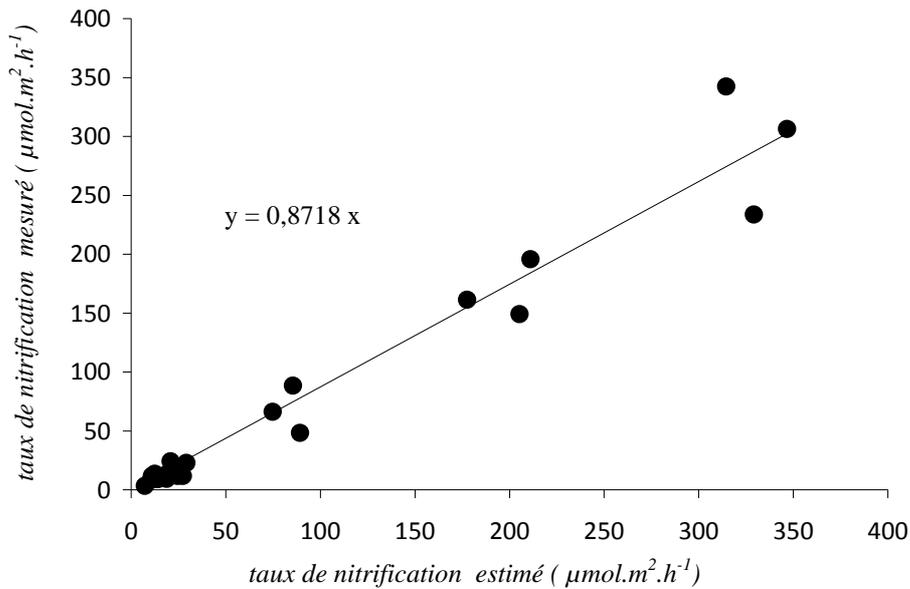


Figure III-30: Comparaison entre les taux de nitrification mesurés par la technique de blocage à l'acétylène et les taux de nitrification estimés à partir de la stœchiométrie des réactions. L'équation de la droite de régression linéaire est précisée.

La Figure III-30 présente la comparaison entre les taux de nitrification mesurés directement par la technique de blocage à l'acétylène et les taux de nitrification déduits des équations de minéralisation. Cette comparaison fait apparaître une forte corrélation entre ces approches ($r = 0,978$, $n = 27$, $P < 0,05$). Notons toutefois que la pente de la régression linéaire de 0,87 indique que l'utilisation du calcul stœchiométrique s'accompagne d'une légère surestimation du taux de nitrification. Ce type de calcul demeure néanmoins tout à fait valide et pourra ainsi être repris par la suite.

9.3. Le cycle de l'azote dans les sédiments superficiels

Les diverses études menées dans la zone d'étude attestent l'occurrence d'un bloom au printemps 2005, bloom d'amplitude cependant très limitée. Bien que les dépôts massifs de mousses en laisses de mer observés les années précédentes ne se soient pas produits, une augmentation faible mais significative de la teneur en matière organique des sédiments superficiels peut être notée. On ne note pas d'augmentation particulière de la porosité de surface durant cette période, augmentation qui aurait pu indiquer de manière indirecte l'arrivée de particules fines associées aux sécrétions muqueuses de *P. globosa*.

Une représentation schématique du cycle de l'azote est proposée en Figure III-31 afin de rendre compte de l'évolution du fonctionnement biogéochimique de nos stations.

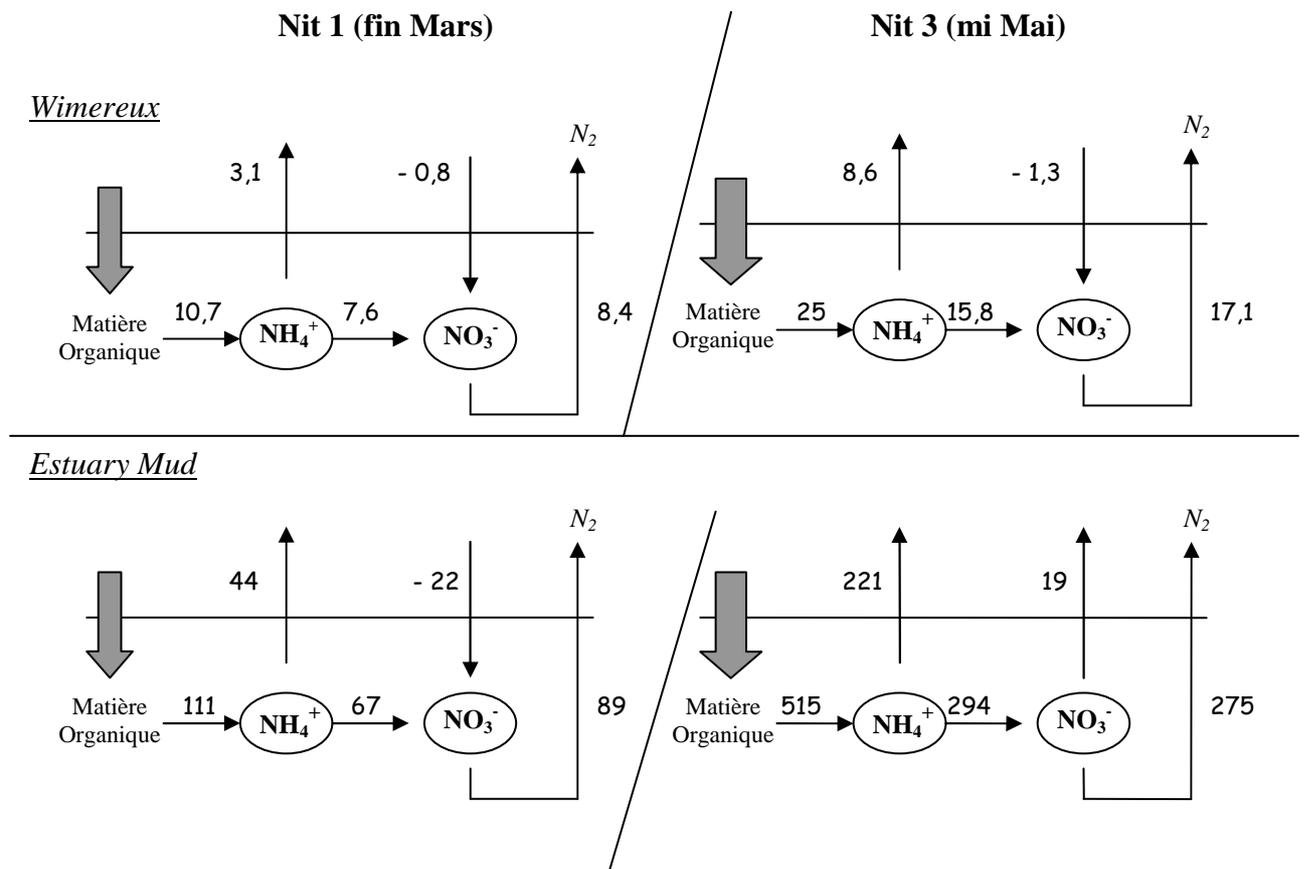


Figure III-31 : Représentation schématique du cycle de l'azote au sein des sédiments superficiels des stations Wimereux et Estuary Mud. Le processus d'ammonification est considéré comme étant la somme des flux d'ammonium et de nitrification tandis que la dénitrification est considérée comme la somme des flux de nitrates et de nitrification (Caffrey *et al.*, 2003). Tous les flux sont exprimés en $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$.

Les campagnes Nit 1 et Nit 3 étant les plus contrastées (la campagne Nit 2 montre généralement des données intermédiaires entre ces deux campagnes), nous ne discuterons ici que de l'évolution du fonctionnement des stations entre ces deux dates. Concernant la variabilité spatiale, la station Sainte-Cécile présentant des résultats fortement similaires à la station Wimereux, seule cette dernière sera reprise dans nos interprétations.

Pour l'ensemble des stations, la comparaison entre les taux de nitrification et les flux de nitrates à l'interface eau-sédiment laisse supposer que ces processus de nitrification représentent la source majoritaire de nitrates disponibles pour la dénitrification, plus que le processus de diffusion du nitrate entre la colonne d'eau et le sédiment (Lohse *et al.*, 1996). D'un point de vue global, on peut estimer qu'entre 57 et 71 % de l'azote minéralisé est nitrifié. Ces résultats sont comparables à ceux observés dans la littérature, notamment ceux obtenus par Kim *et al.* (2003). Cette part de l'azote nitrifié va décroître de la première à la troisième campagne pour l'ensemble

des stations mais de façon assez limitée, ce qui traduit une augmentation non-négligeable des relargage d'ammonium.

Au-delà de ces considérations générales, une nette opposition se dégage à nouveau entre les différents types sédimentaires. Les sédiments sableux perméables (Stations W et SC) sont caractérisés tout au long de l'étude par un relargage d'ammonium accompagné d'une consommation des nitrates par le sédiment. Cette consommation de nitrate permet de supposer l'existence de processus de transformation des nitrates via la dénitrification supérieurs à leur diffusion vers la colonne d'eau (Boyton *et al.*, 1980). Si le fonctionnement général de ces deux stations est comparable, ce n'est toutefois pas le cas de l'intensité des processus biogéochimiques qui s'y produisent. La station W voit ainsi la minéralisation être augmentée d'un facteur 2,4 tandis qu'à la station SC, ce facteur est de 5,5. Cette station SC est caractérisée par une réduction de l'hydrodynamisme (du fait de sa localisation au niveau d'une vaste zone de bêche) ce qui favorise le dépôt de matière organique. Comme en 2003, l'ensemble des processus de minéralisation semble stimulé au cours du printemps mais le fonctionnement biogéochimique n'est pas modifié.

La station estuarienne EM se distingue nettement des deux autres stations par des flux de substances dissoutes nettement plus élevés qui témoignent d'une régénération intense des sels nutritifs. L'importante consommation d'oxygène résultant de ce recyclage de la matière organique entraîne une anoxie au niveau du sédiment qui favorise l'utilisation d'autres molécules telles que les nitrates ou les nitrites pour minéraliser la matière organique. Rappelons ici que la nitrification est un processus fortement consommateur d'oxygène (Jenkins & Kemps, 1984 ; Jensen *et al.*, 1993 ; Caffrey *et al.*, 2003) qui contribue probablement à l'augmentation de la demande benthique en oxygène. Cette augmentation du processus de nitrification au sein de cette station EM peut également expliquer l'inversion du flux de nitrates qui passe d'une consommation des nitrates au début de l'étude à un relargage non négligeable du sédiment vers la colonne d'eau (de l'ordre de $30 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$). Ce type de modification du fonctionnement biogéochimique a déjà été observé en baie de Canche au cours du printemps 2003 mais également par d'autres auteurs travaillant sur des sédiments estuariens (Caffrey *et al.*, 2003). Pour ces auteurs cette inversion du flux de nitrates est à mettre en parallèle avec l'augmentation de la nitrification qui produirait alors plus de nitrates que ce que les bactéries dénitrifiantes ne peuvent assumer.

Cette réduction du couplage nitrification/dénitrification en réponse à une stimulation des processus de minéralisation a également pu être mise en évidence expérimentalement par les travaux de Jensen *et al.* (1993). L'originalité de ce travail repose sur l'utilisation de

microélectrodes à nitrates qui permettent de déterminer la localisation précise des activités de transformation des nitrates. Ces auteurs montrent ainsi qu'en l'absence de stimulation, l'activité nitrifiante se localise principalement dans la partie inférieure de la zone oxique du sédiment, zone où les bactéries trouvent à la fois l'ammonium et l'oxygène, nécessaires à la réaction de nitrification. Les nitrates alors produits se trouvent à proximité immédiate de la zone de dénitrification située juste sous l'interface oxique/anoxique (Figure III-32 A) d'où un couplage nitrification/dénitrification efficace.

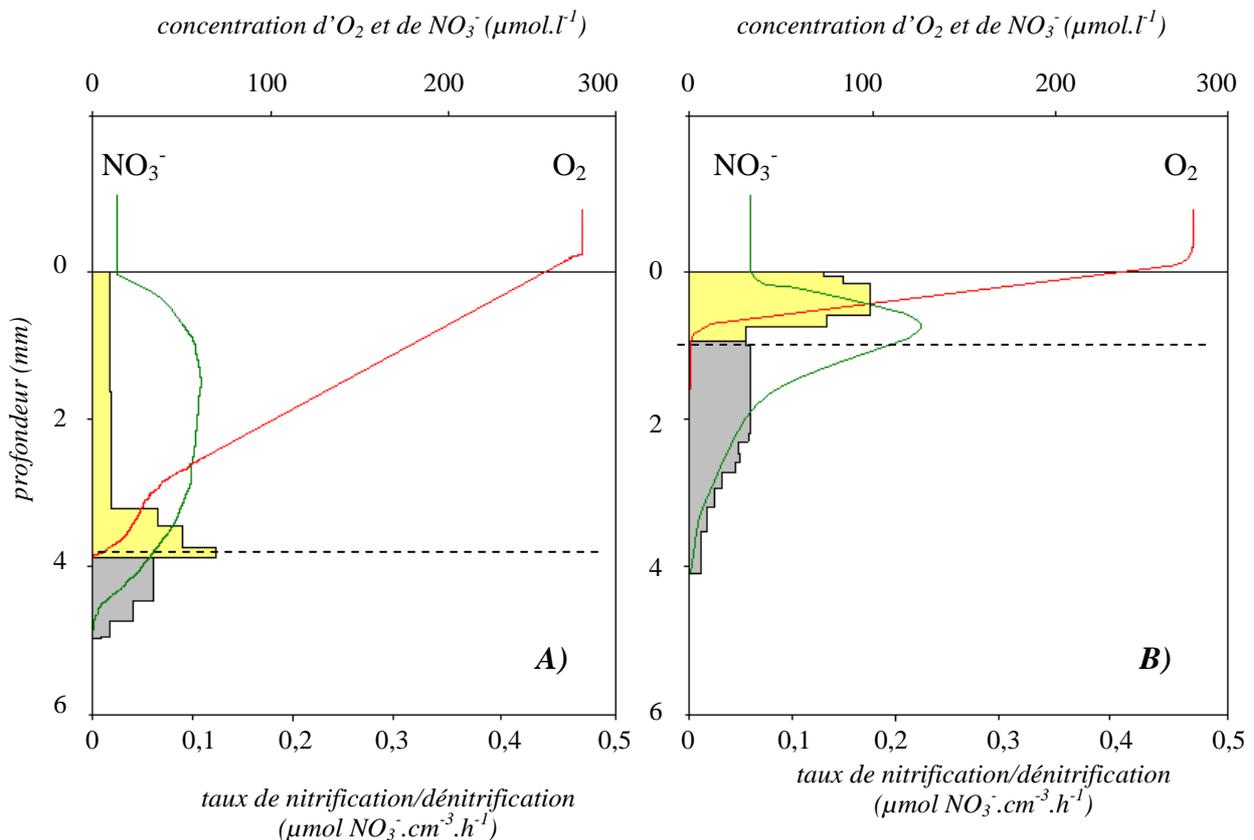


Figure III-32 : Profils d'oxygène(rouge) et de nitrates (vert) mesurés à l'état d'équilibre à l'aide de micro électrodes dans des carottes sédimentaires sans (A) et après (B) ajout de 300 µmoles d'ammonium. La distribution et l'amplitude des activités de nitrification (jaune) et de dénitrification (gris) sont également présentées. La ligne en pointillés indique la limite de la zone oxique. Adapté d'après Jensen et al. (1993).

Après un ajout de 300 µmol.l⁻¹ d'ammonium, la minéralisation oxique est fortement augmentée (la SOD passe de 916 à 2587 µmol O₂.m².h⁻¹) ce qui entraîne (i) une réduction importante de l'épaisseur de la zone oxique (de 2,8 à 1,15 mm) ainsi que (ii) un étalement de la zone de nitrification qui occupe toute l'épaisseur de la zone oxique (Figure III-32 B). De ce fait les nitrates produits vont plus aisément pouvoir s'échapper en direction de la colonne d'eau via les mécanismes de diffusion plutôt que de migrer vers la zone anoxique pour être dénitrifiées. Ainsi on mesure lors des expériences d'ajout d'ammonium que 90 % des nitrates issus de la réaction de nitrification vont diffuser vers la colonne d'eau contre seulement 65 % sans ajout.

X - EN RESUME...

Cette étude se proposait de fournir une première description à la fois qualitative et quantitative des échanges d'oxygène et de sels nutritifs en zone intertidale, notamment dans le but de comprendre les effets du bloom de l'algue prymnésiophycée *Phaeocystis globosa* sur les processus de minéralisation de la matière organique.

L'efflorescence printanière se traduit par un fort apport de matière organique qui touche l'ensemble de la zone littorale. La demande benthique en oxygène (ainsi que les flux totaux de sels nutritifs) augmente ce qui traduit une intensification des échanges à l'interface eau-sédiment. Cependant les processus de minéralisation ne sont pas modifiés de manière uniforme, ceci dépendant de manière claire du type de sédiment considéré. Les stations estuariennes subissent une anoxie mais les processus de nitrification de l'ammonium s'intensifient tandis que les stations sableuses sont caractérisées par une augmentation de la consommation de nitrates par le sédiment avec l'augmentation des flux totaux en oxygène. Quelle que soit la voie de minéralisation privilégiée, on assiste en réponse aux dépôts phytodétritiques à un fort relargage de substances dissoutes qui pourrait permettre de soutenir en partie la production primaire. Il apparaît de plus que les sédiments sableux perméables, malgré leur contenu relativement limité en matière organique et leur taux de minéralisation faible semblent néanmoins répondre aux apports massifs de matière organique par une stimulation des processus bactériens de dégradations de cette matière organique.

CHAPITRE IV

VARIABILITE TEMPORELLE DES PROCESSUS DE MINERALISATION BENTHIQUE DANS LES SYSTEMES INTERTIDAUX PERMEABLES

Tableau IV-I : Chronologie du suivi temporel. Ce tableau indique outre le numéro du prélèvement et sa date, le nombre de carottes placées en incubation, les dates pour lesquelles le tracé de profils de concentration a été effectué ainsi que celles pour lesquelles les biomasses bactériennes ont été mesurées.

<i>numéro du prélèvement</i>	<i>date</i>	<i>nombre de carottes prélevées</i>	<i>profils de concentration</i>	<i>biomasse bactérienne</i>
1	16/03/04	4	x	
2	01/04/04	3		x
3	06/04/04	4	x	
4	15/04/04	4		x
5	27/04/04	3		x
6	04/05/04	4		x
7	19/05/04	4	x	x
8	25/05/04	4		x
9	09/06/04	4	x	x
10	17/06/04	3		x
11	23/06/04	3		
12	29/06/04	4		x
13	20/07/04	4	x	
14	05/08/04	3		x
15	02/09/04	4	x	x
16	14/10/04	4		x
17	14/12/04	4	x	x
18	06/01/05	4	x	x
19	16/03/05	4	x	x
20	05/04/05	3		x
21	11/04/05	3		
22	21/04/05	3		x
23	05/05/05	4		x
24	15/06/05	3		x
25	11/07/05	4		x
26	20/09/05	4		x
27	15/10/05	4		x
28	15/12/05	4		
29	15/02/06	3		
30	15/03/06	4		

CHAPITRE 4

VARIABILITE TEMPORELLE DES PROCESSUS DE MINERALISATION BENTHIQUE DANS LES SYSTEMES INTERTIDaux PERMEABLES

L'étude spatiale menée au cours du printemps 2003 a permis de mettre en évidence la différence fonctionnelle marquée entre les environnements cohésifs et perméables. Bien que la réponse des sédiments sableux aux apports phytodétritiques soit moins intense, ces environnements subissent une stimulation des processus de recyclage de la matière organique, ce qui peut sembler aller *a contrario* de beaucoup d'anciens concepts concernant ces environnements parfois hâtivement qualifiés de "déserts biogéochimiques" (Middelburg *et al.*, 2005).

La sous-estimation du rôle des sédiments perméables dans les processus biogéochimiques est aujourd'hui un fait reconnu qui s'est longtemps expliquée à la fois par une (supposée) importance quantitative limitée de ces sédiments dans les processus de recyclage de la matière organique, ainsi que par de nombreuses limitations tant conceptuelles que techniques concernant le fonctionnement biogéochimique des environnements non cohésifs (Viollier *et al.*, 2003). Les difficultés s'accroissent encore si l'on se place dans un environnement dynamique tel que la zone intertidale. Pourtant plusieurs études récentes pointent de plus en plus le rôle majeur de ces sédiments (Boudreau *et al.*, 2001), importance à la fois quantitative (les sédiments perméables représentant environ 68 % de la surface globale des plateaux continentaux- Emery, 1968) et fonctionnelle (des études leurs attribuent des taux de réactions équivalents aux environnements cohésifs). Cette importance quantitative des sédiments sableux est d'ailleurs retrouvée à l'échelle locale, comme nous l'avons déjà montré au cours du précédent chapitre. Le bilan réalisé à l'échelle de la zone impactée par les dépôts phytodétritiques établissait que malgré des taux de réaction apparents inférieurs aux sédiments cohésifs, les sables perméables du simple fait de leur surface relative minéralisaient plus de carbone que leurs homologues vaseux.

Partant de ces constatations ainsi que des données de l'étude spatiale, un recentrage de nos investigations sur les substrats perméables paraît pertinent. Cependant la question de la fréquence et de la durée d'échantillonnage se pose. En effet, certains auteurs comme Dollars *et al.* (1991) remarquent que bien que l'on dispose d'une littérature relativement abondante concernant les mesures de flux benthiques, la plupart de ces études sont limitées dans le temps.

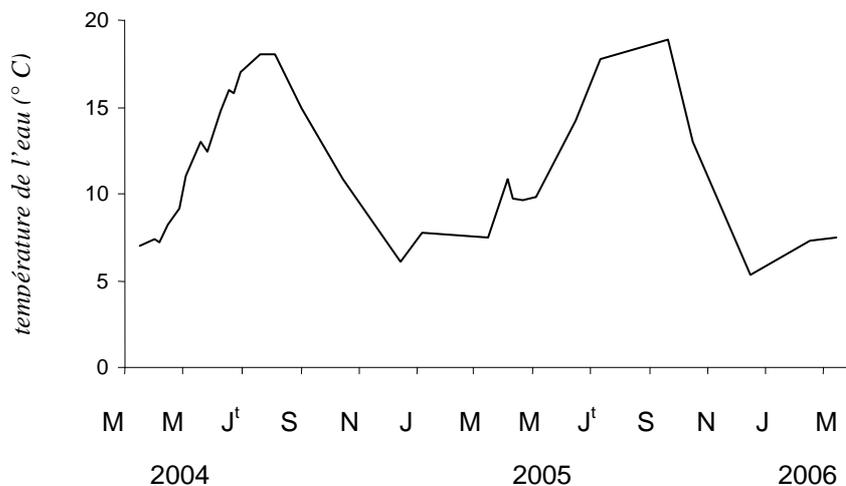


Figure IV-1 : Evolution saisonnière de la température mesurée dans l'eau de l'estran de Wimereux au cours du suivi 2004/2006.

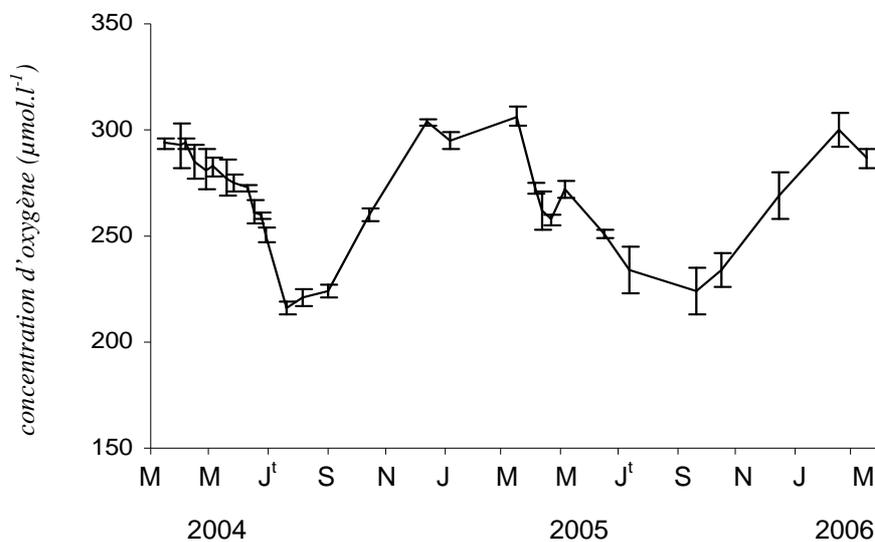


Figure IV-2 : Evolution saisonnière de la concentration en oxygène dissous mesurée dans l'eau surnageante des carottes. Les valeurs reportées correspondent aux moyennes des quatre carottes prélevées (les barres verticales représentent l'écart-type).

Les études menées à l'échelle annuelle en particulier font cruellement défaut et il en résulte un jeu de données finalement assez restreint ne décrivant que certaines périodes types de l'année. L'ensemble de ces considérations amène donc à étudier plus en détails les sédiments perméables intertidaux situés au niveau du haut de la plage de Wimereux (station W, déjà décrite au Chapitre II). Le suivi temporel des processus biogéochimiques a été effectué sur une période de deux ans, du 15 mars 2004 au 15 mars 2006. Le Tableau IV-I présente une synthèse des échantillonnages effectués. Ce suivi se caractérise notamment par la particularité de combiner durant la première année deux approches complémentaires des processus biogéochimiques (mesure des flux totaux et découpe de carottes), protocole assez rarement utilisé dans les études biogéochimiques du fait de la lourdeur analytique qui en découle. On peut également remarquer ici que l'effort d'échantillonnage a été nettement plus intense au cours de cette première année de suivi (20 prélèvements sur 30) avec un délai entre les mesures le plus réduit possible durant la période de dépôts phytodétritiques. Concernant l'occurrence de dépôts visibles de mousses sur le domaine intertidal, seule l'année 2004 a connu de tels événements qui ont été observés durant la période allant du 15 avril au 5 juin 2004.

I - CARACTERISTIQUES DE LA MASSE D'EAU COTIERE

La zone intertidale est un environnement dynamique et au niveau de la zone étudiée, les sédiments perméables intertidaux sont soumis à deux cycles de marée par période de 24 h. Ainsi, il apparaît logique de caractériser préalablement aux processus biogéochimiques proprement dit les variations saisonnières qui affectent la masse d'eau côtière. Dans cette optique, nous allons dans un premier temps caractériser l'évolution temporelle de la masse d'eau au travers de paramètres simples tels que sa température, sa concentration en oxygène dissous ainsi que sa teneur en sels nutritifs. Mise à part la température qui est mesurée directement dans l'eau lors du prélèvement, le premier point des incubations est considéré comme représentatif des conditions de la masse d'eau côtière.

1.1. Température

L'ensemble des températures enregistrées au cours du suivi est reporté sur la Figure IV-1. Globalement, les valeurs observées sont moyennes dans la gamme de variations reportées dans la bibliographie pour la Manche Orientale. La température de surface est fonction de l'éclairement solaire (source d'énergie), des échanges avec l'atmosphère ainsi que des mélanges avec les eaux telluriques. Ce dernier facteur n'est cependant pas pris en compte car l'influence du fleuve le plus

proche, le Wimereux, est limitée. De plus, compte tenu de la faible épaisseur de la masse d'eau en zone intertidale, les vents et les courants importants provoquent un brassage suffisant pour répartir de façon homogène l'énergie solaire (différence maximale observée entre les niveaux 0 et 15 m inférieure à 0,5°C, Bentley, 1985). Ces variations de température permettent de classer le milieu littoral boulonnais parmi les mers tempérées froides (catégories définies par Pérès, 1961). Ainsi la température de l'eau dépend essentiellement de celle de l'air, les variations de ce paramètre en fonction du temps montrant un profil sinusoïdal (maximum estival, minimum hivernal). De manière générale, les températures mesurées dans l'eau sont supérieures à celles mesurées dans l'air.

1.2. Oxygène et Sels Nutritifs

a) Oxygène

Les concentrations d'oxygène dans l'eau de fond varient au cours du suivi entre 215,7 et 366,4 $\mu\text{mol.l}^{-1}$. Le pourcentage d'oxygène par rapport à la saturation est un élément indispensable à l'étude d'un système marin. Ce pourcentage de saturation varie ici entre 86,3 et 104,8 %. Les concentrations en oxygène vont subir une évolution temporelle marquée avec des valeurs de saturation minimales en été et maximales en période hivernale (Figure IV-2). Ce schéma de variation illustre la dépendance bien connue entre la dissolution de l'oxygène dans l'eau de mer et la température (Aminot & Chaussepied, 1983), relation confirmée ici par un coefficient de corrélation hautement significatif entre ces deux variables ($r = -0,835$, $n = 30$, $P < 0,001$).

b) Sels nutritifs

Les différents sels nutritifs présentent des patrons de variations saisonnières marqués et similaires entre eux (Figure IV-3). La tendance générale de ce cycle annuel est l'utilisation des stocks hivernaux des sels nutritifs par le phytoplancton pendant une courte période généralement située au mois d'avril. Les concentrations en sels nutritifs restent ensuite stables durant la période estivale et la reconstitution progressive des stocks hivernaux ne s'amorce qu'à partir de l'automne. En période printanière, on observe des concentrations de sels nutritifs azotés faibles mais non nulles (de l'ordre de 2 à 3 $\mu\text{mol.l}^{-1}$), ce qui peut sembler en contradiction avec les travaux précédemment effectués dans cette zone (Schapira, 2005 ; Boulard, 2004). Ces auteurs ont mesurés dans les eaux côtières des concentrations en sels nutritifs proches de zéro, souvent inférieures à la limite de détection du système de mesure.

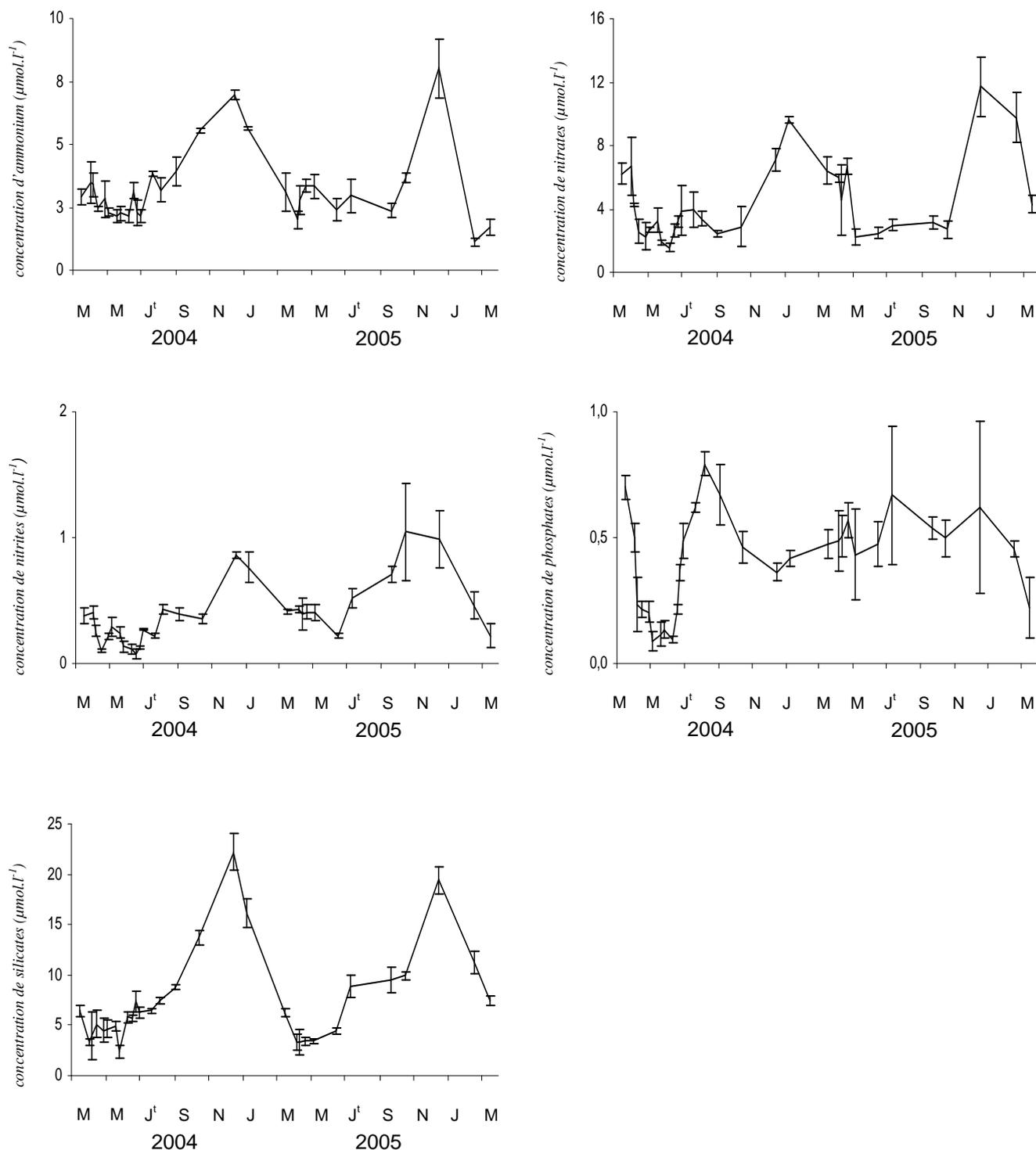


Figure IV-3 : Evolution temporelle des concentrations en sels nutritifs (ammonium, nitrates, nitrites, phosphates et silicates) mesuré dans l'eau surnageante des carottes au cours du suivi 2004/2006. Les valeurs reportées correspondent aux moyennes des quatre carottes prélevées (les barres verticales représentent l'écart-type).

Les teneurs non négligeables en éléments nutritifs mesurées dans cette étude semblent découler des conditions particulières du domaine intertidal et notamment de la combinaison de la faible hauteur d'eau (5 m au maximum pour l'estran de Wimereux) et du forçage hydrodynamique intense qui aboutit à un brassage des sels nutritifs stockés dans le sédiment et/ou produits au cours des processus de reminéralisation.

Les silicates présentent un cycle saisonnier similaire à celui des espèces azotées avec cependant une consommation du stock hivernal plus précoce commençant dès la fin de l'hiver. Cette diminution des concentrations en silicates est généralement expliquée par la croissance des populations de diatomées qui utilisent la silice pour l'édification de leurs frustules (Brunet *et al.*, 1996). Rappelons ici que l'occurrence d'un bloom de diatomées précédant le bloom de *P. globosa* est par ailleurs un phénomène attesté par de nombreuses études menées dans cette zone (Lancelot, 1995, Schapira, 2005).

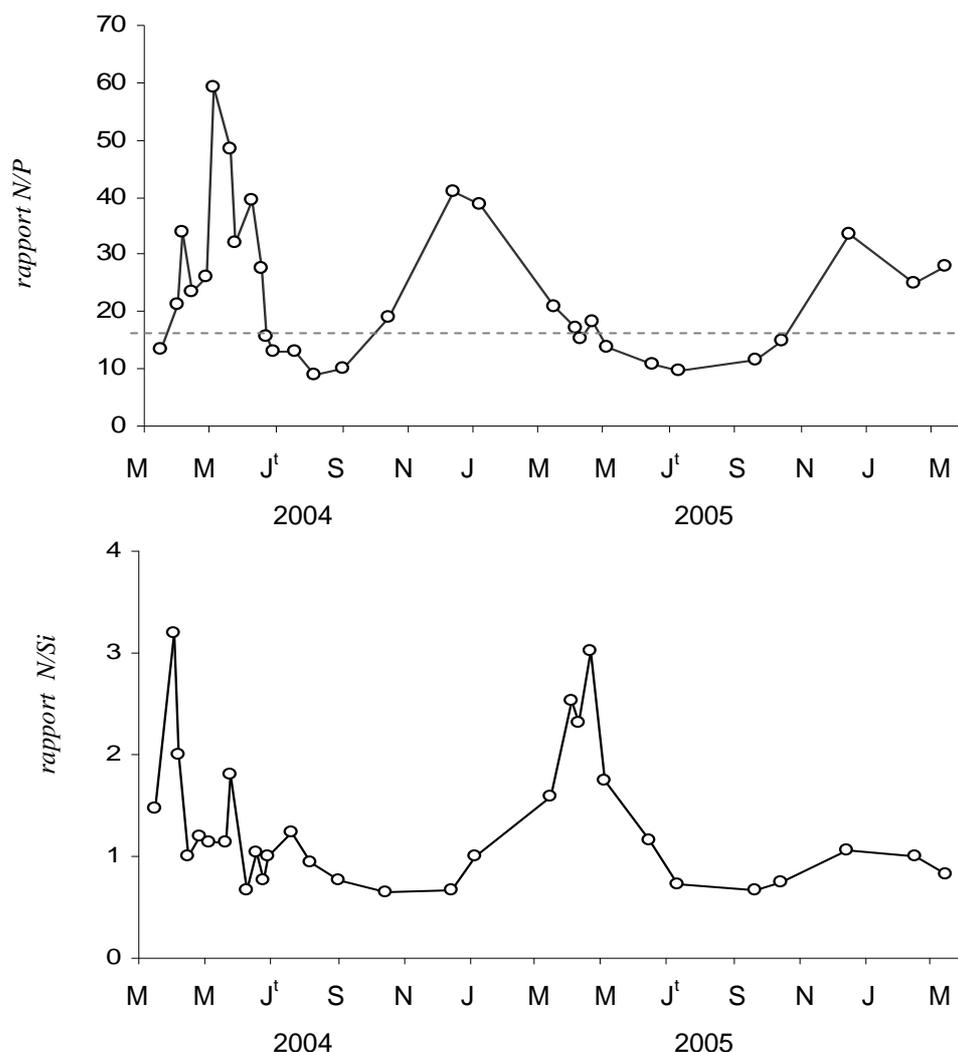


Figure IV-4 : Evolution temporelle des rapports N/P et N/Si au sein de la masse d'eau surplombant l'estran. Les pointillés marquent le rapport N/P théorique de Redfield ($N/P = 16$).

1.3. Relations entre les différents éléments nutritifs

La dynamique annuelle des sels nutritifs est caractéristique des zones tempérées et atteste de l'occurrence d'une courte mais intense période de production au printemps qui va épuiser le stock hivernal de sels nutritifs, ce stock ne se reconstituant qu'à partir de l'automne après une période estivale sans changement notables (Gentilhomme & Lizon, 1998). Cependant il est intéressant de remarquer que si les cycles annuels des sels nutritifs sont similaires, ils ne sont pas synchrones. Ainsi le stock de silicates est utilisé le premier par les diatomées, dès la fin de l'hiver. Concernant les espèces azotées, le stock d'ammonium est consommé avant celui de nitrates, ce qui traduit une utilisation préférentielle de l'ammonium par les diatomées qui dominent encore la communauté phytoplanctonique. Certaines études avancent que l'initiation du bloom de *P. globosa* serait due à un avantage physiologique de cette espèce dans l'utilisation des ions nitrates l'initiation du bloom de *P. globosa* coïncidant avec la période où l'ammonium fait défaut alors que le nitrate est encore abondant (Tunguraza *et al.*, 2003).

Les rapports de Redfield sont considérés comme de bons descripteurs du fonctionnement des écosystèmes côtiers. Ils renseignent en particulier sur l'influence des apports extérieurs en nutriments, sur la réponse du phytoplancton à ces apports et permettent de définir l'élément limitant la production primaire dans un milieu donné (Gibson *et al.*, 1997). Dans notre série de mesures, le **rapport N/P** est généralement supérieur aux valeurs de référence admises pour le phytoplancton ($N/P = 16$) (Figure IV-4). L'évolution de ce rapport semble s'expliquer principalement par les variations des teneurs en azote, le phosphate variant dans une gamme relativement étroite. Les périodes durant lesquelles ce rapport est inférieur à 16 correspondent à la période estivale et traduisent une déplétion générale de la colonne d'eau en azote et en phosphate. En dehors de cette période, ni l'azote ni le phosphate ne sont potentiellement limitant pour la croissance phytoplanctonique. Le **rapport N/Si** constitue un indicateur intéressant des modifications de la communauté phytoplanctonique. Boulard (2004) notait un synchronisme entre les pics de ce rapport au niveau des eaux côtières de Wimereux et la transition entre les diatomées et *P. globosa* pour les années 2003/2004, observations confirmées pour les années 2004/2005 au niveau de la masse d'eau surplombant l'estran (Figure IV-4). L'augmentation de ce rapport traduit une consommation rapide des silicates par les populations de diatomées. La chute de ce rapport, peu de temps après, est liée cette fois à la consommation du stock de nitrate par les populations phytoplanctoniques suivantes.

II. CARACTERISTIQUES SEDIMENTAIRES

2.1. Porosité et granulométrie

Le sédiment du haut de plage de Wimereux est typiquement sableux ; il se compose majoritairement de sables fins à très fins (87,61 %) ainsi que de sables moyens (10,22 %) et grossiers (1,99 %). Si la présence de particules fines y est parfois enregistrée, leur représentation reste très faible (0,16% en moyenne). Cette présence de particules fines est néanmoins un paramètre important à considérer étant donné la possible liaison des apports de particules fines aux dépôts mucopolysaccharidiques dérivés de l'efflorescence de *P. globosa*. Bien que la proportion de particules fines demeure toujours très faible (de 0 à 0,4 %), il est intéressant de noter que leur augmentation coïncide avec la période printanière de dépôts phytodétritiques (Figure IV-5).

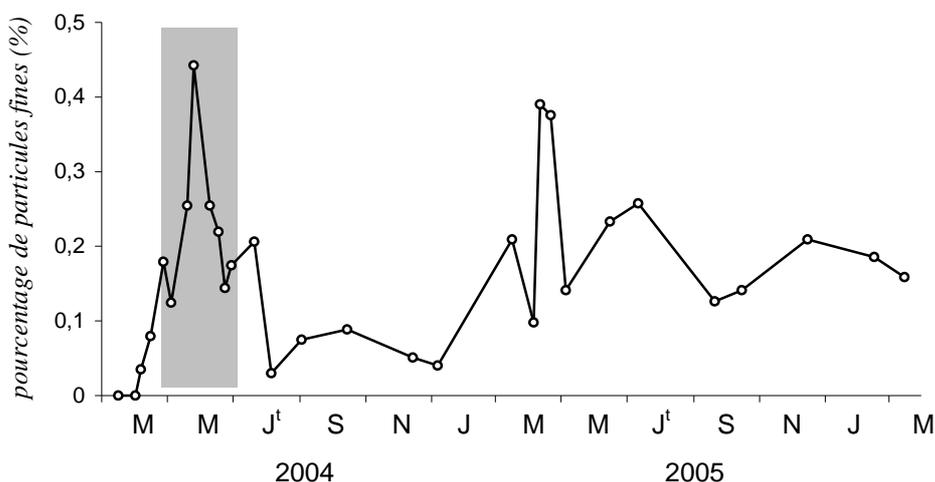


Figure IV-5 : Evolution temporelle du pourcentage de particules fines de l'estran sableux de Wimereux (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

La porosité a été mesurée sur les 10 cm superficiels du sédiment, mais seule la porosité de surface est présentée en raison de l'absence de gradient vertical (Figure IV-6 A). Le suivi montre de faibles valeurs de porosité (de 0,355 à 0,443) ce qui est en accord avec la nature sableuse du sédiment. Bien que la variabilité temporelle soit peu prononcée (Figure IV-6 B), les porosités mesurées au cours des périodes printanières sont significativement supérieures à celles mesurées aux autres dates. Compte tenu de la forte liaison entre la porosité et la texture du sédiment, il n'est pas surprenant de mesurer une corrélation significative entre ces deux variables édaphiques ($r = 0,681$, $n=30$, $P < 0,001$).

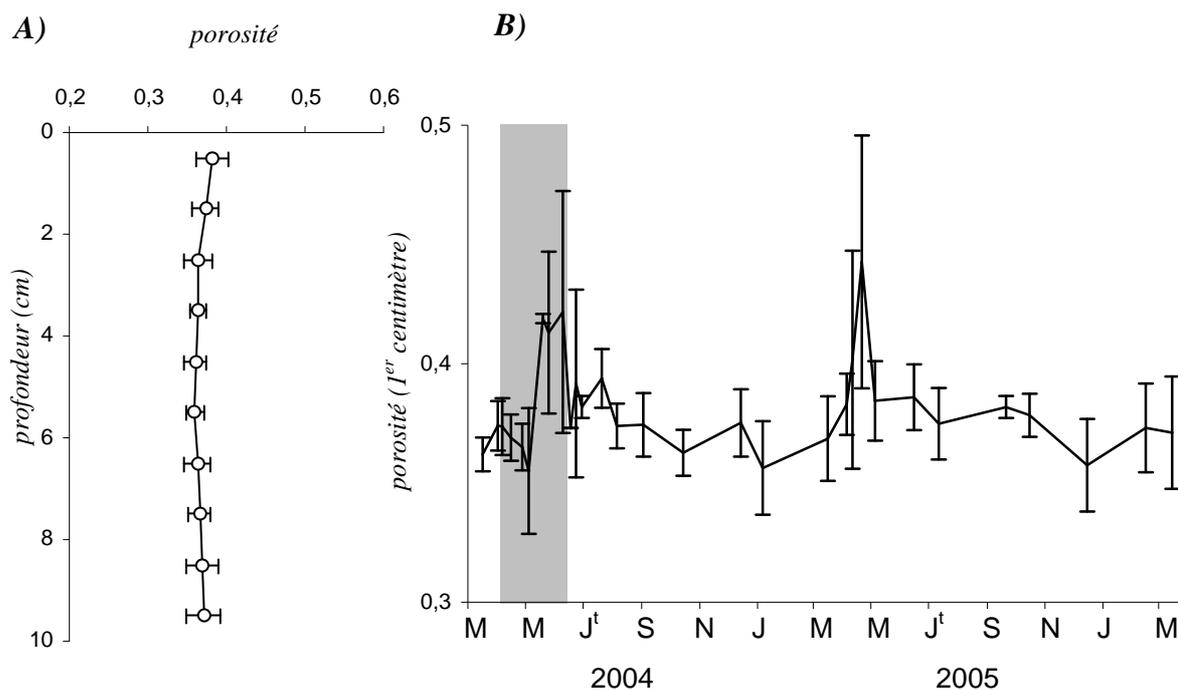


Figure IV-6 : Evolution de la porosité dans les sédiments superficiels de Wimereux.

A) Profil de porosité moyen obtenu avec l'ensemble des données.

B) Evolution temporelle de la porosité de surface au cours du suivi 2004/2006 (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

2.2. Carbone et azote organique

Le taux de carbone organique dans les sédiments superficiels varie entre $0,0199 \pm 0,0009$ et $0,0581 \pm 0,0071$ % du poids sec, ce qui est en accord avec les valeurs enregistrées pour des sédiments sableux considérés comme pauvres en matière organique (par exemple, Jahnke *et al.*, 2005). A l'échelle annuelle, les variations du taux de carbone organique demeurent finalement assez faibles, la majorité des valeurs oscillant dans la gamme 0,02 – 0,035 % du poids sec. La seule période d'augmentation notable du carbone organique coïncide avec la période de dépôts des mousses sur le littoral avec une augmentation relative de 60 % entre mars et mai. Le contenu en azote total varie de $0,0038 \pm 0,003$ à $0,0084 \pm 0,0022$ % du poids sec au cours de notre suivi. Aucune variabilité saisonnière ne semble se dégager (Figure IV-7 B). On note l'existence d'une relation significative entre le carbone organique et l'azote total ($r = 0,516$, $n = 30$, $P < 0,05$). Il est intéressant de noter que l'équation de la droite de régression donne une pente de 6,25 très proche du rapport C/N théorique de Redfield (6,625) et que les points s'écartant le plus de cette droite de régression correspondent aux dates ayant connu des dépôts de mousse (points blancs sur la figure IV-7 C)

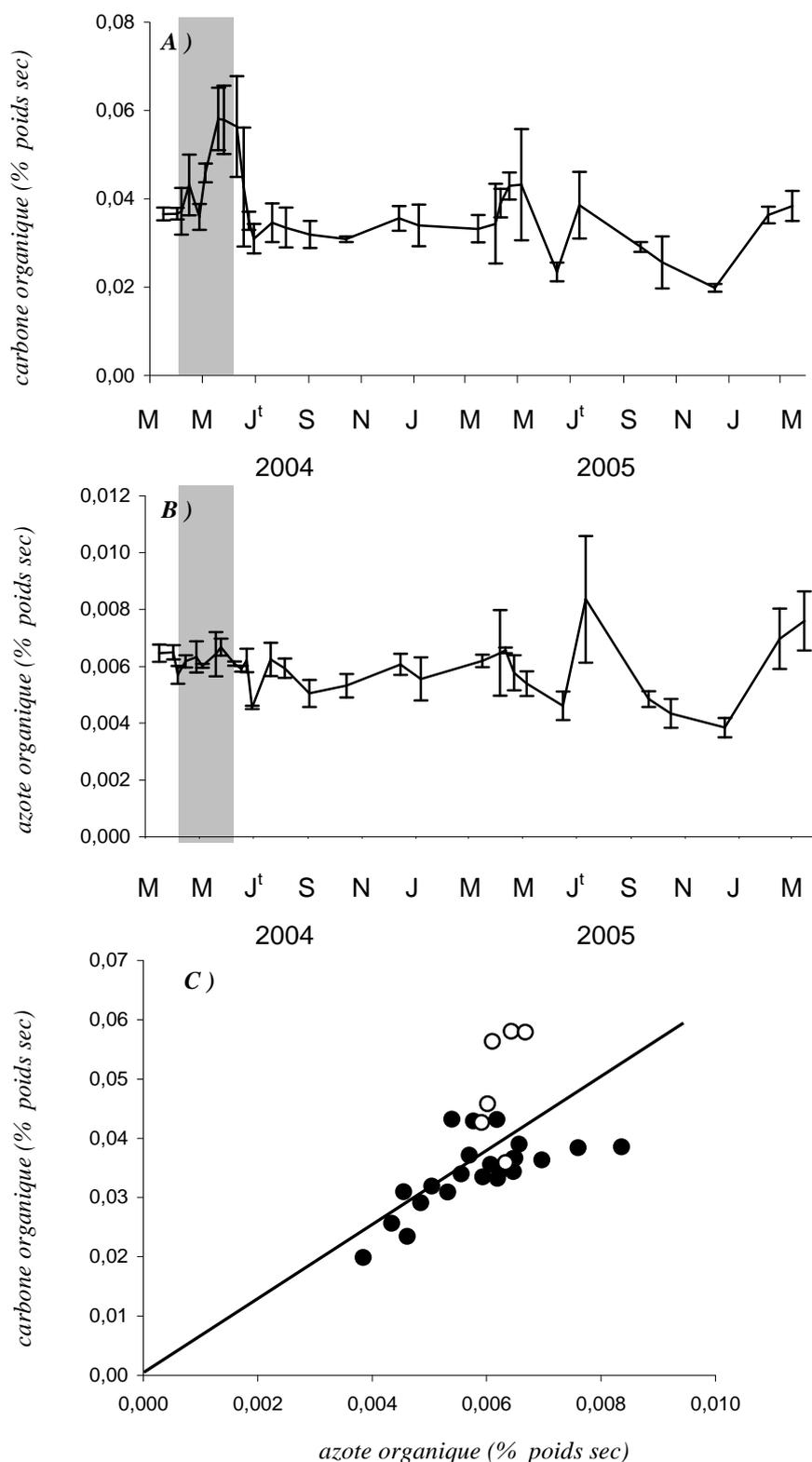


Figure IV-7 : Evolution de la matière organique dans les sédiments superficiels de Wimereux au cours du suivi 2004/2006.

A) Evolution du carbone organique.

B) Evolution de l'azote organique.

C) Relation entre ces deux paramètres (les points blancs correspondent aux périodes de dépôt de mousse sur l'estran) et comparaison au rapport de Redfield (106/16).

Le rapport molaire C/N calculé à partir des données précédentes varie entre 4,61 et 9,61. Il est intéressant de remarquer que bien que l'ensemble des valeurs indique la présence de matière organique relativement labile (Jorgensen, 1983), les périodes d'augmentation de ce rapport correspondent pour les deux années du suivi à la période printanière (Figure IV-8).

Cette élévation du rapport C/N peut être interprétée comme une augmentation de l'activité de dégradation de la matière organique ou bien comme une arrivée de phytodétritus réfractaires à la dégradation.

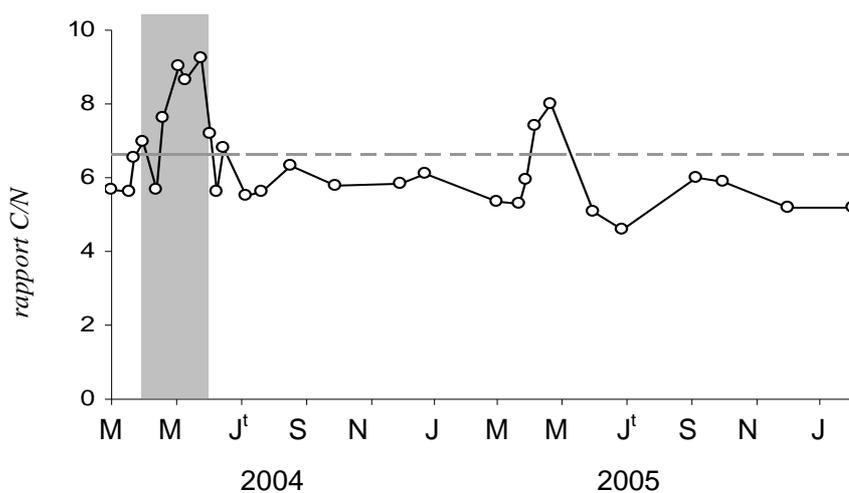


Figure IV-8 : Evolution temporelle du rapport molaire C/N. La ligne en pointillé indique le rapport théorique déduit des équations de Redfield.

III - CARACTERISTIQUES BIOLOGIQUES

3.1. Le compartiment bactérien

Les abondances bactériennes mesurées à Wimereux au cours du suivi s'échelonnent entre $1,14 \pm 0,1$ et $3,67 \pm 0,2 \cdot 10^6 \text{ cell.ml}^{-1}$, valeurs atteintes respectivement le 6 janvier 2005 et le 15 mai 2004. Il en résulte après conversion que la biomasse bactérienne oscille entre $0,58 \pm 0,06$ et $1,88 \pm 0,09 \text{ mg C.m}^{-2}$.

On peut dégager du suivi temporel des abondances bactériennes présentées en Figure IV-9 un patron de variation saisonnière avec des abondances qui augmentent nettement dès le début du printemps. Le suivi conjoint des températures et de l'abondance bactérienne permet de visualiser cette saisonnalité marquée. Une corrélation significative entre ces deux paramètres est par ailleurs mesurée ($r = 0,585$, $n = 30$, $P < 0,05$).

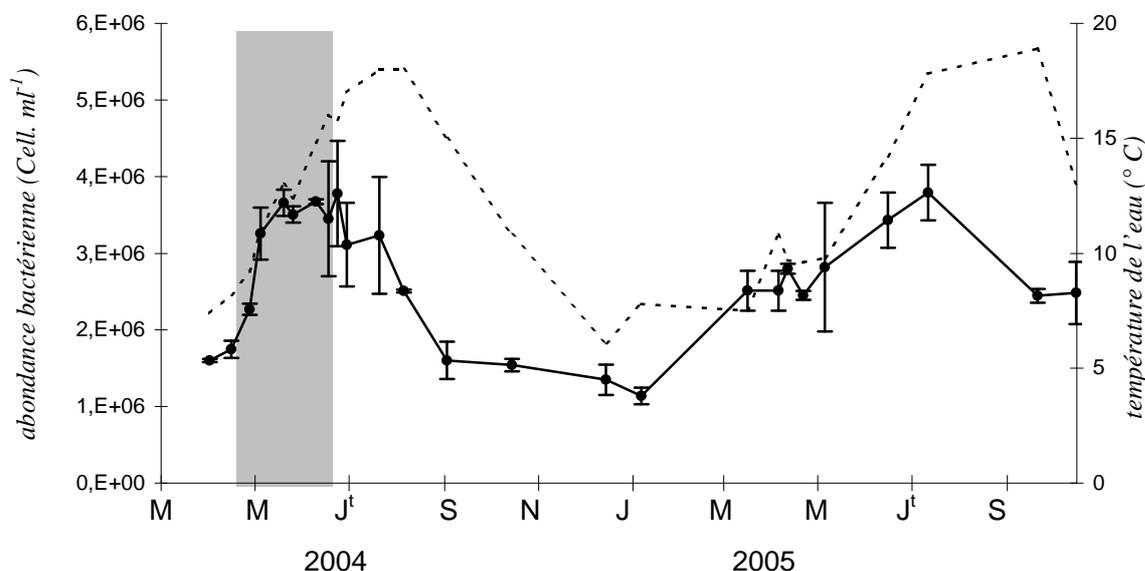


Figure IV-9 : Evolutions conjointes de la température de l'eau (pointillé) et de l'abondance bactérienne à l'interface eau-sédiment (trait plein, moyenne \pm écart-type).

En 2004 le compartiment bactérien maintient des abondances relativement élevées durant toute la période de dépôt de mousse. Elles décroissent ensuite rapidement pour présenter des niveaux minimaux durant la période automne/hiver. Le même schéma se répète l'année suivante avec toutefois une intensité moindre.

Il est courant de décrire le compartiment bactérien par l'intermédiaire de la répartition des différents morphotypes le composant (Figure IV-12 A). Cette répartition ne semble pas montrer d'évolution particulière au cours du suivi et montre une nette dominance des formes coccoïdes ($70,4 \pm 3,2$ % de l'abondance totale) suivies par les formes bâtonnets et vibrioïdes (respectivement $22,1 \pm 2$ % et $10,9 \pm 1,2$ % de l'abondance totale). La proportion de cellules en division demeure faible ($1,3 \pm 0,5$ % de l'abondance totale) mais son évolution temporelle est intéressante, les augmentations coïncidant avec les périodes de dépôts de matière organique (Figure IV-10 B).

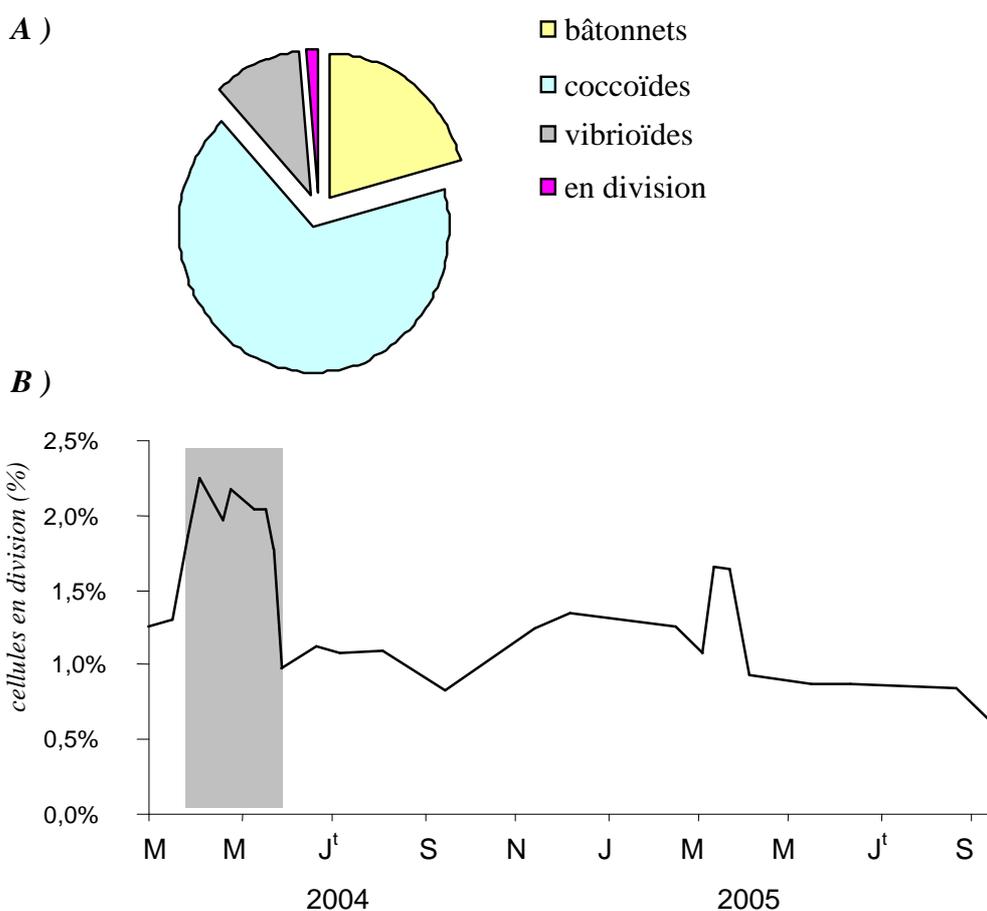


Figure IV-10 : Présentation des différents morphotypes bactériens.

A) Composition moyenne de la communauté bactérienne.

B) Evolution temporelle de la proportion de cellules en division (la période de dépôt de mousse est indiquée en grisé).

3.2. Macrofaune benthique

Sur l'ensemble des prélèvements, un total de 11 espèces seulement a été identifié. Les annélides polychètes ainsi que les crustacés pécararides dominent largement la communauté benthique en représentant respectivement 55 % et 36 % des taxons déterminés. Le Tableau IV-II présente les différentes espèces déterminées ainsi que leurs principaux descripteurs tels que densité et biomasse moyenne.

Tableau IV-II : Synthèse descriptive de la composition de la communauté macrobenthique du haut de plage de Wimereux. Pour chaque espèce déterminée, les abondances et biomasses moyennes ainsi que leur importance relative sont mentionnées.

espèce	abondance moyenne (ind.m ⁻²)	dominance (%)	biomasse moyenne (mg PSLC. m ⁻²)	dominance (%)
<i>Bathyporeia pilosa</i>	6,4	8,9	4,1	3,6
<i>Bathyporeia sarsi</i>	14,5	20,4	12,7	11,1
<i>Bathyporeia pelagica</i>	2,0	2,8	1,0	0,8
<i>Haustorius arenarius</i>	7,5	10,6	5,8	5,1
<i>Urothoe grimaldii</i>	1,3	1,8	1,0	0,9
<i>Eurydice pulchra</i>	5,8	8,1	5,1	4,5
<i>Arenicola marina</i>	4,7	6,6	26,6	23,3
<i>Eteone longa</i>	2,7	3,8	2,6	2,3
<i>Hediste (Nereis) diversicolor</i>	0,6	0,8	0,9	0,8
<i>Scolecis squamata</i>	25,5	35,8	54,2	47,5
<i>Pleuronectes platessa</i>	0,2	0,3	0,1	0,1
Total	71,2	100	114,1	100

La densité de la macrofaune subit de larges variations au cours du suivi et se situe dans la gamme 14 – 166 ind.m⁻². Les principales espèces sont le crustacé *Bathyporeia sarsi* (20 % de la densité totale) et l'annélide *Scolecis squamata* (36 % de la densité totale). La densité de la communauté benthique ne semble pas suivre un schéma de variation saisonnière particulier (Figure IV-11) mais on peut remarquer une augmentation progressive de cette densité au cours de l'année 2005.

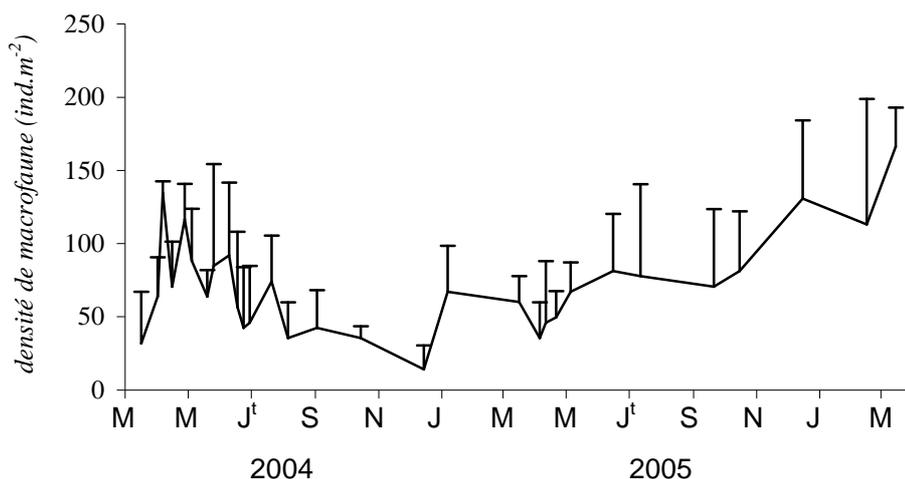


Figure IV-11 : Evolution temporelle de la densité de la macrofaune dans les sédiments de la plage de Wimereux. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Autre paramètre d'importance, la biomasse de la communauté macrobenthique est présentée en Figure IV-12. Ici encore, il est difficile de dégager un schéma de variation particulier. Cette biomasse varie de 39,04 à 224,14 mg C.m⁻². Parmi les espèces principales expliquant les variations de la biomasse totale, on retrouvera les espèces affichant les plus fortes densités, à savoir *Bathyporeia sarsi* (11 % de la biomasse totale) et *Scolecis cirratulus* (23 % de la biomasse totale) auxquelles se rajoute l'annélide *Arenicola marina* (47 % de la biomasse totale).

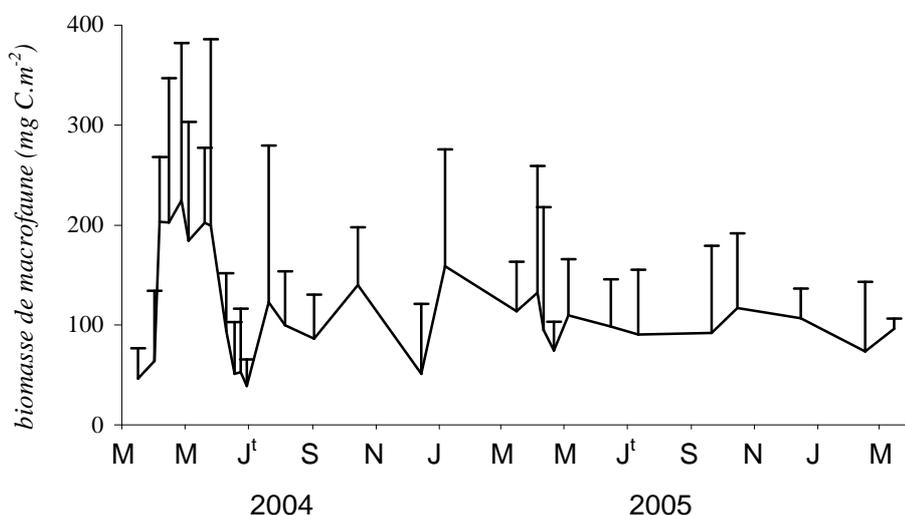


Figure IV-12 : Evolution temporelle de la biomasse de la macrofaune dans les sédiments de la plage de Wimereux. Les barres verticales représentent l'écart-type.

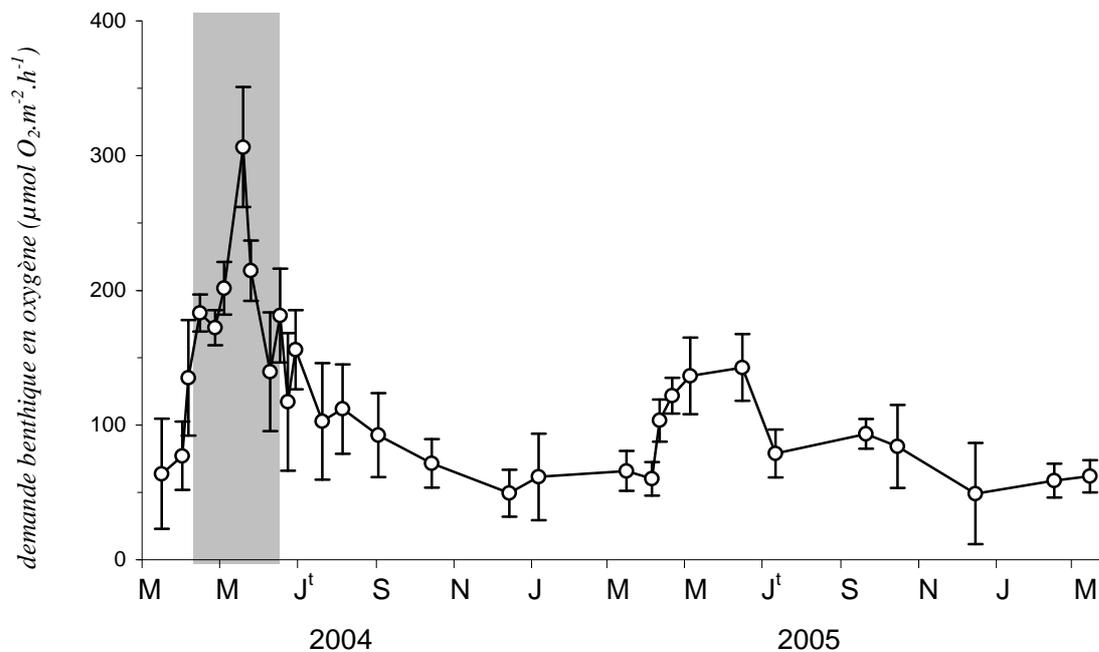


Figure IV-13 : Evolution temporelle de la demande benthique en oxygène moyenne (+/- Ecart-type) des sédiments de Wimereux au cours du suivi 2004/2006 (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

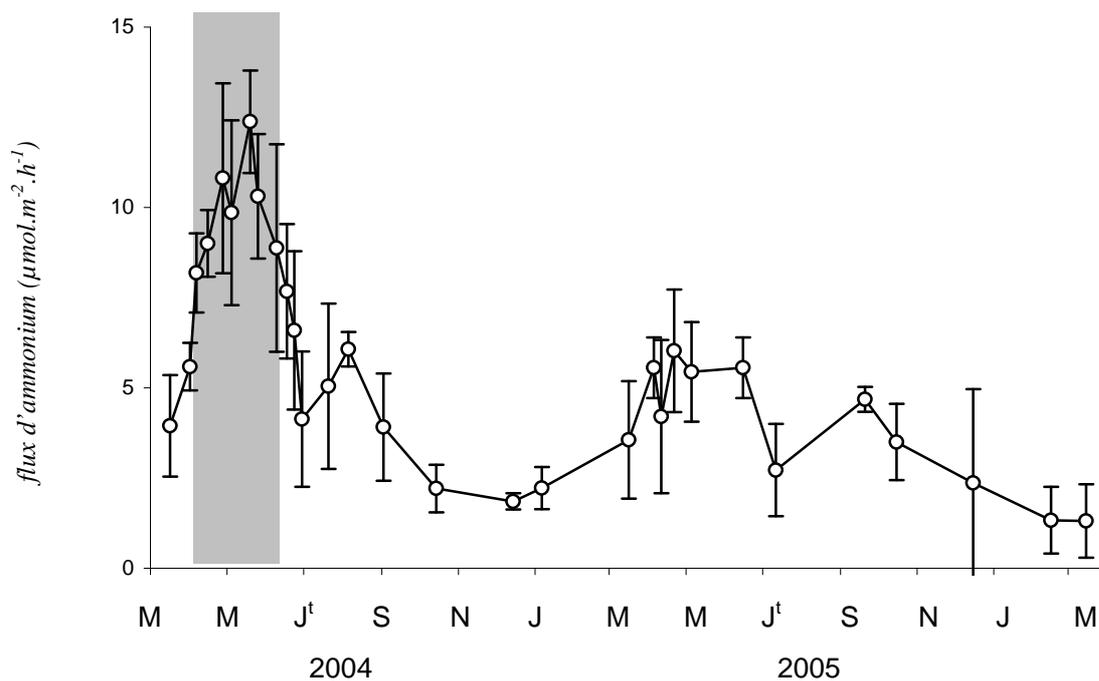


Figure IV-14 : Evolution temporelle des flux moyens d'ammonium (+/- Ecart-type) des sédiments de Wimereux au cours du suivi 2004/2006 (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

IV - LES FLUX A L'INTERFACE EAU SEDIMENT

4.1. Oxygène

Comme constaté lors de l'étude spatiale, toutes les demandes benthiques en oxygène sont positives (Figure IV-13). Dans le cadre du suivi temporel présenté ici, les valeurs moyennes de DBO sont comprises entre $49,2 \pm 37,7 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et $306,3 \pm 44,6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, valeurs en accord avec la bibliographie concernant les flux en domaine sableux.

L'évolution des flux totaux d'oxygène laisse apparaître une variabilité temporelle marquée. On constate pour l'année 2004 une augmentation graduelle à partir de la période printanière de la DBO qui passe de $63,9 \pm 40,8 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ le 16 mars à $306,3 \pm 44,6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ le 19 mai soit une augmentation d'un facteur 5. Cette augmentation coïncide avec l'arrivée de mousse (observée entre le 15 avril et 5 juin 2004). Après ce pic, les demandes benthiques en oxygène diminuent rapidement pour retrouver des valeurs autour de $100 - 150 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ durant la période estivale. Les demandes benthiques en oxygène diminuent à nouveau en automne et on atteint des valeurs similaires à celles observées au début de l'étude (autour de $60 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ pour l'hiver 2004/2005).

Le même schéma de variation se dégage pour l'année 2005 avec toutefois une intensité bien moindre. On voit la demande benthique en oxygène augmenter de $61,6 \pm 31,1 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ le 6 janvier pour culminer à $142,8 \pm 24,7 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ le 15 juin soit une augmentation d'un facteur 2,5. Après cette période, les demandes benthiques en oxygène semblent à nouveau stagner autour de $100 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ pour la période estivale avant de chuter en automne.

4.2. Ammonium

On retrouve pour l'ammonium la même uniformité dans la direction du flux que pour l'oxygène. La totalité des flux présentés en Figure IV-14 caractérise un relargage d'ammonium par le sédiment compris entre $12,38 \pm 1,42 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et $1,31 \pm 1,02 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Le patron de variation observé à l'échelle annuelle pour les flux d'ammonium est proche de celui des demandes benthiques en oxygène.

Les flux d'ammonium augmentent régulièrement au cours du printemps 2004 en passant de $3,9 \pm 1,4 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ le 15 mars à $12,4 \pm 1,4 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ le 19 mai, soit une augmentation d'un facteur 4. Les flux d'ammonium diminuent ensuite rapidement pour atteindre le 20 juin une valeur proche de celle du début de printemps ($4,1 \pm 1,9 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$).

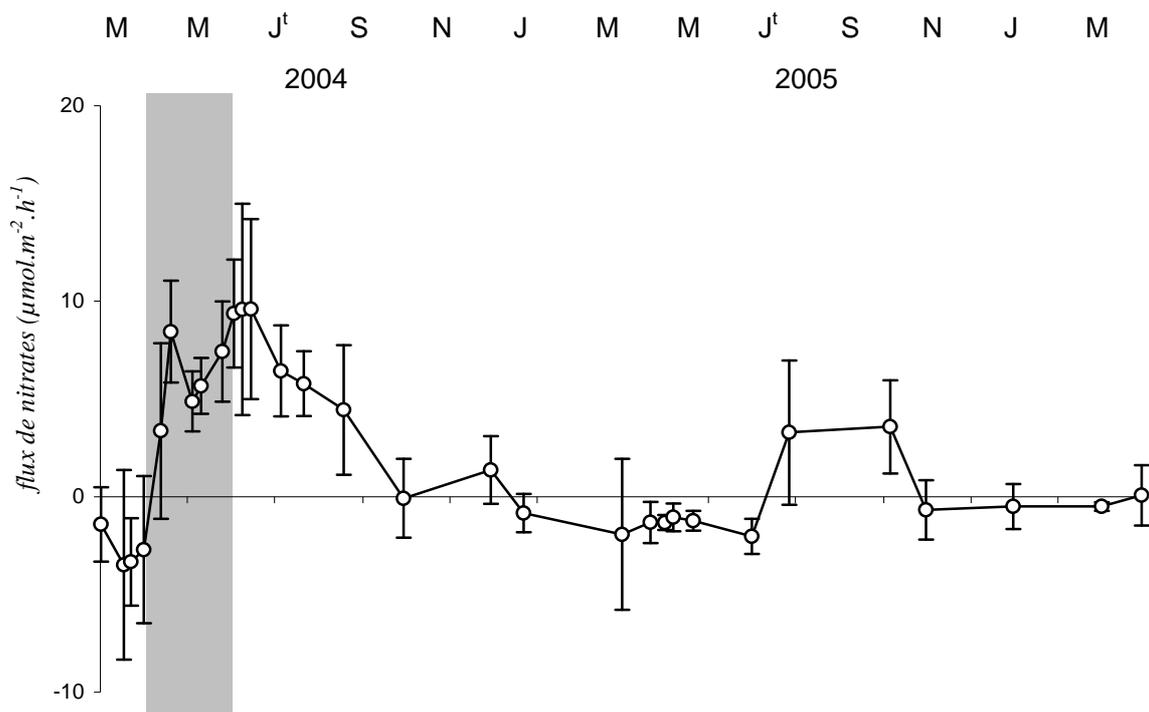


Figure IV-15 : Evolution temporelle des flux moyens de nitrates (+/- Ecart-type) des sédiments de Wimereux au cours du suivi 2004/2006 (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

On mesure un second pic de relargage d'ammonium qui atteint $6,1 \pm 2,2 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ le 5 août avant de rapidement chuter pour atteindre des valeurs proches de $2 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ pour toute la période Automne/Hiver. Comme pour l'oxygène, ce schéma de variation se répète l'année suivante avec toutefois une amplitude moindre, les flux d'ammonium passant de $2,2 \pm 0,6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ le 6 janvier 2005 à $6,1 \pm 1,7 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ le 21 avril. On note également la présence d'un second pic plus modéré en fin d'été ($4,7 \pm 0,3 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ le 20 septembre 2005).

4.3. Nitrates

A la différence des flux d'oxygène et d'ammonium, le sens des flux de nitrates n'est pas homogène. Ces flux vont donc résulter soit en un relargage, soit en une consommation de cet élément (Figure IV-15). De plus, environ 25 % des incubations ne montrent pas de flux significativement différent de zéro (*Pearson*, $P > 0,05$) et la nécessaire intégration de ces valeurs dans le calcul de flux aboutit à des écart-types élevés, souvent supérieurs à la valeur moyenne qu'ils caractérisent.

Pour la totalité du suivi temporel, les flux de nitrates mesurés à Wimereux sont compris entre $-5,5 \pm 4,8 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et $9,6 \pm 6,6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Il est plus difficile de dégager ici un patron de variation clair. Tout en restant prudent dans nos observations (du fait notamment des écart-types élevés), on peut remarquer pour l'année 2004 que les flux de nitrates sont négatifs ou proches de zéro jusqu'au 27 avril. A partir de cette date, les flux moyens mesurés sont positifs et vont osciller dans la gamme 5 - 10 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Le relargage de nitrate va ensuite diminuer à partir du 29 juin pour rapidement atteindre des valeurs proches de zéro voire négatives en hiver.

Pour l'année 2005, aucun schéma particulier ne se dégage. Les flux de nitrates sont majoritairement faibles et négatifs, se situant dans la gamme -2,1 - 0 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Seule deux valeurs sont positives (le 11 juillet et le 20 octobre 2005) mais ces valeurs se caractérisent alors par un écart-type très élevé.

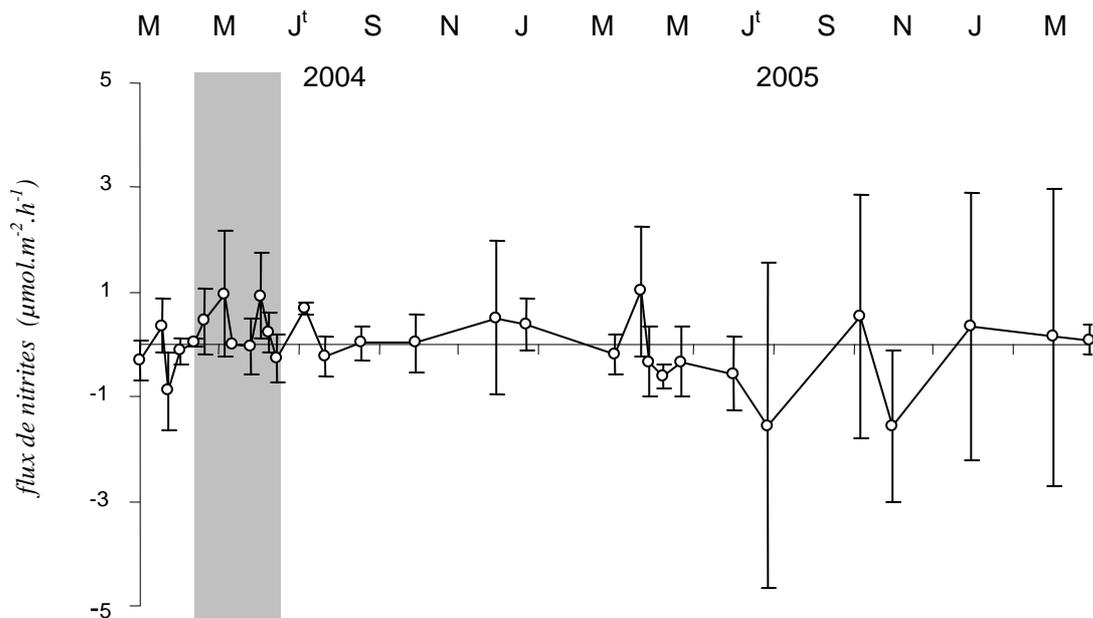


Figure IV-16 : Evolution temporelle des flux moyens de nitrites (+/- Ecart-type) des sédiments de Wimereux au cours du suivi 2004/2006 (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

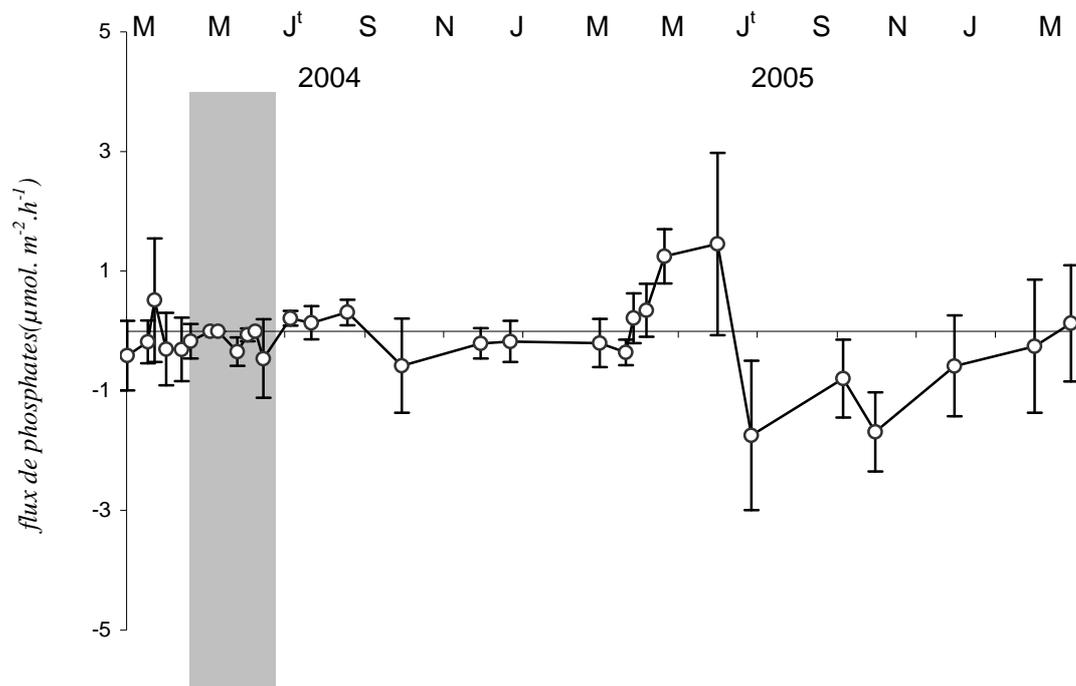


Figure IV-17 : Evolution temporelle des flux moyens de phosphates (+/- Ecart-type) des sédiments de Wimereux au cours du suivi 2004/2006 (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

4.4. Nitrites

Les flux de nitrites demeurent faibles tout au long de l'année (Figure IV-16). Les valeurs moyennes varient entre $-0,9 \pm 0,7 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et $1,1 \pm 1,2 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ au cours du suivi temporel. La variabilité des mesures est encore plus grande que pour les autres sels nutritifs puisque seul 59 % des incubations ont montré une évolution significative.

La majorité des flux sont négatifs ou nuls et seules sept mesures sur la totalité du suivi (soit 23 % des valeurs) sont positives. Cette alternance entre consommation de nitrites par le sédiment et relargage de cet élément ne semble être liée à aucun patron de variation saisonnière, ces périodes de relargage se retrouvant aussi bien en hiver qu'en été.

4.5. Phosphates

Comme pour les nitrites, l'évolution temporelle des flux de phosphates ne laisse pas apparaître de schéma de variation particulier (Figure IV-17). Ces flux sont majoritairement négatifs et compris entre $-2,53 \pm 1,21 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et $0,51 \pm 1,03 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Cependant, une importante variabilité est enregistrée avec des écart-types souvent supérieurs à la valeur mesurée. Cette variabilité provient notamment du nombre important d'incubations non-significativement différentes de zéro (environ 60 % des incubations).

4.6. Silicates

Les flux de silicates sont compris entre $-3,86 \pm 3,33 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et $5,56 \pm 0,45 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Cependant la majorité de ces flux montre un relargage de silicates vers la colonne d'eau. Seule quatre valeurs sont négatives, toutes mesurées durant la période hivernale (Figure IV-18).

Les échanges de silicates semblent suivre un cycle saisonnier : la période hivernale est caractérisée par des flux négatifs ou nuls, qui deviennent positifs dès la fin de l'hiver puis augmentent graduellement au cours du printemps et de l'été. La décroissance des flux de silicates s'amorce aux alentours de la fin septembre pour atteindre à nouveau des valeurs négatives ou nulles en hiver. Ce cycle saisonnier est également mis en évidence par la forte corrélation mesurée entre les flux de silicates et la température de l'eau de fond ($r = 0,669$, $n = 30$, $P < 0,05$).

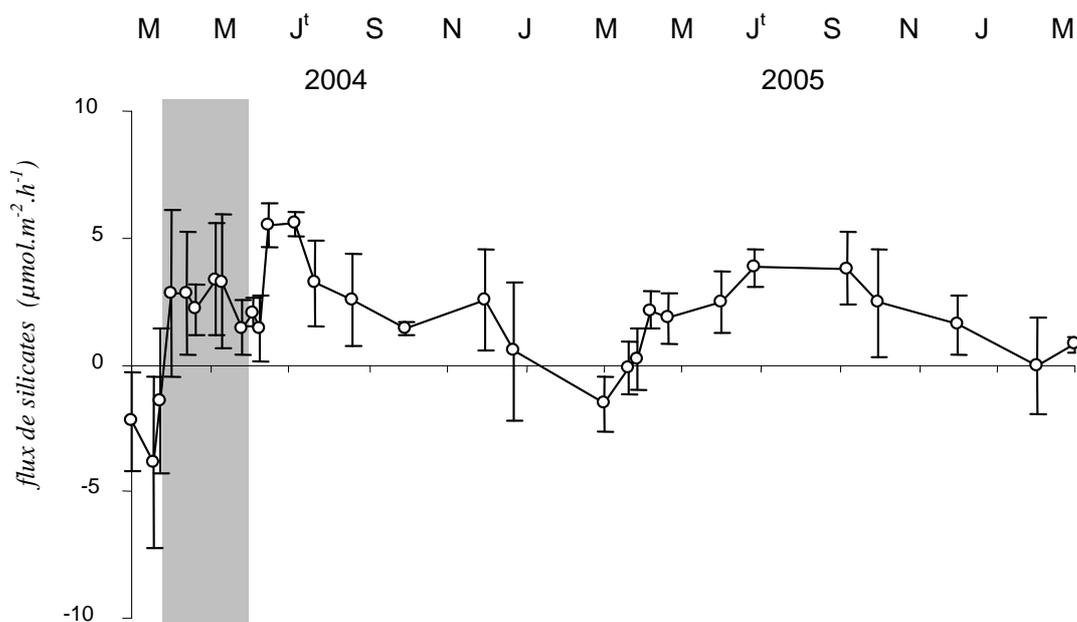


Figure IV-18 : Evolution temporelle des flux moyens de silicates (+/- Ecart-type) des sédiments de Wimereux au cours du suivi 2004/2006 (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

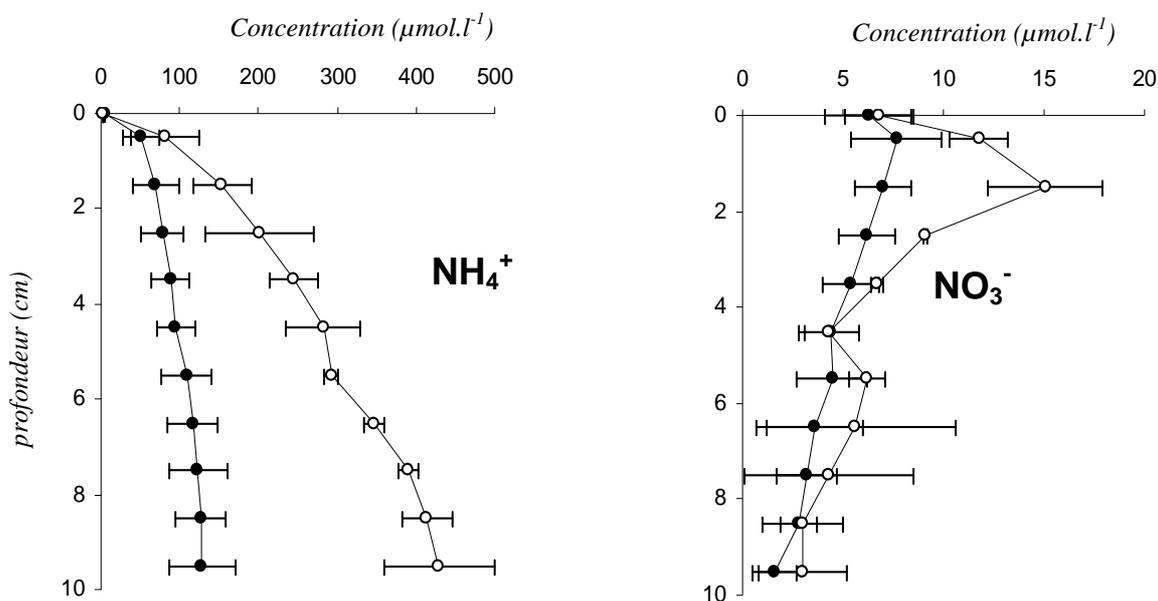


Figure IV-19 : Profils moyens de concentrations en ammonium (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) et nitrates (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) mesurés lors d'épisodes de dépôt de mousse (noir) et sur l'ensemble des autres dates (blanc). Les barres horizontales représentent l'écart-type.

V – PROFILS DE CONCENTRATIONS ET FLUX DIFFUSIFS

5.1. Ammonium

Les profils d'ammonium interstitiel obtenus pour le haut de plage de Wimereux au cours du suivi temporel 2004/2005 sont reportés en Annexes IV-1. Ces profils montrent tous une augmentation graduelle des concentrations en ammonium avec la profondeur ce qui est en accord avec la littérature scientifique. De manière générale, les profils d'ammonium varient peu au cours de l'année, à l'exception des profils mesurés lors de période de dépôts phytodétritiques (le 19 mai et le 09 juin 2004). La Figure IV-19 illustre ceci en opposant le profil moyen obtenu pour ces deux dates au profil moyen obtenu en considérant l'ensemble des autres prélèvements.

Les flux diffusifs calculés à partir de ces profils vont naturellement refléter cette tendance. Si les flux diffusifs s'échelonnent entre $0,9 \pm 0,6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et $9,8 \pm 2,4 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, seuls les flux calculés lors des dépôts de mousse atteignent une valeur l'ordre de $9 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, les autres chiffres se situant dans l'intervalle $1,5 - 3 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (Figure IV-20 A).

5.2. Nitrates-Nitrites

Les concentrations de nitrates dans l'eau interstitielle varient entre des valeurs très faibles en profondeur et des concentrations maximales à proximité de l'interface eau sédiment comprises entre $5,2$ et $21,6 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (Annexe IV-2).

De la même manière que pour l'ammonium, les concentrations maximales de nitrates varient peu au cours de l'année à l'exception de la période printanière où les concentrations dans les premiers centimètres se voient multipliées par un facteur 2 (Figure IV-19).

Les échanges diffusifs de nitrates sont calculés en estimant le gradient $(dC/dz)_{z=0}$ à partir de la différence entre les concentrations maximales et la concentrations de nitrates dans l'eau de fond (T_0 des incubations). Ces flux diffusifs s'échelonnent entre $0,9 \pm 0,8$ et $18,1 \pm 1,8 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (Figure IV-20 B). De manière similaire à l'ammonium, ces relargages diffusifs de nitrates augmentent au début du printemps. Cependant ces échanges diffusifs intenses durent plus longtemps, sans doute alimentés par le stock sédimentaire de nitrates. Ainsi le flux diffusif maximum est enregistré au mois de juin alors que les flux diffusifs d'ammonium ont déjà diminué.

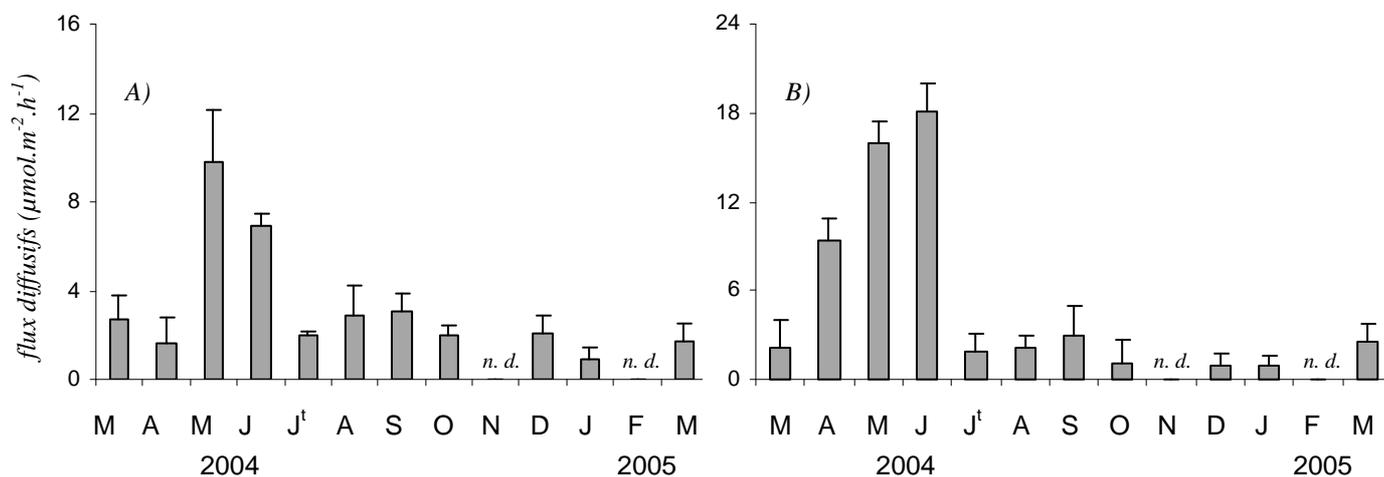


Figure IV-20 : Flux diffusifs d'ammonium (A) et de nitrates (B) calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle durant le suivi 2004/2005. Les barres verticales représentent l'écart-type. (nd : no data).

Les concentrations en nitrites des eaux interstitielles varient peu et sont généralement inférieures à $3 \mu\text{mol.l}^{-1}$. Il est difficile de décrire l'allure générale des profils, certains montrant une concentration constante avec la profondeur tandis que d'autres se caractérisent par la présence d'un pic dans les premiers centimètres (Annexe IV-3). De plus, ces profils moyens affichent le plus souvent des écart-types importants. Si on ajoute à cela le rôle minoritaire des nitrites dans les processus de transformation de l'azote, les flux diffusifs de nitrites ne seront pas détaillés ici.

5.3. Phosphates

Les concentrations maximales en phosphates dans l'eau interstitielle sont assez variables, comprises entre $2,6$ et $8,2 \mu\text{mol.l}^{-1}$. Il est difficile de dégager un schéma de variation particulier étant donné que ces deux valeurs extrêmes sont enregistrées à un mois d'intervalle et au cours de la même saison (respectivement les mois de juin et de juillet). De plus ces valeurs obtenues en moyennant trois sous carottages sont associées à un écart-type élevé.

De la même façon, l'allure générale des profils est difficilement généralisable. Certains profils ne montrent aucun gradient particulier (septembre) tandis que d'autres se caractérisent par un gradient croissant linéaire dans les premiers centimètres puis ne montrent pas de gradient en profondeur (décembre). De ce fait, le gradient de concentration à l'interface eau-sédiment a été estimé à partir d'un ajustement de type exponentiel déjà utilisé lors de l'étude spatiale (voir Chapitre III). Les flux diffusifs résultant de ces calculs sont très faibles, compris entre $0,1 \pm 0,06$ et $0,9 \pm 0,4 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

5.4. Silicates

Les profils de concentration en silicate ne sont généralement pas très marqués (Annexe IV-4). De manière générale, les profils de silicates montrent une augmentation de la concentration avec la profondeur et les plus fortes teneurs en silicates sont mesurées dans les centimètres les plus profonds. Ces teneurs maximales sont comprises entre 6,25 et 30,9 $\mu\text{mol.l}^{-1}$. Une augmentation linéaire des concentrations avec la profondeur n'est clairement visualisée que sur trois profils, l'un au mois de mai et les deux autres aux mois d'août et septembre.

Les flux diffusifs de silicates calculés en estimant un gradient linéaire sur 10 cm évoluent entre $0,15 \pm 0,05$ et $6,33 \pm 1,08 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (Figure IV-25). Ces échanges diffusifs montrent deux pics distincts, le premier de plus faible ampleur au mois de mai ($4,34 \pm 1,6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) et le second durant l'été, aux mois d'août ($5,93 \pm 1,3 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) et de septembre ($6,33 \pm 1,08 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$). La majorité des autres valeurs se révèlent inférieures à $1,6 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

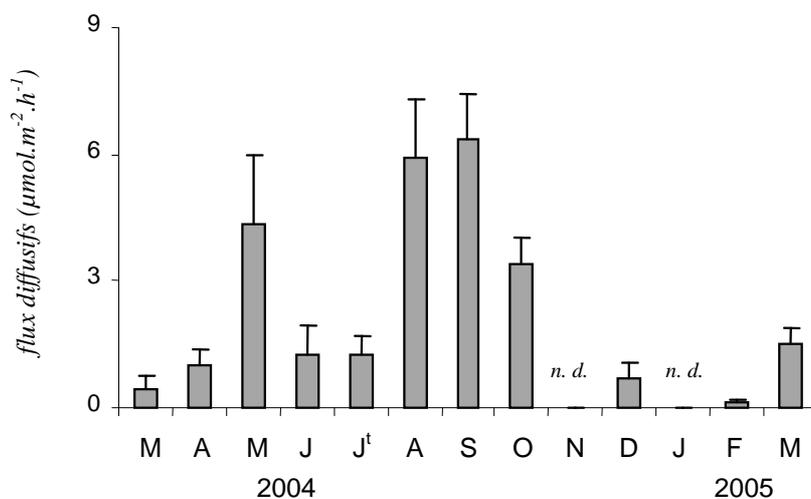


Figure IV-21 : Flux diffusifs de silicates calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle durant le suivi 2004/2005. Les barres verticales représentent l'écart-type. (nd : no data).

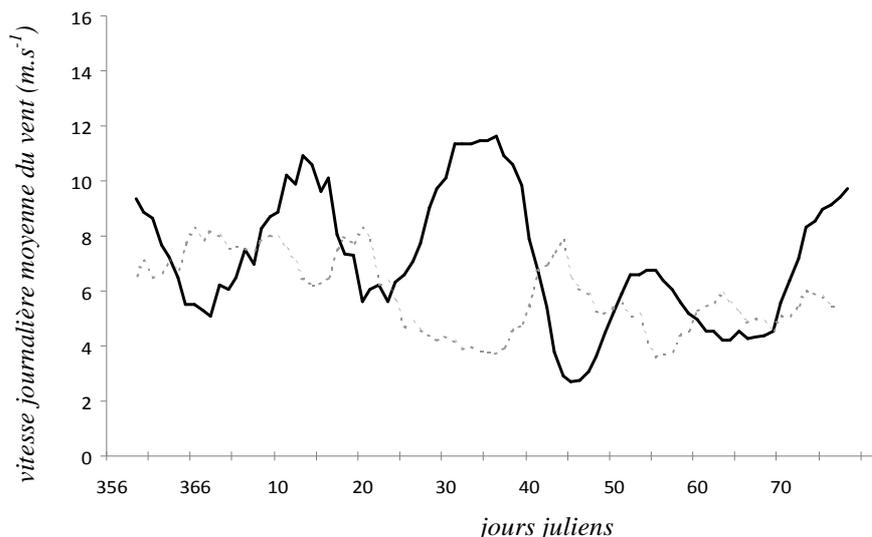


Figure IV-22 : Evolution de la vitesse moyenne du vent (en $m.s^{-1}$) dans la zone de Boulogne-sur-mer au cours des hivers 2004 (trait plein) et 2005 (trait discontinus)(données METEO France).

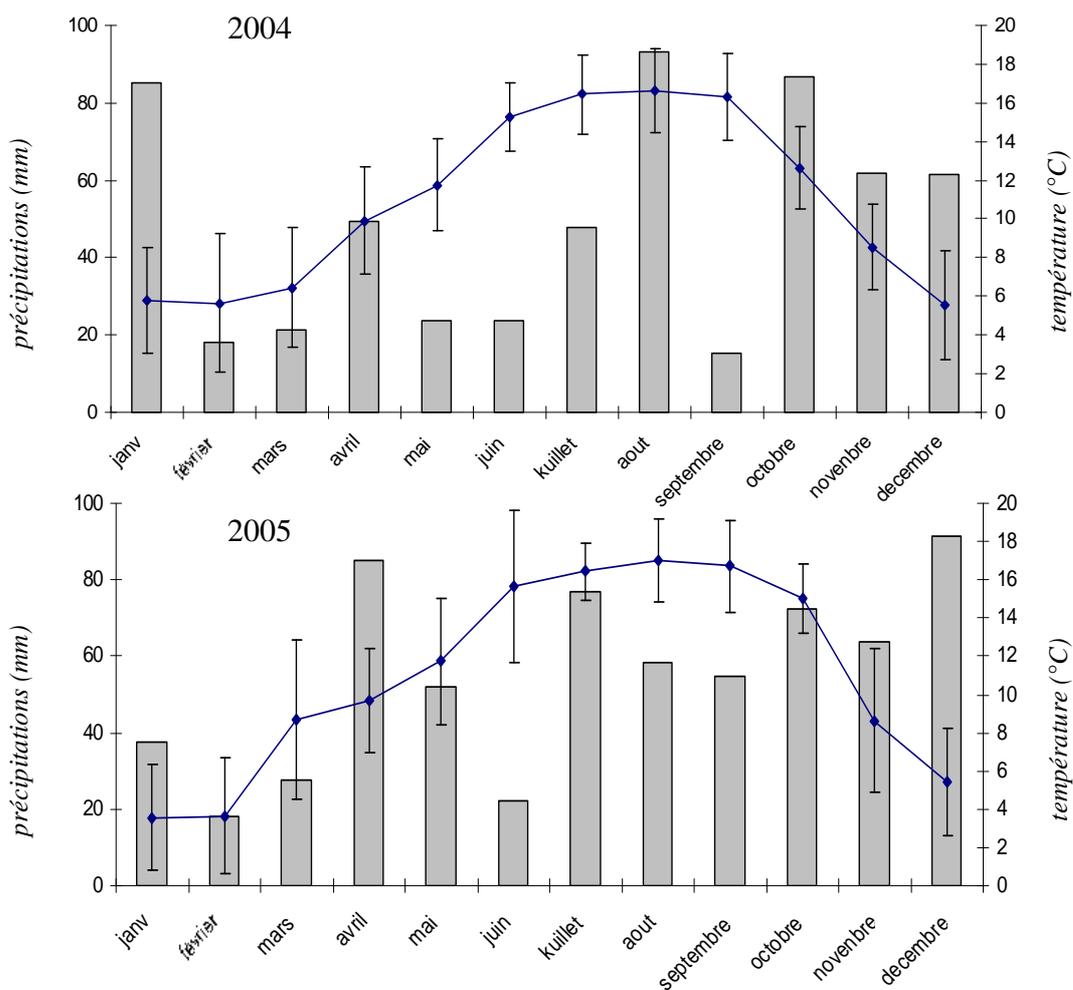


Figure IV-23 : Températures atmosphériques moyennes mensuelles ($^{\circ}C$, courbe noire) et précipitations mensuelles totales (mm, barres grises) au cours des années 2004 et 2005 sur la zone de Boulogne-sur-mer (données METEO France).

VI – EVOLUTION TEMPORELLE

6.1. Variabilité inter-annuelle des paramètres environnementaux et relation avec le bloom de *P. globosa*

Un des premiers points pouvant interpeller le promeneur curieux arpentant les estrans sableux de la Côte d'Opale au printemps est la forte variabilité des dépôts de " vert de mai ". En effet ces dépôts phytodétritiques sont caractérisés par la très forte hétérogénéité spatiale de leur répartition ainsi qu'une variabilité certaine dans leur épaisseur. D'un point de vue temporel, l'intensité des dépôts de mousse varie d'un jour à l'autre voire d'un cycle de marée à l'autre. A plus grande échelle, l'intensité du bloom printanier varie également d'une année à l'autre ce qui justifie pleinement l'étude pluriannuelle présentée dans ces pages. Cette forte variabilité inter annuelle a également pu être mise en évidence en Mer du Nord (Rousseau *et al.*, 2000) avec une variabilité d'amplitude des blooms pouvant atteindre un facteur 8. En se focalisant plus spécifiquement sur le suivi 2004/2006, il est aisé d'opposer le printemps 2004 au printemps 2005. En effet, si l'estran de Wimereux a connu en 2004 des importants dépôts de mousse, aucune arrivée notable de matériel phytodétritique n'a pu être observée au cours du printemps 2005.

De nombreux travaux montrent la relation existant entre l'intensité des blooms de *P. globosa* et les apports extérieurs en sels nutritifs. Riegman *et al.* (1990) et Cadée & Hegeman (2002) montrent que les fortes concentrations en nitrates dans la colonne d'eau sont à l'origine du bloom de *P. globosa*. Les teneurs en éléments nutritifs montrant une relativement faible variabilité inter-annuelle au cours de la période étudiée ici (voir Figure IV-3), les causes des variations d'intensité du bloom phytoplanctonique sont à rechercher ailleurs. Une hypothèse fréquemment avancée pour expliquer tant le déclenchement, l'intensité, la durée que l'évolution interannuelle du bloom de *P. globosa* est le vent, et en particulier son caractère intermittent (i.e. périodes de calme séparées par des coups de vents, dont l'intensité et la durée sont *a priori* imprévisibles). Ce processus est générateur de turbulence dont les effets sur le fonctionnement de l'écosystème pélagique sont aujourd'hui reconnus, à défaut d'être encore totalement compris. La simple observation visuelle des dépôts de mousse sur l'estran va également dans ce sens. En effet, ces amas de mousses apparaissent de manière systématique lors des tempêtes de printemps, périodes où la turbulence induite par le vent augmente d'un à deux ordres de grandeurs au sein des eaux de surface. Des études récentes menées en microcosmes ont par ailleurs démontré le rôle de la turbulence dans le processus de formation des colonies (Schapira *et al.*, 2006). Si l'on utilise les paramètres

météorologiques comme indicateurs de l'état de turbulence de la masse d'eau côtière, des différences nettes apparaissent entre les deux années. Le régime éolien particulièrement faible au cours de l'année 2005 aboutit à une fréquence des tempêtes bien inférieure aux normales. A titre de comparaison, la vitesse moyenne des vents pour l'hiver 2004 est de $7,4 \pm 3,2 \text{ m.s}^{-1}$ (avec des pointes à 21 m.s^{-1}) contre $5,9 \pm 2,4 \text{ m.s}^{-1}$ (avec des pointes à 14 m.s^{-1}) pour l'hiver 2005 (Figure IV-22).

Les conditions météorologiques vont également influencer l'importance du bloom de *P. globosa*. Ainsi l'année 2004, marquée par des dépôts massifs de mousse, peut être considérée comme atypique d'un point de vue climatique (Lamy, 2006). En effet cette année a été caractérisée par (i) une insolation supérieure à la moyenne depuis mars jusqu'en juin, (ii) des mois hivernaux relativement doux et (iii) des pluies hivernales et printanières inférieures aux normes saisonnières, et des pluies estivales importantes (Figure IV-23). L'ensemble de ces facteurs engendre un environnement plus favorable au développement de *P. globosa* mais favorise également le processus de formation des colonies (Lancelot, 1995). Par opposition la météorologie de l'année 2005 montre un hiver plus frais ainsi qu'une arrivée précoce de conditions estivales qui perdurent jusqu'en fin d'automne (Gómez & Souissi, *sous presse*). L'ensemble de ces facteurs contribue à l'établissement d'une inhabituelle et longue période de calme et de relative douceur de l'eau. L'une des premières conséquences de ces conditions particulières pourrait être une réduction générale de la turbulence qui favoriserait la croissance des populations de diatomées d'où un bloom de *P. globosa* d'intensité réduite. La faiblesse des tempêtes printanières va également influencer négativement la formation de l'émulsion mucopolysaccharidique à l'origine des dépôts de mousse sur la frange littorale.

Une des difficultés majeure à laquelle se trouvent confrontés les scientifiques travaillant sur la minéralisation benthique au niveau de zones impactées par le bloom de *P. globosa* est de tracer le devenir de cette microalgue dans les sédiments. Si des descripteurs simples comme la concentration en chlorophylle *a* ou bien encore les teneurs de phaeopigments spécifiques (le plus adéquat étant le 19'hexanoyloxyfucoxanthine (Jeffrey & Wright, 1994 ; Llewellyn & Gibbs, 2000) rendent bien compte de la dynamique microalgale dans la colonne d'eau (Brylinski *et al.*, 1996 ; Brunet *et al.*, 1996 ; Gentilhomme & Lizon, 1998 ; Lamy *et al.*, 2006), ces pigments sont généralement trop dégradés au sein des systèmes sédimentaires pour constituer un traceur fiable du devenir du bloom printanier (Antajan *et al.*, 2004). Les mousses observées sur la frange littorale ne sont observées qu'à la faveur d'une combinaison de facteurs encore mal compris tels que la rupture

des colonies de *P. globosa* et une forte agitation du milieu qui permettent l'émulsion des mucopolysaccharides (Riegman & Van Boekel, 1996 ; Hamm, 2000). La faible pression de broutage exercée par les copépodes sur ces produits de lyse des colonies va par ailleurs favoriser leur sédimentation (Gasparini *et al.*, 2000 ; Dutz *et al.*, 2005).

Cependant l'absence de dépôts de mousses en zone intertidale ne signifie pas une absence totale de bloom printanier. En effet l'évolution des concentrations en chlorophylle *a* dans la colonne d'eau pour l'année 2005 montre un pic net au printemps d'amplitude toutefois plus réduite que les années précédentes. Si l'observation visuelle des mousses permet de supposer avec peu de doute une arrivée massive de matériel phytodétritique, les différents paramètres édaphiques fournissent également des indications précieuses sur ces arrivées de matière organique. Ainsi le taux de particules fines (ainsi que la porosité, ce qui est logique compte tenu de la forte interdépendance entre ces paramètres) augmente systématiquement au printemps pour les deux années de suivi. Le lien entre ces modifications du substrat et les apports de matière organique découlent de la nature même des produits de lyse des colonies de *P. globosa* qui tendent à agglomérer tout un ensemble de particules fines qui dérivent pour venir s'échouer sur les sédiments intertidaux (Desroy & Denis, 2004). De la même façon le rapport atomique C/N dans les sédiments superficiels augmente clairement, passant de valeurs inférieures aux rapports théoriques de Redfield à des valeurs autour de 10, ce qui pourrait témoigner d'une augmentation de l'activité de dégradation dans les sédiments superficiels ou bien de l'arrivée de matière organique relativement dégradée.

6.2. Quels facteurs influencent la dynamique des flux à l'interface eau-sédiment ?

Face à la forte variabilité des échanges eau-sédiment mise en évidence à l'échelle annuelle, une des questions qui se pose est de comprendre et éventuellement de hiérarchiser les différentes causes de cette dynamique. Ainsi, la concentration en sels nutritifs de l'eau surplombant le sédiment, la température ou l'action de la faune benthique sont les facteurs les plus couramment avancés pour expliquer les variations saisonnières des processus de minéralisation benthique (Sundby *et al.*, 1992 ; Cowan et Boynton, 1996 ; Grenz *et al.*, 2000). Les variations des concentrations en sels nutritifs vont par exemple affecter les échanges à l'interface eau-sédiment en modifiant les processus d'échanges diffusifs à l'interface eau-sédiment (Koop *et al.*, 1990). La dépendance des flux benthiques vis à vis de la température est également montrée dans de nombreuses études. Ainsi Cowan *et al.* (1996) expliquent près de 50 % de la variabilité des flux de

silice et d'oxygène au sein de la Mobile Bay (Alabama, USA) par les seules variations saisonnières de la température. Les apports de matière organique, substrat des réactions de minéralisation influencent également les flux benthiques. Enfin les relations liant l'activité de la faune benthique et les échanges de composés dissous à l'interface eau-sédiment ont déjà été longuement décrites dans la littérature scientifique (Tahey *et al.*, 1994 ; Mermillod-Blondin *et al.*, 2005 ; Walbusser & Marinelli, 2006).

Afin de discerner le rôle effectif de ces différents facteurs, les coefficients de corrélation ont été calculés pour chaque sel nutritif entre le flux total de cet élément et les différents paramètres susceptibles de l'influencer (Tableau IV-III). On peut d'ores et déjà remarquer qu'aucun des facteurs sélectionnés ne semble en relation avec les flux totaux de nitrites et de phosphates. Cette absence de déterminisme apparent des flux totaux est relativement logique si l'on se souvient qu'il n'a pas été possible de dégager une dynamique annuelle nette pour ces deux éléments.

Tableau IV-III : Coefficients de corrélation de Pearson ($n = 30$) calculés entre les flux totaux de sels nutritifs et différents paramètres ($C_{\text{eau fond}}$, concentrations de l'eau de fond en sels nutritifs ; Temp, température de l'eau ; C org, carbone organique ; B Bact, biomasse bactérienne ; B Macro, biomasse de macrofaune). Les coefficients significatifs ($P < 0,05$) sont indiqués en gras.

	$C_{\text{eau fond}}$	Temp	C org	B Bact	B Macro
O_2	-0,019	0,279	0,665	0,522	0,366
NH_4^+	-0,365	0,188	0,666	0,457	0,306
NO_3^-	0,199	0,702	0,321	0,584	-0,101
NO_2^-	-0,454	-0,033	0,201	-0,004	0,048
PO_4^{3-}	-0,164	-0,176	0,218	-0,005	0,073
$Si(OH)_4$	0,088	0,667	0,078	0,155	0,108

Aucune corrélation significative n'est mesurée entre l'intensité des flux et **les concentrations dans la colonne d'eau**. On peut ainsi penser que les échanges diffusifs de sels nutritifs n'influencent pas de manière directe les flux benthiques. Ce constat n'est pas surprenant outre mesure, compte tenu des mécanismes complexes impliqués dans la régulation des flux totaux. Le même constat peut être dressé concernant la **température** à l'exception notable des flux de silicates qui se caractérisent par une forte corrélation avec la température ($r = 0,667$, $n = 30$, $P < 0,001$). Cette dépendance des flux de silice à la température est aisément expliquée par le fait que la silice est principalement régénérée par des processus de dissolution étroitement liés à la température (Wollast *et al.*, 1974 ; Conley *et al.*, 1993 ; Rahm *et al.*, 1996). Le contenu en **carbone organique** est significativement corrélé avec les flux d'oxygène, d'ammonium et de nitrates. Les flux d'oxygène et d'ammonium sont également significativement corrélés avec la **biomasse**

bactérienne ce qui semble suggérer que ces flux dépendent du métabolisme bactérien. Enfin aucun flux n'est significativement corrélé avec la **biomasse de macrofaune**.

Parmi les différentes composantes de la faune benthique, les plus susceptibles d'avoir une action significative sont le compartiment bactérien et la macrofaune. Bien que certains auteurs aient démontrés une modulation du métabolisme benthique par la meiofaune (Boucher & Boucher-Rodoni, 1988), il est généralement admis que les bactéries dominent les processus de recyclage de la matière organique dans tous les types de sédiments (Cammen, 1991 ; Middelburg *et al.*, 2005). Un nombre relativement restreint d'études ont quantifié la contribution des différents organismes hétérotrophes à la biogéochimie benthique par une analyse descriptive incluant tous les compartiments (Van Es, 1982 ; Schwinghamer *et al.*, 1986). Les travaux récents de Spilmont (2004) et Hubas (2006) menés sur les sédiments exposés de la plage de Wimereux ont tenté de dégager les relations unissant la respiration du sédiment à l'émersion aux biomasses de macro-, méio- et microfaune. Le seul descripteur biologique significativement corrélé à la respiration benthique à l'émersion est la biomasse bactérienne, résultat par ailleurs en accord avec des études précédentes effectuées sur des sédiments sableux exposés (Dye, 1981 ; Piepenburg *et al.*, 1995). Dans notre étude une corrélation significative entre la minéralisation du carbone (estimée à partir de la demande benthique en oxygène) et les biomasses bactériennes ($r = 0,571$, $n = 30$, $P < 0,001$; Figure IV-24) confirme les résultats avancés par Hubas *et al.* (2006) à l'émersion ainsi que le rôle primordial du métabolisme bactérien dans le recyclage de la matière organique. De nouveau, pour la biomasse de macrofaune, aucune relation significative ne peut être mise en évidence ($r = 0,336$, $n = 30$, $P > 0,05$; Figure IV-24).

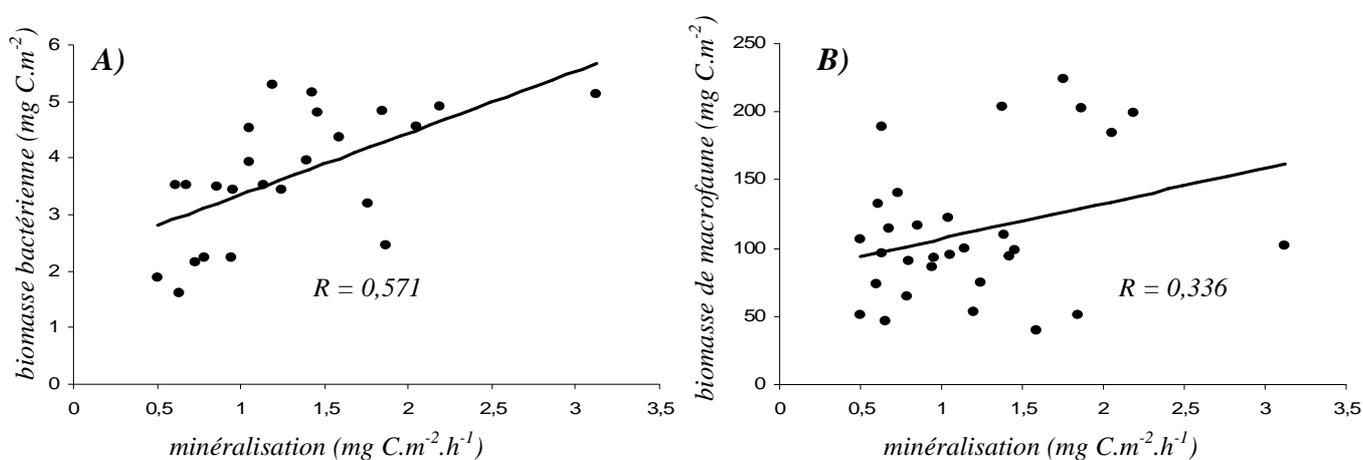


Figure IV-24 : Relation entre la masse de carbone minéralisée et les biomasses bactériennes (A) et de macrofaune (B).

Cette absence de liaison entre la macrofaune et la respiration benthique pourrait de prime abord apparaître surprenante voire en contradiction avec la littérature scientifique au sein de laquelle l'influence de la macrofaune sur la biogéochimie est fréquemment décrite (Rysgaard *et al.* 1995 ; Marinelli & Boudreau, 1995 ; Hansen & Kristensen, 1997). Pour expliquer ce paradoxe, l'éthologie de la macrofaune et surtout les conséquences de cette éthologie sur les différentes voies de minéralisation sont de plus en plus avancées (Michaud *et al.*, 2005 ; Mermillod-Blondin *et al.*, 2005). Ainsi la simple biomasse de macrofaune apparaît comme un paramètre insuffisant pour juger des relations entre macrofaune et minéralisation de la matière organique, en particulier au sein de milieux caractérisés par une relative pauvreté en macrofaune benthique.

La hiérarchisation des facteurs de contrôle des flux benthiques est possible par l'utilisation d'une régression linéaire multiple. Ce type d'analyse permet d'expliquer la variation d'une variable en fonction de plusieurs autres (Tomassone, 1989). Une régression linéaire multiple a ainsi été réalisée sur les flux d'oxygène, d'ammonium, de nitrates et de silicates (Tableau IV-IV).

Tableau IV-IV : Régression linéaire multiple entre les principaux flux de substances dissoutes (oxygène, ammonium, nitrates et silicates) et les concentrations de l'eau de fond (C_{fond}), la température ($Temp$), le contenu en carbone organique (C_{org}), la biomasse bactérienne (BB) et la biomasse de macrofaune (B_{mac}). C_{ste} = constante, C_i et $std C_i$ = coefficient et coefficient standardisé (indique la contribution de la variable), p = probabilité associée. Les croix indiquent les variables les plus pertinentes. La dernière ligne (Modèle) indique la probabilité et le coefficient de détermination de la régression utilisant toutes les variables. Les valeurs en gras sont significatives.

	O_2					NH_4^+			
	C_i	$Std C_i$	p	Meilleur ajust		C_i	$Std C_i$	p	Meilleur ajust
C_{ste}	-128,32	-	0,001		C_{ste}	-5,34	-	0,066	
C_{fond}	0,00	0,000	-		C_{fond}	-0,12	-0,063	0,658	
$Temp$	3,20	0,323	0,110	X	$Temp$	0,11	0,159	0,257	
C_{org}	13,33	0,234	0,115		C_{org}	0,48	0,400	0,009	X
BB	0,48	0,427	0,002	X	BB	0,03	0,495	0,001	X
B_{mac}	2794,63	0,221	0,141		B_{mac}	133,68	0,166	0,285	
Modèle			< 0,0001	$R^2=0,612$	Modèle			< 0,0001	$R^2=0,621$
	NO_3^-					$Si(OH)_4$			
	C_i	$Std C_i$	p	Meilleur ajust		C_i	$Std C_i$	p	Meilleur ajust
C_{ste}	-14,87	-	0,003		C_{ste}	-7,064	0,066	0,002	
C_{fond}	0,24	0,143	0,424		C_{fond}	0,183	0,658	0,011	X
$Temp$	0,73	0,703	0,001	X	$Temp$	0,395	0,257	< 0,0001	X
C_{org}	0,61	0,147	0,362		C_{org}	0,204	0,009	0,547	
BB	0,00	0,000	-		BB	0,013	0,001	0,026	
B_{mac}	137,49	0,287	0,069	X	B_{mac}	14,976	0,285	0,678	
Modèle			< 0,0001	$R^2=0,523$	Modèle			0,0014	$R^2=0,547$

La biomasse bactérienne apparaît le principal facteur régissant la dynamique biogéochimique à Wimereux. Ce paramètre affiche en effet le pouvoir explicatif (coefficient standardisé) le plus fort pour les flux d'oxygène et d'ammonium. De manière moins importante, les apports en matière organique régulent les échanges à l'interface eau-sédiment. La moins grande influence de ce paramètre résultent certainement de son caractère transitoire, ces apports n'influençant les flux benthiques que lors des épisodes printaniers de dépôts phytodétritiques. La régulation des flux de nitrate est plus complexe comme expliqué au cours du chapitre 3. L'importance du facteur température dans la régulation des flux de nitrates ne résulte pas *a priori* d'une relation de cause à effet entre ces deux paramètres, compte tenu du cycle chimique de cet élément mais indiquerait plutôt que la dynamique temporelle des flux de nitrates suit une évolution de type saisonnière. Enfin les échanges de silicates résultent principalement de processus de nature diffusive, les flux totaux en silicates dépendant de la concentration dans la colonne d'eau et de la température.

6.3. Flux diffusifs vs. flux totaux

Une autre façon de quantifier l'influence de la faune benthique sur le fonctionnement des processus biogéochimiques est la comparaison entre les flux totaux mesurés par incubation et les flux diffusifs calculés à partir des profils de concentration dans l'eau interstitielle (Lerat *et al.*, 1990 ; Marinelli & Boudreau, 1996 ; Denis *et al.*, 2001). En effet les flux diffusifs résultant uniquement de processus de diffusion moléculaires, l'écart entre flux diffusifs et flux totaux résulterait en théorie de l'activité biologique (dans le cas d'expérimentations en laboratoire dans lesquelles le forçage hydrodynamique est contrôlé). Ces flux mesurés et calculés sont moyennés par saison pour les principaux sels nutritifs (ammonium, nitrate et silicates) et reportés dans le Tableau IV-V.

Tableau IV-V : Comparaison entre les flux totaux mesurés par incubation de carotte et les flux diffusifs calculés à partir des gradients de concentrations dans l'eau interstitielle (tous les flux sont exprimés en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$).

	NH_4^+		NO_3^-		$\text{Si}(\text{OH})_4$	
	<i>totaux</i>	<i>diffusifs</i>	<i>totaux</i>	<i>diffusifs</i>	<i>totaux</i>	<i>diffusifs</i>
Printemps	7,02	3,96	-0,45	7,52	-0,46	1,83
Eté	6,66	3,93	6,54	7,38	3,41	2,80
Automne	3,06	2,51	2,18	2,06	1,98	4,87
Hiver	2,04	1,49	0,26	0,90	1,55	0,42

Pour l'ammonium, les flux totaux sont toujours plus élevés que les flux diffusifs, avec un rapport flux total /flux diffusif variant entre 4,9 et 1,1. L'écart le plus fort entre flux se produit en mai 2005 et s'explique par des relargages d'ammonium élevés mesurés durant cette période. Ainsi une fraction substantielle des rejets d'ammonium résulte de mécanismes passifs de diffusion. Les nitrates vont suivre un schéma inverse avec des flux diffusifs généralement plus intenses que les flux totaux, excepté durant l'automne. On peut émettre l'hypothèse d'une régulation des échanges de nitrates à l'interface eau-sédiment par des processus bactériens tels que la nitrification qui empêche la diffusion importante de cet élément vers la colonne d'eau ou bien encore par l'utilisation de ces nitrates par le microphytobenthos.

Dans le cas des silicates, le désaccord entre l'évolution des flux diffusifs et totaux de flux est encore plus flagrant avec des flux totaux largement supérieurs aux flux diffusifs pendant l'hiver et l'été puis inférieurs pendant le printemps et l'automne. Cet apparent découplage entre les flux mesurés et flux calculés de silicates a été déjà rapporté en zone intertidale (Lerat *et al.*, 1990 ; Mortimer *et al.*, 1999) et ces auteurs ont alors considérés que ceci résultait des transformations complexes affectant les stocks sédimentaires de silicate comme l'adsorption sur des argiles et/ou la formation de minéraux authigènes (Mackin & Aller, 1984).

D'un point de vue général, les flux diffusifs calculés à partir des gradients de composés dissous dans l'eau interstitielle ne suivent pas des évolutions comparables aux flux totaux. Les gradients estimés à l'interface eau-sédiment entraînent des flux diffusifs exclusivement positifs tandis que la direction des flux mesurés est plus variable, en particulier pour les nitrates et les silicates. Comme le soulignent d'autres auteurs (Tahey *et al.*, 1994), il paraît pertinent de rappeler ici que l'une des principales difficultés pour le calcul des flux diffusifs réside dans la détermination de microgradients à l'interface, la résolution des profils étant ici de l'ordre du centimètre. Du fait de la méthode utilisée, ce n'est pas réellement la concentration en sels nutritifs en un point donné qui est mesuré mais l'intégration des concentrations de cet élément sur une tranche d'un centimètre d'épaisseur. Toutefois de nombreux auteurs insistent sur l'intérêt de telles comparaisons, particulièrement dans le cas des silicates. En effet, cet élément n'étant pas significativement impliqué dans les diverses réactions redox, il représente par conséquent le traceur le plus adéquat pour quantifier une possible action de la faune benthique sur les processus biogéochimiques (Denis, 1999). Cette action peut notamment être mesurée par le calcul d'un flux d'irrigation correspondant à la différence entre les flux totaux et diffusifs (Marinelli & Boudreau, 1996).

6.4. Le bloom de *Phaeocystis globosa* : un événement majeur de l'évolution saisonnière

Les conséquences de la sédimentation des dépôts phytodétritiques en fin de bloom sont bien connues pour les sédiments subtidaux (Boon *et al.*, 1998) et intertidaux vaseux (Desroy & Denis, 2004). De manière générale de tels apports de matière organique vont entraîner une stimulation du métabolisme bactérien (Van Duyl *et al.*, 1993). Plusieurs études enregistrent une augmentation de la Demande Benthique en Oxygène en réponse à des dépôts phytodétritiques (Boon *et al.*, 1998,1999 ; Grenz *et al.*, 2000).

Outre cette stimulation globale des processus de minéralisation, l'effet le plus notable des apports phytodétritiques est une inversion du flux de nitrates qui passe d'une consommation (flux négatif) à un relargage de cet élément (flux positif). Ce type d'inversion du flux de nitrates, déjà observé par d'autres auteurs lors de poussées phytoplanctoniques (Grenz *et al.*, 2000) peut être interprété comme résultant d'une réduction du couplage entre processus de nitrification et de dénitrification. Ce phénomène a déjà été observé aux printemps 2003 et 2005 pour les sédiments envasés de l'estuaire de Canche (voir Chapitre III) tandis que les sédiments de Wimereux ne subissaient pas de changements mesurables. Rappelons cependant que le bloom de *P. globosa* est caractérisé par une forte variabilité inter-annuelle de son intensité. L'épaisseur, la quantité ainsi que la nature des dépôts de mousses sont de plus extrêmement variables d'un cycle de marée à l'autre. Enfin soulignons que le faible effort d'échantillonnage (2 à 3 prélèvements uniquement) adopté pour les études spatiales nous amène à modérer les précédentes conclusions sur les effets du bloom sur les sables intertidaux de Wimereux.

L'environnement sableux de la plage de Wimereux est propice à l'établissement d'une réduction du couplage nitrification/dénitrification. Il est en effet bien connu que la dénitrification est inhibée par l'oxygène (Bonin, 2000). Des sédiments sableux caractérisés par une forte pénétration de l'oxygène (1,6 mm en moyenne) représentent de ce fait un environnement défavorable à ce processus (Devol & Christensen, 1993 ; Vance-Harris & Ingall, 2005). Ajoutons à cela que le couplage nitrification/dénitrification est naturellement compliqué par une vitesse de nitrification supérieure à celle de la dénitrification. Jensen *et al.* (1994) ont pu calculer en conditions contrôlées une vitesse constante de nitrification de $220 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ contre $140 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ pour la dénitrification. Enfin, ce couplage nitrification/dénitrification est nécessairement conditionné à l'existence d'interfaces oxygène/anoxique au niveau desquelles les deux processus peuvent interagir (Jenkins & Kemp, 1984). La formation de telles micro-niches est fortement influencée par les mécanismes de bioturbation. C'est ce type de processus qui explique

l'augmentation de la dénitrification en présence d'organismes bioturbateurs tels que les annélides (Rysgaard *et al.*, 1995). Au sein de sédiments connus pour leur pauvreté générale en macrofaune et en organismes bioturbateurs en particulier, il est logique que la formation de ce type d'interface soit limitée et de ce fait le couplage nitrification/dénitrification contrarié.

Afin de vérifier ces assertions, des calculs indirects des processus de nitrification peuvent être réalisés à l'aide de l'approche décrite au chapitre précédent (Chailloux, 2003). L'estimation de la dénitrification se base sur l'aspect des profils de concentrations de nitrates dans les eaux interstitielles. En effet en supposant que la disparition des nitrates en profondeur observée pour l'ensemble des profils (Annexe VI-3) résulte de ce processus, la pente négative de ces profils permet le calcul d'un taux de dénitrification (Groffman *et al.*, 2006). Les taux de nitrification et dénitrification issus des calculs sont présentés sur la Figure IV-25. La dénitrification varie ainsi entre $1,38 \pm 0,72$ et $5,48 \pm 0,87 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$ tandis que la nitrification oscille entre $8,18 \pm 1,75$ et $35,64 \pm 2,42 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$. Pour les deux processus, les plus fortes valeurs sont calculées en mai tandis que les valeurs minimales sont atteintes en décembre. Ces estimations relativement simples concordent avec les taux de réaction mesurés par Jensen *et al.* (1996) au niveau de sédiments perméables intertidaux (nitrification: 1 à $26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$; dénitrification: 0 à $11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{h}^{-1}$). Ces calculs confirment en outre la prédominance de la nitrification dans les sédiments de la plage de Wimereux. Dans des environnements similaires, Jensen *et al.* (1996) estimaient par ailleurs que la fraction de la nitrification totale couplée à la dénitrification était inférieure à 50 % avec des valeurs extrêmement faibles durant l'été, de l'ordre de 1 à 5 %. Ce couplage est en outre sensible aux apports de matière organique. Ainsi, Sloth *et al.* (1996) ont observé une décroissance du couplage nitrification/dénitrification lorsqu'il y a ajout de matière organique sur des sédiments.

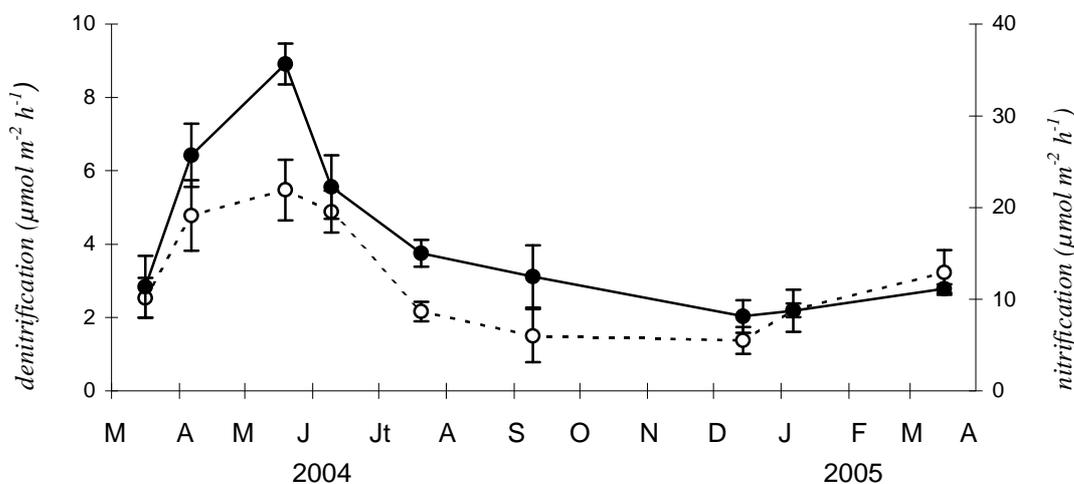


Figure IV-25 : Evolution temporelle des taux estimés de nitrification (cercles noirs) et dénitrification (cercles blancs) dans les sédiments superficiels de Wimereux au cours du suivi 2004/2005.

L'augmentation de la demande benthique en oxygène observée au printemps peut être mise en relation avec l'intensification des processus de nitrification. En effet la nitrification, processus consommateur d'oxygène, est considérée comme responsable de 10 à 40 % de la demande benthique en oxygène (Hall & Jeffries, 1984 ; Kerner & Gramm, 1995 ; Caffrey *et al.*, 2003). On observe effectivement une corrélation hautement significative entre ces deux paramètres ($r = 0,955$, $n=32$, $P<0,005$).

6.5. Synthèse de la dynamique saisonnière

Bien que nous la forte variabilité interannuelle ait été rappelée et explicitée plus haut, le bloom de *P. globosa* affecte le système benthique chaque année. Bien que modérée par rapport à l'année 2004, l'augmentation des flux totaux d'oxygène et d'ammonium au printemps 2005 (multipliés par un facteur 2,1 et 2,5 respectivement) suggère une stimulation des processus de recyclage de la matière organique durant cette période. Les paramètres édaphiques comme la porosité et la teneur en particules fines montrent également que les deux années sont marquées par une arrivée printanière de matériel particulaire, même si le suivi des teneurs en carbone organique ne peut pas mettre en évidence d'augmentation significative des apports de matière organique au printemps 2005.

Cette répétitivité du phénomène permet de regrouper l'ensemble des données disponibles sur une année "théorique" afin de réaliser une description synthétique de la dynamique saisonnière des processus de minéralisation. Bien que les facteurs tels que la température où la concentration en substances dissoutes dans la colonne d'eau influence les flux de sels nutritifs, ces paramètres montrent une faible variabilité interannuelle (voir Figures IV-1 à IV-4).

Les variables biogéochimiques les plus représentatives du fonctionnement des sédiments sableux de Wimereux, à savoir les flux totaux d'oxygène, d'ammonium et de nitrates sont ainsi regroupés sur une année composite. Cette synthèse présentée en Figure IV-26 permet de visualiser quatre périodes distinctes au cours de l'année qui se calquent sur les différentes saisons :

- **La période hivernale** est marquée par des flux d'oxygène et de sels nutritifs faibles voir même négatifs dans le cas des nitrates. Ces flux hivernaux peuvent être considérés comme un état de "repos" des sédiments intertidaux du point de vue des processus biogéochimiques. Au cours de cette période les concentrations dans la colonne d'eau sont maximales.

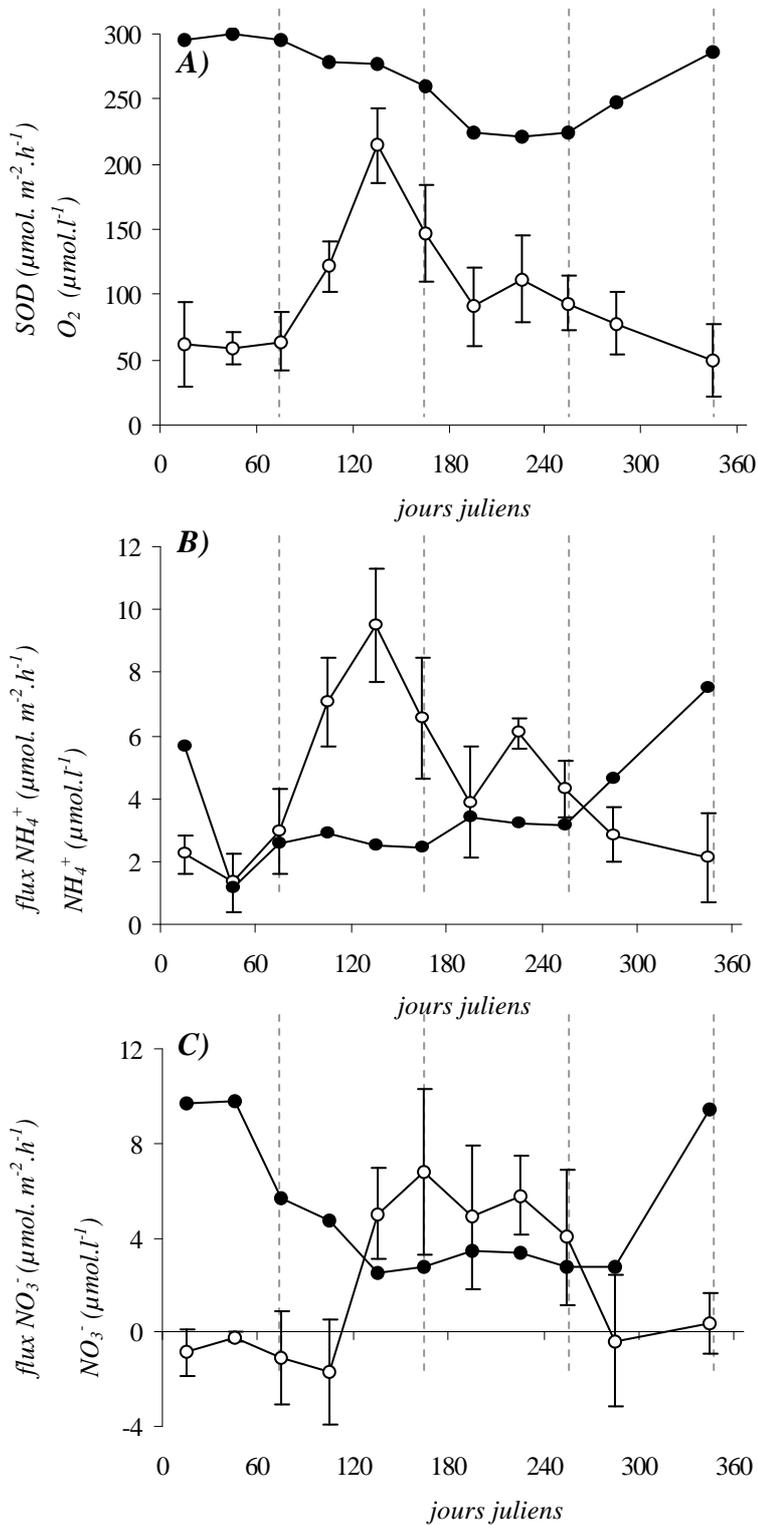


Figure IV-26 : Synthèse de la dynamique annuelle des concentrations en substances dissoutes (cercles noirs) ainsi que des principaux flux benthiques (cercles blanc): Oxygène (A), Ammonium (B) et Nitrate (C). Les pointillés indiquent les différentes saisons.

On peut supposer que les processus de régénération interne sont dominants étant donné que les sources externes de sels nutritifs (fluviaux notamment) sont faibles. La fin de la période hivernale est marquée par le développement d'un bloom de diatomées (Lamy, 2006), bloom certainement soutenu par des concentrations élevées en sels azotés et dont l'occurrence est attestée par un effondrement rapide des stocks de silicates dans la colonne d'eau.

- La **période printanière** coïncide avec l'initiation du bloom de *P. globosa* qui varie entre la fin mars et le mois d'avril selon les années. Cette période est marquée par des changements rapides des variables hydrologiques. Les sels nutritifs sont rapidement consommés dans la colonne d'eau du fait de la croissance rapide de la communauté phytoplanctonique, processus qui peut contribuer à augmenter de manière substantielle les échanges diffusifs. Cette communauté phytoplanctonique subit de profondes modifications aboutissant à une dominance de *P. globosa* puis à la formation de colonies. Durant cette phase pélagique du bloom, les différents processus biogéochimiques sont peu perturbés. Les différents flux commencent à augmenter après la période de pic d'abondance de *P. globosa*, en réponse aux arrivées de phytodétritus. La consommation d'oxygène tout comme le rejet d'ammonium culminent aux alentours de la mi-mai. La réaction des flux de nitrates est plus tardive et se caractérise par une inversion du flux qui est alors dirigé vers la colonne d'eau et qui résulte d'une modification du couplage nitrification/dénitrification. Le relatif décalage entre l'arrivée des dépôts et l'inversion des flux de nitrates suggère que ce couplage est encore relativement efficace lors des premiers apports phytodétritiques.

- Les dépôts de mousse peuvent être observés jusqu'à mi-juin ce qui correspond au début de l'**été**. Après cette date, les flux d'oxygène et d'ammonium décroissent rapidement pour se rapprocher des valeurs hivernales, ce qui confirme la dépendance directe de ces deux processus aux apports de matière organique. Le cas des flux de nitrates est plus complexe et les rejets de nitrates perdurent durant la période estivale. Ces relargages estivaux pourraient provenir de l'accumulation des nitrates produit lors de la dégradation des phytodétritus au sein de l'eau interstitielle (les concentrations dans la colonne d'eau demeurent assez faibles ce qui favorise les processus diffusifs)

- Enfin l'**automne** correspond à une période de retour de l'ensemble du système vers l'état hivernal. L'ensemble des flux benthiques décroît et les flux de nitrates redeviennent négatifs

ou proches de zéro. Durant cette période, les concentrations en sels nutritifs augmentent graduellement pour reconstituer les stocks hivernaux.

A partir de notre jeu de donnée, un bilan de minéralisation à l'échelle annuelle peut être calculé. Comme lors de l'étude spatiale (voir Chapitre III-VIII), la demande benthique en oxygène est convertie en masse de carbone minéralisé et l'intégration annuelle de cette demande benthique nous permet d'estimer le recyclage du carbone à $43,3 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Si l'on compare ce chiffre aux estimations de production primaire réalisées dans la zone côtière de Manche Orientale par Joint et Pomeroy (1992) à savoir $199 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, on voit que la minéralisation benthique est globalement responsable du recyclage 22 % du carbone produit dans cette zone.

Des bilans semblables peuvent être dressés pour les sels nutritifs. Ainsi le relargage annuel de DIN peut être chiffré à $3,81 \text{ g DIN.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ tandis que les phosphates se caractérisent une consommation annuelle de $0,23 \text{ g P.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. En reprenant les estimations de production primaire précédemment citées et en considérant un rapport de Redfield de 106/16/1, on peut estimer les besoins du phytoplancton à $30,1 \text{ g DIN.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ et $1,9 \text{ g P.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Il apparaît ainsi que les processus de minéralisation benthique représentent à l'échelle annuelle une source significative d'azote pour la production primaire (près de 14 %). Par contre les sables perméables de Wimereux semblent se comporter comme un puits de phosphates et de ce fait les apports de cet élément aux producteurs primaires doivent provenir de sources allochtones.

VII - EN RESUME...

L'étude pluriannuelle des processus biogéochimiques au sein des sédiments perméables de Wimereux confirme que les apports phytodétritiques liés au bloom de *P. globosa* constituent un événement majeur de l'évolution de la zone intertidale. Les flux benthiques d'oxygène et de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment résultent principalement du recyclage bactérien de la matière organique arrivant sur ces sédiments. Seuls les flux de silicates subissent un contrôle par la température.

Si l'étude spatiale présentée au chapitre III ne permettait pas de caractériser l'impact des dépôts phytodétritiques sur le site de Wimereux (certainement du fait d'une fréquence d'échantillonnage trop lâche), l'étude temporelle met en évidence une modification des processus de minéralisation de la matière organique similaire à celle déjà observée au sein des environnements vaseux de la baie de Canche. Ce suivi a notamment permis de caractériser la capacité des sédiments perméables à répondre rapidement aux apports de matière organique.

Cependant la vitesse de cette réponse biogéochimique des sédiments sableux est encore inconnue. Il est en effet hautement probable que la visualisation d'un impact du bloom printanier en 2004 est fortement dépendante à la répétition sur une longue période de dépôts phytodétritiques tandis que des arrivées de matière organique sporadiques passeraient inaperçues. Les différentes techniques utilisées ici (incubation et découpe de carotte) permettent au mieux une mesure journalière des processus de recyclage la matière organique. Compte tenu de la diversité des échelles temporelles des processus affectant la zone intertidale (cycle de marée, vagues, houle) il paraît nécessaire de s'interroger sur la pertinence des approches retenues pour caractériser le fonctionnement des sédiments perméables intertidaux.

CHAPITRE V

VARIABILITÉ DES PROCESSUS BIOGÉOCHIMIQUES À L'ÉCHELLE DU CYCLE DE MARÉE

CHAPITRE 5

VARIABILITE DES PROCESSUS BIOGEOCHIMIQUES

A L'ECHELLE DU CYCLE DE MAREE

La caractéristique principale du domaine intertidal (et proche subtidal dans une moindre mesure) est la diversité des forçages qui s'exercent, ce qui rend nécessaire une approche multidisciplinaire et surtout multi-échelles des processus biogéochimiques dans cette zone (Raffaelli & Hawkins, 1999). Les conditions de travail difficiles de la zone de balancement de marée restreignent le plus souvent les chercheurs à une approche de laboratoire comportant souvent de nombreux biais et notamment celui d'éliminer la composante hydrodynamique. Or cette composante joue un rôle majeur dans les processus de transfert des composés dissous et donc sur la minéralisation de la matière organique, en particulier durant les temps d'immersion des sédiments.

Au cours de cette période, plusieurs facteurs tendent à renforcer les effets du transport advectif. Les flux advectifs résultent de l'action des courants de fond eux-mêmes engendrés par la houle, la marée, les courants résiduels et les vagues internes. Ces courants de fond interagissent également avec la microtopographie de la surface du sédiment. Ainsi, la présence d'un monticule sur le fond va conduire à des différences de pression (Shum, 1992) qui vont générer d'un côté un flux d'eau dirigé vers le sédiment pouvant apporter de l'oxygène, des nutriments et de la matière organique comme des algues unicellulaires tandis que de l'autre côté un flux d'eau anoxique riche en éléments réduits sort du sédiment et peut provoquer la précipitation d'une couche d'oxydes de fer à proximité de l'interface (Huettel & Rusch, 2000 ; Huettel *et al.*, 1998). L'intensité des flux advectifs va fortement être influencée par la texture des sédiments (Falter & Sansone, 2000) ; ces flux augmentent généralement avec la perméabilité. Enfin ces flux advectifs peuvent être accélérés par des différences de température par exemple entre l'eau interstitielle dans un sédiment exposé pendant plusieurs heures au soleil et l'eau de la marée montante plus froide. Cela peut provoquer des inversions de gradient de densité de l'eau interstitielle et conduire à des échanges rapides entre l'eau interstitielle et l'eau de flot (Rocha, 2000).

Quel que soit le phénomène considéré (microtopographie, macrofaune, gradient de température), les échelles de temps impliquées sont généralement très courtes. La question de l'adéquation entre la fréquence de mesure d'un processus et les échelles de temps auxquelles ces processus se déroulent se pose donc. Les différentes approches utilisées au cours de nos précédents travaux (incubations, découpe de carottes) permettent au mieux une fréquence d'échantillonnage journalière, c'est à dire largement supérieure à celles des forçages majeurs de la zone intertidale (vagues, houle, marées). Lors de l'inondation des sédiments en l'espace de quelques minutes, les mouvements d'eau (et donc *a priori* de composés dissous) vers le sédiment à marée montante et hors du sédiment à marée descendante sont très importants et doivent être nécessairement estimés pour quantifier l'impact de cette zone dans les bilans biogéochimiques côtiers (Caetano *et al.*, 1997). Il est ainsi probable que la marée, ou même chaque vague, doit déplacer les gradients de concentrations et que les effets sur les flux benthiques doivent changer en fonction de l'intensité de la marée et de la houle. Peu de travaux se sont focalisés sur ce problème. De rares études ont été menées *in situ* en zone intertidale sur des récifs coralliens (Hearn & Parker, 1989 ; Falter & Sansone, 2000) ou sur des sables (Huettel *et al.* 1998 ; Jahnke *et al.*, 2000 ; McLachlan & Turner , 1994; Rocha, 1998), ou en laboratoire (Glud *et al.*, 1996 ; Huettel & Rusch, 2000). Ce relatif manque de données sur ces questions réside à nouveau dans le fait que les méthodes et les stratégies habituelles de mesure des processus biogéochimiques ne sont pas adaptées à ce type de problématique (Viollier *et al.*, 2003).

Il convient donc de proposer des méthodes nouvelles pour l'étude *in situ* et en temps réel de la zone intertidale en général, et des sédiments perméables en particulier. Ce chapitre s'intéressera par conséquent aux fluctuations à l'échelle (relativement peu explorée) du cycle tidal des composés dissous (oxygène et sels nutritifs), principaux descripteurs des réactions de minéralisation. Ce travail repose notamment sur la mise au point d'un dispositif original de mesure à haute fréquence des variations *in situ* des concentration d'oxygène dissous. Cette approche sera complétée par une exploration de la variabilité des sels nutritifs au sein des sédiments. Outre la mise en évidence de changements drastiques au cours du cycle de marée, nous tenterons également de comprendre quels forçages s'appliquent aux sédiments perméables intertidaux à cette échelle.

I - VARIABILITE TEMPORELLE DES PROFILS D'OXYGENE DANS L'EAU INTERSTITIELLE AU COURS D'UN CYCLE DE MAREE

1.1. Introduction et problématique

Ce travail a été développé au sein de l'Action Transverse du PNEC "Bentidal" (pour *Processus biogéochimiques benthiques dans les sédiments intertidaux perméables*). Ce programme initié en 2004 sous la responsabilité de Pierre Anschutz (Université de Bordeaux I) est né du constat de la sous-estimation du rôle des sédiments perméables dans les processus biogéochimiques. De l'avis quasi général de la communauté des biogéochimistes réunis à l'occasion de la 1^{ère} *Gordon Research Conference on Permeable Sediments* (2003) l'étude des sédiments sableux perméables représente un objectif de recherche majeur pour les années à venir (Viollier *et al.*, 2003). Les nombreuses limitations tant conceptuelles que techniques concernant le fonctionnement des environnements non cohésifs ont longtemps été un handicap pour l'étude de ces milieux. Ces difficultés s'accroissent encore plus si l'on se place dans un environnement très dynamique tel que la zone intertidale. Pourtant nombre d'études récentes pointent de plus en plus l'importance de ces sédiments (Jørgensen, 1996 ; Boudreau *et al.*, 2001), importance à la fois quantitative (rappelons que ces sédiments représentent environ 68 % de la surface globale des plateaux continentaux- Emery, 1968) et fonctionnelle (des études leur attribuent des taux de réactions équivalents aux environnements cohésifs). Ces environnements sont le siège de processus qui leur sont propres, principalement du fait de la dominance de l'advection dans ces sédiments. Notre participation à l'action Bentidal s'articule principalement autour de deux grandes questions :

- *Quels sont les mécanismes réactionnels dominants dans les sédiments non cohésifs ?*
- *Quelle est la part de la production primaire et de l'advection dans la régulation des échanges ?*

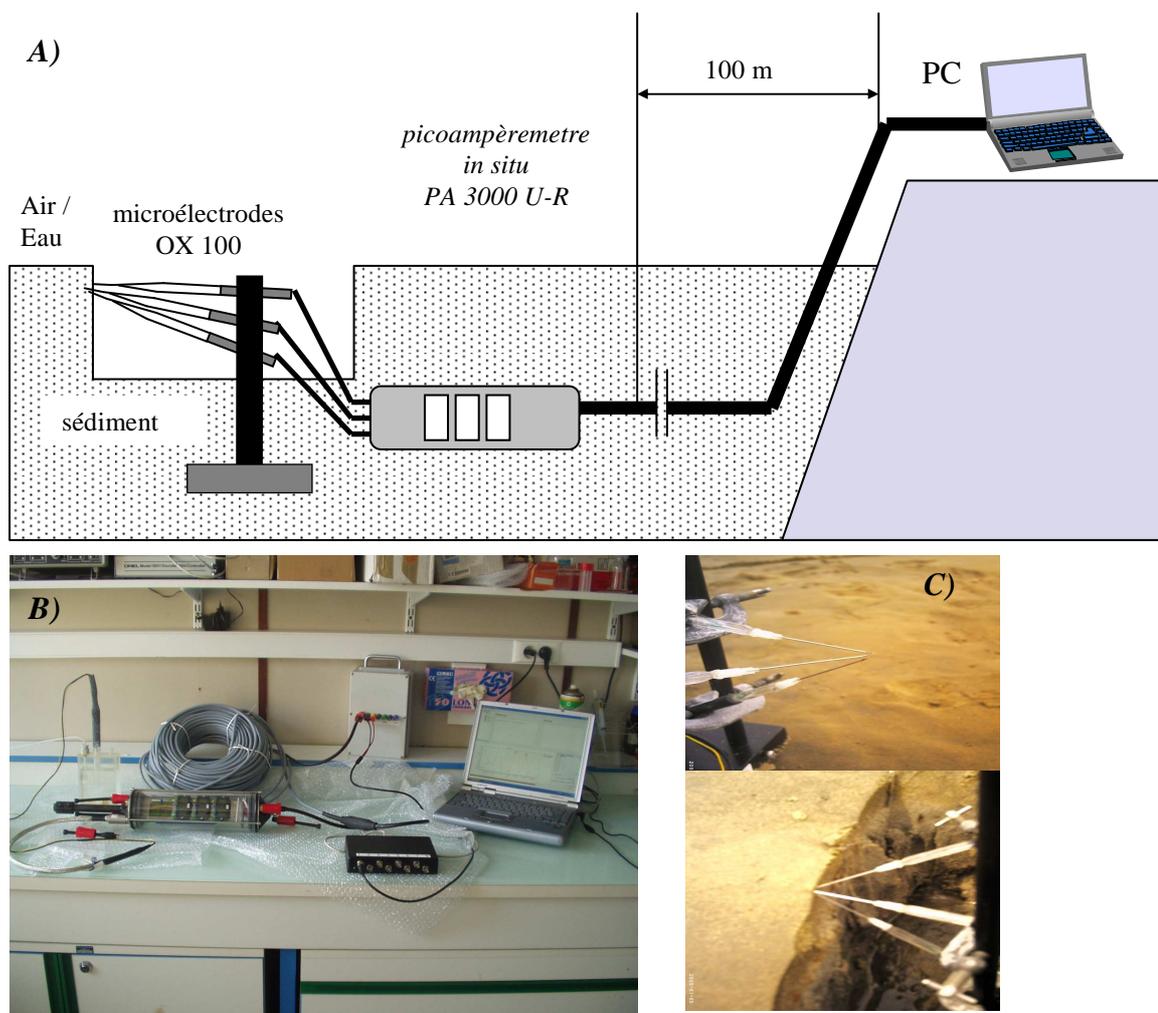


Figure V-1 : Présentation du dispositif expérimental de mesure des concentrations en oxygène.
 A) Schéma du dispositif.
 B) Photographie du système de mesure complet au laboratoire.
 C) Photographie des microélectrodes à oxygène avant et après leur insertion dans les sédiments superficiels.

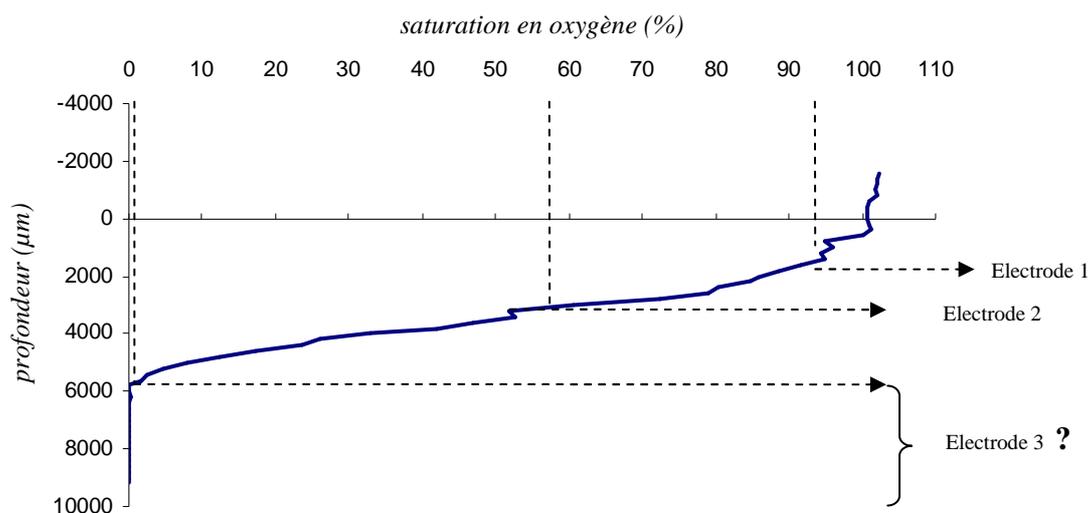


Figure V-2 : Méthodologie de positionnement des microélectrodes. La réalisation d'un profil vertical (en bleu) permet de venir vérifier la profondeur exacte des microélectrodes in situ.

1.2. Présentation du dispositif expérimental

Comme vu précédemment, les processus de recyclage de la matière organique peuvent être appréhendés par l'étude des substrats des réactions biogéochimiques (O₂, matière organique), comme des produits de ces réactions (CO₂, composés dissous). Cependant une mesure à haute fréquence temporelle nécessite des outils de mesures aptes à acquérir des données à une fréquence au moins égale à la seconde. Les microélectrodes à oxygène apparaissent comme les outils adéquats à ce genre d'étude. En effet l'oxygène est un descripteur idéal de la minéralisation benthique dans un système où la minéralisation aérobie domine (voir Chapitres III et IV) et les microélectrodes permettent une mesure précise et à très haute fréquence (jusqu'à 1/10 seconde).

Afin de bénéficier de mesures pertinentes sur l'évolution des concentrations en oxygène, un dispositif de mesures innovant a été développé et mis en oeuvre (Figure V-1 A et B). Trois microélectrodes à oxygène de type Clark sont insérées horizontalement dans les sédiments superficiels, ce qui prévient tout transport d'eau interstitielle lié aux mouvements répétitifs verticaux des électrodes (biais occasionné par les profils successifs). Dans ce but, une zone de travail cubique d'environ 20 cm de côté est creusée dans le sable superficiel (à marée basse). Le dispositif de fixation est alors enfoncé dans le sédiment puis les électrodes sont mises en place les unes au-dessus des autres de manière à venir se placer à proximité de l'interface, au niveau de la zone du gradient d'oxygène (dans des sédiments sableux, cette zone atteint fréquemment une épaisseur d'un centimètre voire plus). La position relative de ces électrodes par rapport à l'interface est alors mesurée avec une précision millimétrique à l'aide d'un pied à coulisse. Le sédiment est ensuite délicatement repositionné sur ces électrodes en essayant de reconstituer une interface aussi peu perturbée que possible (Figure V-1 C). En général, le premier flot arrivant sur les électrodes permettra le tassement du sédiment et la reconstitution d'une interface non-perturbée.

Ces microélectrodes *in situ* sont reliées à un pico-ampèremètre immergeable (Unisense PA 3000 U-R) et à un amplificateur de signal. L'ensemble de ce système immergé est relié par un câble d'une longueur de 100 m à une batterie et à un ordinateur portable équipé d'un logiciel d'acquisition spécifique. Il est ainsi possible de modifier le pas d'échantillonnage au cours du cycle de marée, y compris à l'émersion. Ce point est particulièrement important car il offre la possibilité d'effectuer simultanément un suivi temporel couvrant plusieurs cycles de marée et de resserrer le pas d'échantillonnage aux instants clefs (passages immersion/émersion, dessiccation du substrat, périodes de production microphytobenthique à l'émersion...).



Figure V-3 : Localisation du site étudié sur le haut de plage de Cassy.

Tableau V-I : Déroulement général du programme Bentidal. Outre les dates et lieux des différentes campagnes sont résumés dans ce tableau les conditions météorologiques des campagnes (coefficient de marée en début et fin de mission ainsi que la vitesse maximale du vent) et la quantité de données recueillies (nombre d'électrodes déployées et durée totale d'enregistrement acquise).

Mission	localisation	dates	coeff début / fin	vitesse vent max ($m.s^{-1}$)	nb élec	durée totale enreg (h)
Cassy 1	44 ° 43' 33 N 01° 03' 34 W	08-12/03/05	90/110	< 6 ⁽¹⁾	2	23
Wimereux	50° 45' 91 N 01° 36' 40 E	15-17/09/05	59/95	> 10 ⁽²⁾	2	7
Cassy 2	44 ° 43' 33 N 01° 03' 34 W	15-19/05/06	83/56	< 6 ⁽¹⁾	3	50

⁽¹⁾ Données Météo France

⁽²⁾ Données SMW

L'autonomie de l'ensemble du matériel informatique est assurée par une batterie de 12 V couplée à un transformateur qui permet de disposer d'une autonomie complète du dispositif de plusieurs jours.

En parallèle, un système de mesure de microprofils d'oxygène est déployé sur le terrain pour réaliser ponctuellement des profils verticaux d'oxygène, ce qui permettra de connaître le positionnement vertical exact des microélectrodes *in situ* par rapport à l'interface eau-sédiment (Figure V-2). Dans l'exemple présenté ici (profil réalisé à 14 h 08 le 18/05/07), les microélectrodes sont sensées se trouver respectivement à 2 mm, 4 mm et 7 mm (mesures au pied à coulisse lors de la mise en place du dispositif). En comparant les valeurs enregistrées par le picoampéremètre au profil vertical il est possible de situer plus précisément ces microélectrodes à 1,6, 3,6 et au moins à 6 mm de profondeur.

1.3. Présentation des sites d'études et des différentes missions

Outre le site de Wimereux déjà amplement décrit dans ces pages, les investigations ont été menées au niveau de la plage de Cassy, estran sableux situé au fond du bassin d'Arcachon. Le bassin d'Arcachon représente une surface d'environ 150 km². Le marnage au sein de ce bassin est faible, de l'ordre de 3,5 m. La zone intertidale est étendue et représente environ 60 % de la surface totale. La zone intertidale du fond du Bassin d'Arcachon (communes de Lanton, Andernos et Arès) présente une grande variété de sédiments (des vases aux sables perméables). Par définition, elle est affectée par la marée, mais cette zone est abritée. Les courants de fond mesurés à ce niveau sont extrêmement faibles, généralement inférieurs à 1 m.s⁻¹. On trouve principalement des sédiments vaseux au niveau de la partie basse de cette zone intertidale tandis que la partie haute de l'estran est dominée par des sédiments de type sableux, dans lesquels a été positionné le système de mesure (Figure V-3).

Trois campagnes de mesures ont été effectuées à ce jour dont deux au niveau de la plage de Cassy et une sur l'estran de Wimereux. Le Tableau V-I reprend la chronologie de ces campagnes. Ces différentes campagnes ont permis de balayer une large plage de conditions hydrodynamiques allant d'environnement peu affecté par l'hydrodynamisme (Cassy 1 et 2) à des environnements où ce facteur domine largement lors des tempêtes automnales (Wimereux). Il faut préciser ici que pour les deux premières campagnes de mesures (Cassy 1 et Wimereux), seules deux microélectrodes ont pu être positionnées dans le sédiment en raison d'un problème de bruit de fond sur le signal électrique. Ce problème ayant été résolu, lors de la dernière campagne (Cassy 2) trois microélectrodes à oxygène ont pu être déployées simultanément.

1.4. Principaux résultats

a) Mission Cassy 1 (08 au 12 mars 2006)

Cette première mission d'abord permis de montrer la faisabilité de ce type de mesures. L'évolution des concentrations d'oxygène dissous à deux profondeurs (3 mm et 7 mm environ) à ainsi pu être mesurée sur un cycle de marée. Les électrodes ont été mises en place le mardi 8 mars à marée basse puis les enregistrements ont été effectués jusqu'à la nuit. Après une seconde journée de mesure, l'ensemble du dispositif de mesure a été déplacé de quelques mètres sur l'estran afin de vérifier la répétabilité des premières observations. Les enregistrements effectués au cours de la journée du 09/03/2007 sont présentés en Figure V-4 à titre d'illustration.

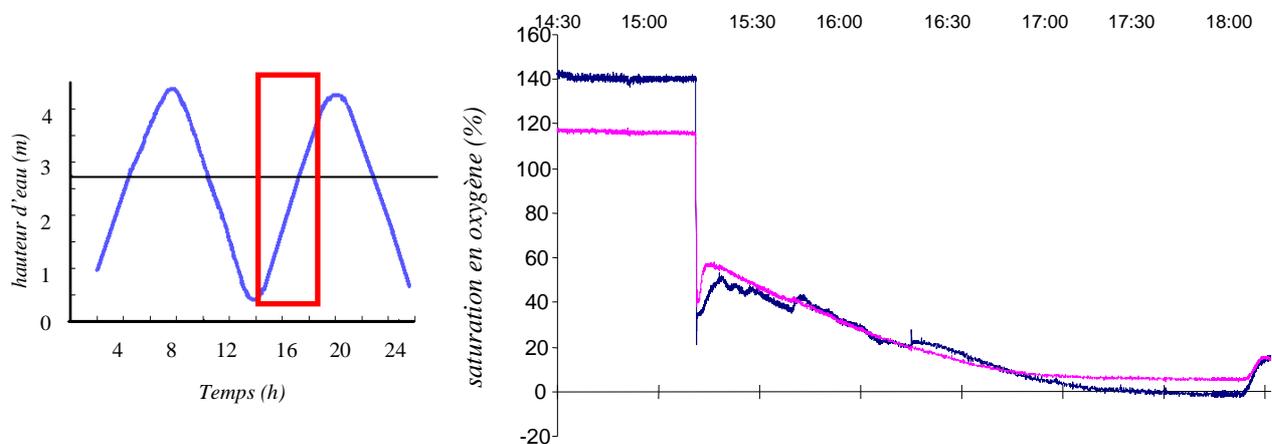


Figure V-4 : Evolution des concentrations d'oxygène dans les sédiments superficiels de la plage de Cassy au cours de la journée du 09 mars 2005. Les électrodes sont insérées respectivement à 1 mm (bleu) et 3 mm (rose) de profondeur. Le marégramme permet de suivre l'évolution du cycle de marée.

Le tracé de l'évolution des concentrations lors de la marée montante permet notamment de visualiser la survenue d'une anoxie brutale des sédiments superficiels lors de la marée montante, anoxie qui perdure pendant toute la marée haute. Les mêmes constatations ont pu être faites au cours des enregistrements suivants, y compris après le déplacement complet du dispositif. La transition immersion/émersion ne montre pas de changements aussi radicaux, les sédiments superficiels restant saturés en eau un long moment après le départ de celle-ci.

Au total, près de 23 h d'enregistrement ont pu être acquises sur les trois journées de mesures. Cependant l'autonomie du système ne permettait au mieux que d'obtenir une série longue de 9 h (le 11/03/05), c'est à dire inférieure à un cycle de marée complet. En parallèle, des profils de concentrations réalisés au cours de la journée ont permis (i) la vérification du positionnement des microélectrodes *in situ* au sein du gradient d'oxygène ainsi que (ii) l'observation d'une forte production primaire d'origine microphytobenthique lors des périodes

d'émersion diurne, production dont l'intensité est fortement variable au cours de la journée, vraisemblablement en réponse aux variations de l'ensoleillement.

b) Mission Wimereux (15 au 17 septembre 2006)

Cette mission a mis en exergue les difficultés techniques des mesures en raison du très fort hydrodynamisme rencontré à l'occasion de cette campagne de mesure (cette mission s'est déroulée lors d'une période de tempête avec des rafales de vent à plus de 10 m.s^{-1} , données météo SMW). La nécessité de renforcer les microélectrodes (4 électrodes cassées en trois jours) se fait cruellement sentir.

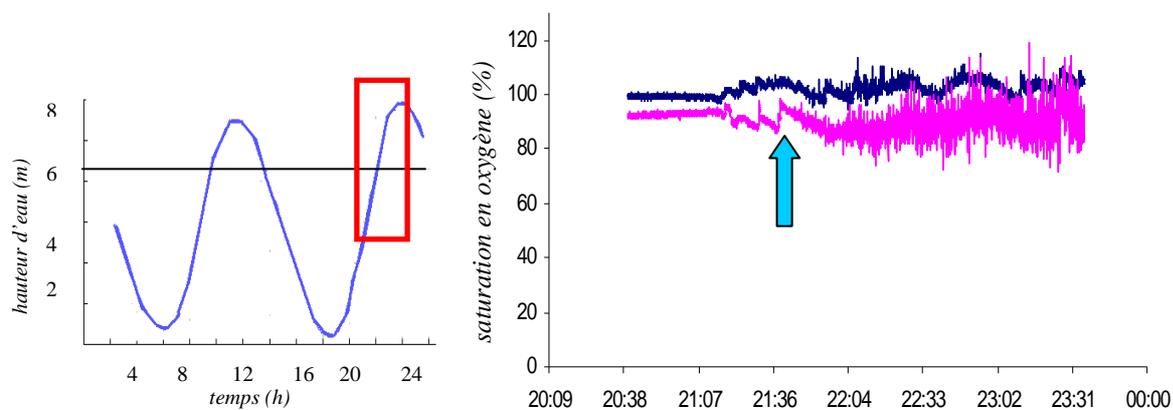


Figure V-5 : Evolution des concentrations d'oxygène dans les sédiments superficiels de la plage de Wimereux au cours de la journée du 16 septembre 2005. La flèche bleue indique l'arrivée de la marée sur le dispositif de mesure. Les électrodes sont insérées respectivement à 1 mm (bleu) et 3 mm (rose) de profondeur. Le marégramme permet de suivre l'évolution du cycle de marée.

La rudesse des conditions rencontrées lors de cette mission se voit également au travers de la faible quantité de données recueillies : seules 7 h d'enregistrement ont été acquises, sur lesquels une unique série longue de 4 h 30 se révèle être exploitable. Néanmoins cet enregistrement a permis de mettre en évidence un fonctionnement très différent du bassin d'Arcachon (Figure V-5). On observe ainsi avec une oxygénation constante des sédiments superficiels, y compris durant l'immersion. On observe toutefois une légère diminution des concentrations d'oxygène sur les deux électrodes à l'arrivée de la marée qui passent d'une saturation de l'ordre de 100 % à 90 %. Cette chute des concentrations est rapidement suivie d'une période de forte oscillation des concentrations d'oxygène.

c) Mission Cassy 2 (15 au 19 mai 2006)

Le système de mesure a nettement été amélioré pour cette troisième campagne. Le problème de bruitage du signal lors de l'utilisation d'une troisième électrode a été résolu par l'ajout de condensateurs électriques sur le circuit de mesure. Pour faire face à la fragilité des microélectrodes, les électrodes OX 100 standard utilisées précédemment ont été remplacées par des microélectrodes renforcée de type " OX 100 - Needles " (les extrémités des électrodes sont enchâssées dans une aiguille de seringue) ce qui simplifie grandement leur mise en place.

Cette campagne de mesure a été l'occasion de réaliser un suivi des concentrations d'oxygène sur une durée plus longue. L'autonomie du dispositif de mesure ayant été amélioré, cette campagne a permis de recueil de près de 50 h d'enregistrement et notamment une série de plus de 38 h en continu, soit trois cycles de marée complets. La Figure V-6 détaille cet enregistrement qui s'est déroulé entre les 17/05/06 et le 19/05/06. Différentes périodes peuvent être mises en évidence :

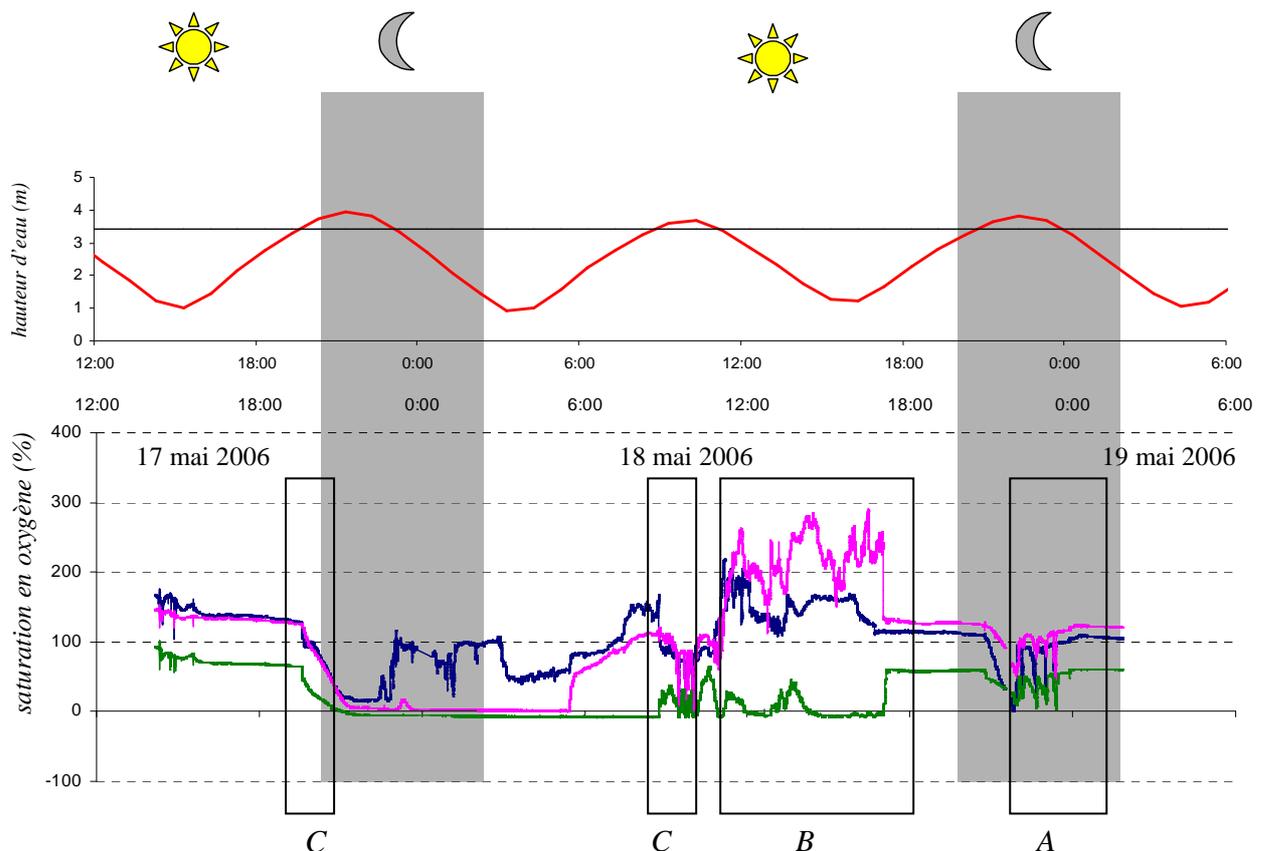


Figure V-6 : Evolution des concentrations d'oxygène dans les sédiments superficiels de la plage de Cassy entre le 17 et le 19 mai 2006. Les électrodes sont insérées respectivement à 2 mm (bleu), 4 mm (rose) et 7 mm (vert) de profondeur. Le marégramme permet de suivre l'évolution du cycle de marée. Les encadrés précisent des périodes clefs du cycle de marée qui seront plus détaillées par la suite à savoir les périodes d'émergence diurnes (A), les périodes d'émergence nocturnes (B) et les périodes d'arrivée de la marée sur le système de mesures (C).

- des périodes d'émersion nocturnes ou en condition de forte nébulosité qui se caractérisent par des concentrations en oxygène relativement proches de la saturation pour les électrodes les moins profondes (électrodes 1 et 2 - Figures V-6 et V-7). Ces concentrations varient peu, sauf en cas d'événement pluvieux.

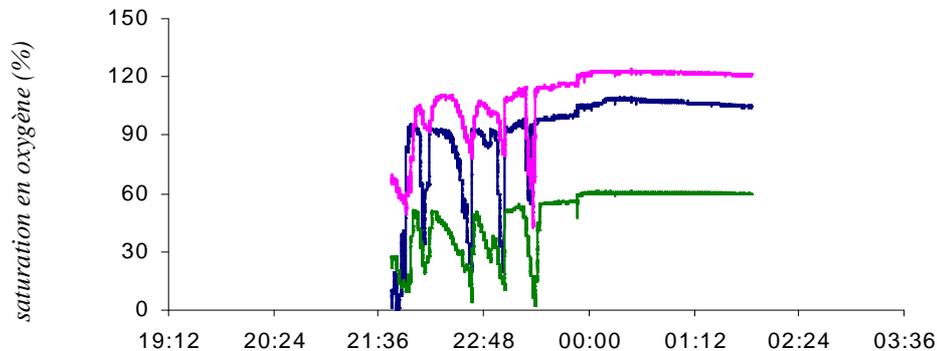


Figure V-7 : Evolution des concentrations d'oxygène dissous dans les sédiments superficiels au cours de la nuit du 18 au 19 mai 2006. Les électrodes sont insérées respectivement à 2 mm (bleu), 4 mm (rose) et 7 mm (vert) de profondeur.

- des périodes d'émersion diurne avec des conditions d'ensoleillement fort. Les concentrations en oxygène varient fortement, surtout pour les électrodes les plus proches de l'interface eau-sédiment (Figures V-6 et V-8).

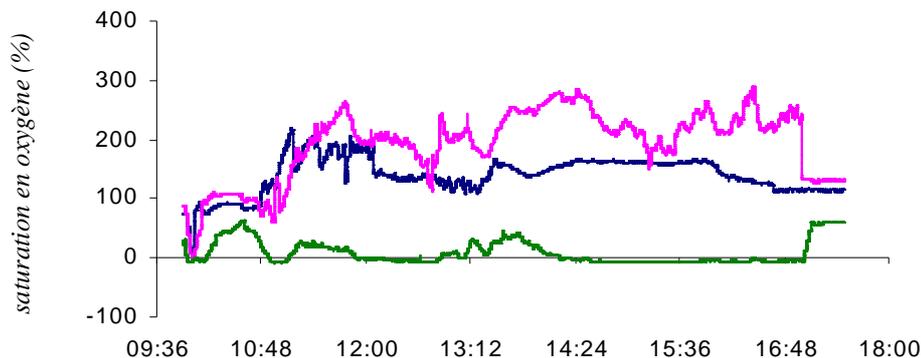


Figure V-8 : Evolution des concentrations d'oxygène dissous dans les sédiments superficiels au cours de la journée du 18 mai 2007. Les électrodes sont insérées respectivement à 2 mm (bleu), 4 mm (rose) et 7 mm (vert) de profondeur.

On mesure notamment des sur-saturations en oxygène importantes (de l'ordre de 300 %) qui témoignent de l'importance des processus de production microphytobenthique. Il est intéressant de noter que ces processus souvent mesurés sur des périodes de temps relativement longues varient en fait à des échelles très courtes, en relation avec les brusques variations de la quantité de lumière incidente.

- des périodes d'immersion qui se caractérisent principalement par la chute souvent brutale des concentrations d'oxygène qui atteignent des valeurs proches de zéro (Figure V-9 A). La variabilité des concentrations en oxygène est alors faible. Quelques variations brutales sont parfois

observées (Figure V-9 B) mais leur caractère épisodique n'évoque pas une action de la houle *a priori* plus régulière et continue.

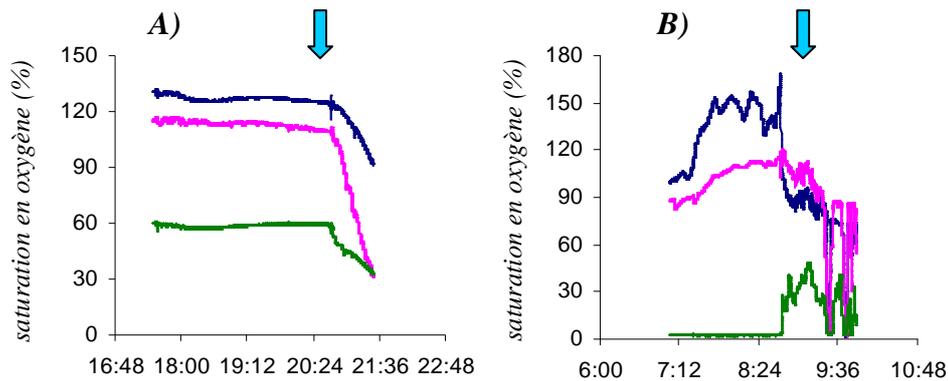


Figure V-9 : Evolution des concentrations d'oxygène dissous dans les sédiments superficiels au cours des journées du 17 (A) et 18 (B) mai 2007. Les électrodes sont insérées respectivement à 2 mm (bleu), 4 mm (rose) et 7 mm (vert) de profondeur. Les flèches bleues indiquent l'inondation du dispositif de mesure par la marée montante.

1.5. Evolution de l'oxygène dissous dans un sédiment non-soumis à l'hydrodynamisme

Le phénomène majeur ressortant des observations réalisées sur le site de Cassy est l'anoxie brutale subie par les sédiments superficiels lors de l'immersion. Cette observation, que la totalité des enregistrements a confirmée, peut *a priori* sembler surprenante au vu de la bibliographie. En effet plusieurs études récentes basées sur des enregistrements réalisés à l'aide de microélectrodes ou d'optodes planaires (Forster *et al.*, 1996 ; Dauwe *et al.* 2001 ; Billerbeck *et al.*, 2007) mettent en évidence une pénétration plus importante de l'oxygène dans les millimètres supérieurs du sédiment lors de l'arrivée de la marée. Ces auteurs expliquent généralement ce phénomène par la pénétration par le haut d'une eau riche en oxygène. Cependant ces quelques travaux ont tous été effectués au niveau de sédiments soumis à un hydrodynamisme non négligeable, ces études cherchant généralement à mettre en évidence un impact de la houle sur la distribution verticale de l'oxygène.

La principale explication au phénomène observé à Cassy serait une advection de l'eau interstitielle profonde et donc sous oxygénée lors de la marée montante. Des profils verticaux de concentrations successifs confirment par ailleurs cette remontée des eaux profondes (Figure V-10). Ces deux profils ont été réalisés au cours d'une journée fortement nuageuse d'où l'absence de processus de production primaire. Sur ce graphique on peut voir que la zone de gradient d'oxygène a subi une remontée de l'ordre de 2 mm suite à l'inondation des sédiments.

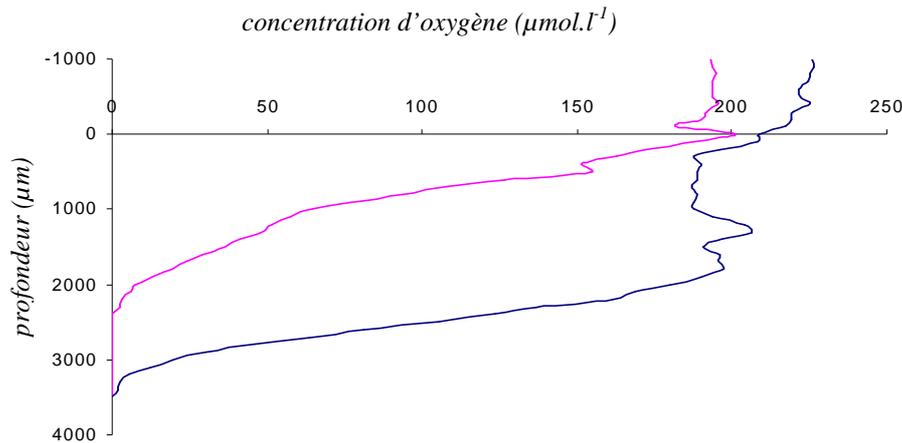


Figure V-10 : Ces deux profils verticaux d'oxygène réalisés avant l'arrivée de l'eau (8 h 05, en bleu) et à l'immersion (10 h 50, en rose) illustrent la remontée des eaux profondes.

Parmi les hypothèses expliquant cette remontée des eaux profondes, on peut citer la possibilité d'extrusion d'eaux profondes, phénomène propre aux sédiments perméables (Webb & Theodor, 1968 ; Huettel & Gust, 1992 ; Huettel *et al.*, 1996). Ce processus résulte de l'interaction entre les courants de fond (même faibles) et les microreliefs de la surface du sédiment (*ripple-marks*) qui provoque des extrusions d'eau profonde au sommet des reliefs tandis que les creux de ces structures sont le siège d'une pénétration d'eau (Figure V-11). Precht *et al.* (2004) mesurent par ailleurs que le flux dirigé du sédiment vers la colonne d'eau est nettement plus rapide que le flux pénétrant le sédiment au niveau des creux (50 cm.h^{-1} contre 20 cm.h^{-1}). Des photographies réalisées après le retrait de l'eau attestent de la formation de microreliefs au-dessus du dispositif de mesure, ce qui vient renforcer l'hypothèse de la formation d'un *upwelling* d'eau profonde.

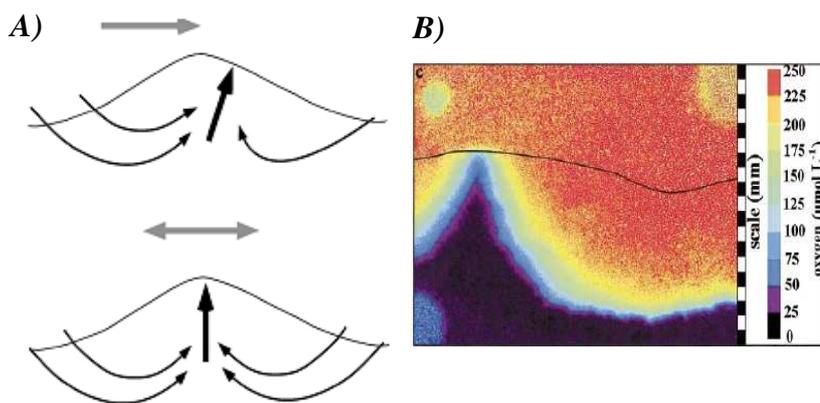


Figure V-11 : Illustration des effets du courant de fond sur les flux de substances dissoutes. (d'après Precht & Huettel, 2003).

- A) Schéma théorique de l'effet de la nature du courant sur les flux.
 B) Répartition 2D des concentrations en oxygène obtenu avec de optodes sous conditions de courant alternatif faible et constant.

Cependant la nature du courant de fond vient modifier quelque peu ces processus (Precht & Huettel, 2003). Ainsi un courant unidirectionnel tend à provoquer ces extrusions d'eau au niveau des pentes des reliefs. A l'inverse, un courant oscillant comme celui induit par la propagation de surface résultera en une extrusion située au niveau des crêtes du relief (Figure V-11). L'intensité de ces phénomènes n'est pas non plus identique. Precht & Huettel (2003) suggèrent dans les zones où la hauteur d'eau n'excède pas la moitié de la longueur d'ondes des vagues, les échanges induits par les oscillations du courant sont supérieurs au flux induit par le pompage des vagues d'un facteur 3. Ces résultats proviennent cependant d'expérimentations en conditions contrôlées ou de travaux de modélisation. Dans l'environnement naturel, il est plus probable que ces deux mécanismes se produisent de manière concomitante pour aboutir à une forte expulsion d'eaux profondes au niveau des crêtes des microreliefs du sédiment.

Le faible forçage hydrodynamisme et notamment l'absence de vagues violentes est un facteur qui favorise les flux d'eau du sédiment vers la colonne d'eau. En effet à la différence du site de Wimereux, le haut de plage de Cassy, du fait de sa situation abritée, ne possède pas de zone de déferlement. Or l'arrivée des vagues sur les sédiments peut entraîner une intrusion importante d'eau riche en oxygène (McIntyre *et al.*, 1970 ; McLachlan, 1989). Cet apport d'oxygène pourrait venir compenser les extrusions d'eaux profondes anoxique ce qui expliquerait que ce phénomène n'est pas observé dans les sédiments battus de Wimereux.

Les conditions d'oxygénation du sédiment subissent des variations brutales, passant de 100 à 0 % de la saturation en oxygène en quelques secondes. Rappelons qu'en vertu du modèle théorique de Froelich *et al.* (1979), les bactéries se répartissent sur la verticale en fonction de leur tolérance à l'oxygène. On a ainsi coutume de les classer en bactéries aérobies strictes, anaérobies facultatives et anaérobies strictes (Bianchi *et al.*, 1989). La brutalité des oscillations du gradient d'oxygène suggèrent cependant de très grandes capacités d'adaptation des microorganismes. Wirtz (2003) souligne le peu d'études menées sur les réactions des bactéries aux changements des conditions redox en domaine intertidal. Différentes hypothèses sont avancées pour comprendre le maintien des microorganismes. Tout d'abord, les bactéries seraient capables de stimuler rapidement leur croissance afin de compenser des pertes dues à une remise en suspension ou une mortalité accrue lors de l'inondation des sédiments. De ce fait l'importance du compartiment bactérien resterait stable. Les bactéries seraient également capables de modifier leur métabolisme afin d'entrer en dormance lors de l'établissement prolongé de conditions redox défavorables (Cypionka *et al.*, 1985). Enfin, les bactéries peuvent réduire leur adhésion aux particules du

sédiment afin pouvoir migrer passivement vers un environnement redox plus favorable (Kiørboe *et al.*, 2002).

1.6. La production primaire

Les zones intertidales représentent des habitats privilégiés pour la production primaire microphytobenthique grâce aux conditions y régnant lors des exondations diurnes (lumière, température). De nombreuses études s'accordent pour reconnaître au microphytobenthos des substrats meubles intertidaux une production qui peut égaler, voire dépasser celle du phytoplancton des masses d'eau sus-jacentes (Cadée & Hegeman, 1974 ; Varela & Penas, 1985). Au cours des périodes d'immersion, les processus de production sont généralement faibles (Serôdio & Catarino, 2000 ; Guarini *et al.*, 2002) voir considérés comme nuls (Migné *et al.*, 2004), les diatomées benthiques (composants majoritaires du microphytobenthos – Riaux-Gobin, 1997) effectuant une migration en profondeur afin de se protéger de la remise en suspension (Decho, 2000 ; Sthal, 2003 ; Easley *et al.*, 2005). Nos données de microélectrodes vont également dans ce sens puisque les périodes d'immersion à Cassy se caractérisent par une anoxie des sédiments superficiels. Des études récentes suggèrent néanmoins que les processus de production primaire peuvent continuer à l'immersion (Cahoon, 1999 ; Billerbeck *et al.*, 2007)

La production primaire microphytobenthique sur l'estran sableux de Wimereux à déjà été étudiée de manière exhaustive, notamment entre 2001 et 2006 au cours de deux travaux de thèse (Spilmont, 2004 ; Hubas, 2006). Il ressort de ces études que cette production est très faible, sauf lors d'événements exceptionnels comme des apports important de matière organique (Hubas *et al.*, 2007) ou bien des dépôts de microphytes d'origine pélagique (Spilmont *et al.*, 2005). La principale raison invoquée est la rudesse des conditions de vie sur ces sables battus et notamment le lessivage des sables par les vagues à chaque marée montante qui limite l'installation durable de populations microphytobenthiques.

Lors de vérifications du positionnement des électrodes *in situ* au cours de la mission Cassy 1, une forte production primaire microphytobenthique a été observée de manière fortuite. L'utilisation des profils d'oxygène pour estimer les processus de production primaire est possible (Revsbech *et al.*, 1981 ; Nakamura *et al.*, 2004) bien que relativement peu usitée, les scientifiques leur préférant généralement des techniques d'incubations plus intégratives (Spilmont, 2004). Néanmoins, une mesure plus précise de cette production a été entreprise lors de la mission Cassy 2. Dans cette optique, des profils verticaux ont été réalisés à l'émersion au cours de la journée du

18/05/07 à une fréquence de 1 profil toute les ½ heure. Le premier profil a été réalisé à 10 h 37 et le dernier à 18 h 57, juste avant l'arrivée du front de marée. Au total, 17 profils ont pu être réalisés. En parallèle, un capteur de lumière (LI-COR, LI-192 SA) permet la mesure des radiations actives pour la photosynthèse tandis que la température du sédiment est relevée avant chaque profil. L'analyse et l'interprétation des profils de concentration ont ensuite été effectuée à l'aide du modèle Profile (Berg *et al.*, 1998) qui effectue automatiquement l'ajustement d'un profil théorique au profil d'oxygène mesuré, et permet par la suite de calculer des taux nets de production ou de consommation d'oxygène en fonction de la profondeur. Le principe du modèle Profile est basé sur le découpage de la zone de gradient en différentes couches superposées et d'épaisseur égales. A chaque zone correspond un taux de production et un bilan en terme de flux peut être réalisé. Cette analyse numérique des profils verticaux d'oxygène a fait ses preuves et est largement utilisée (Grenz *et al.*, 2003 ; Rabouille *et al.*, 2003 ; Viollier *et al.*, 2003). Un exemple d'ajustement avec le modèle Profile est présenté en Figure V-12.

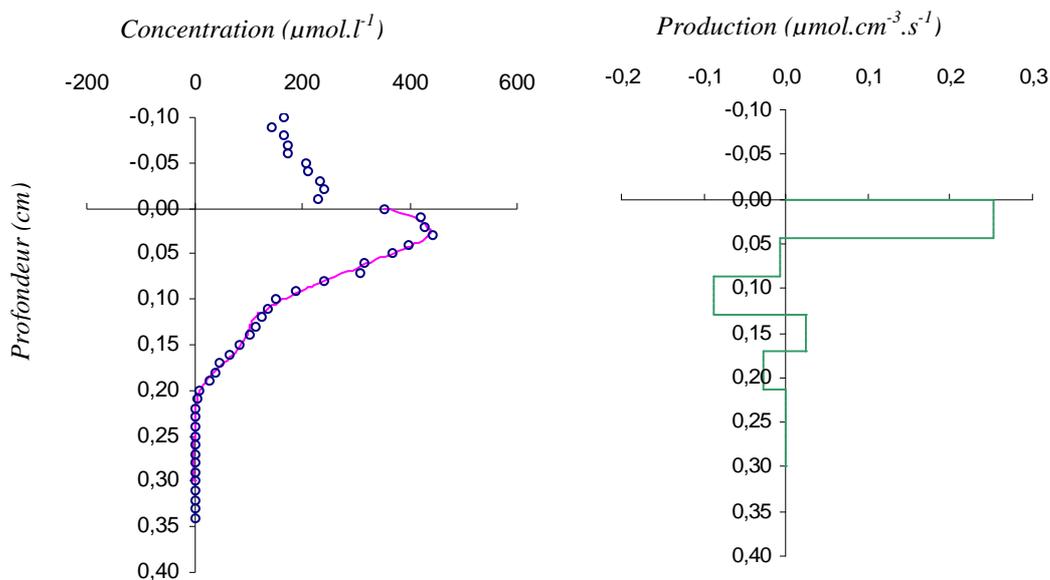


Figure V-12 : Exemple de traitement des données par le modèle Profile (profil réalisé le 18/05/06, 14h37).

- A) Profil observé (rond) et ajustement du modèle (trait plein).
 B) Taux de production ou de respiration estimés.

Sur les 17 profils réalisés au cours de cette journée (repris en Annexe V-1), seuls 13 sont exploitables pour des calculs de production et/ou de respiration. En effet les quatre derniers profils montrent une concentration en oxygène proche de la saturation invariante sur toute la colonne sédimentaire. Notons de plus que sur ces 13 profils, seuls les 8 premiers (soit de 10 h 37 à 14 h 57) montrent des signes de production primaire.

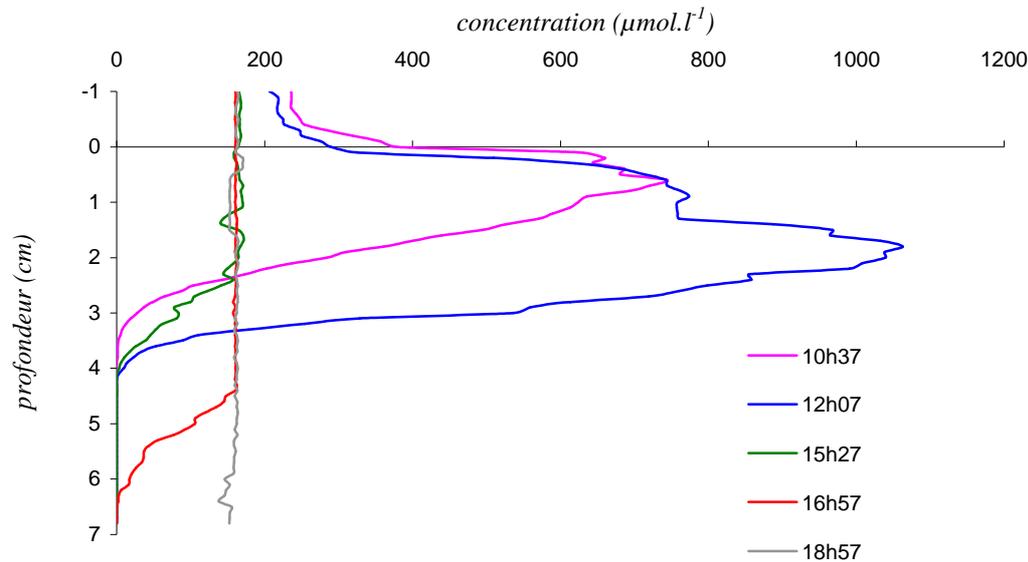


Figure V-13 : Evolution des profils d'oxygène au cours de la journée du 18-05-07. Dès le début de la matinée, on peut observer une forte production microphytobentique (10 h 37, profil rose) qui culmine aux alentours de midi (12 h 07, profil bleu). Ces processus cessent après 15 h (15 h 27, profil vert) puis on assiste à la migration vers la profondeur de la zone de gradient d'oxygène (16 h 57, profil rouge) pour obtenir un profil uniforme sur toute la colonne sédimentaire en fin de journée (18 h 57, profil gris).

Après 15 h, outre l'arrêt des processus de production on commence à observer une migration de la zone de gradient d'oxygène en profondeur, certainement sous l'effet de la dessiccation du sédiment. C'est ce phénomène qui explique d'ailleurs l'aspect des quatre derniers profils. La figure V-13 présente quelques profils caractéristiques de cette évolution.

Le modèle Profile calcule pour les sédiments sableux de Cassy des taux de production nette compris entre $-8,44$ et $58,93 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, valeurs conformes avec la bibliographie existante sur les sédiments perméables. Hubas (2006) mesure ainsi pour l'estran de Wimereux des taux de production nette compris entre $-0,82$ et $32,51 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. De manière générale l'évolution de la production nette se calque sur celle de l'intensité lumineuse avec une production relativement constante jusqu'au zénith solaire puis une décroissance pour atteindre des valeurs négatives témoignant du passage d'un statut autotrophe à un statut hétérotrophe (Figure V-14). Les processus de production primaire dominant au sein des sédiments émergés jusque 15 h (production nette moyenne sur cette période : $42,37 \pm 14,62 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$). Passé cette limite, les processus de respiration l'emportent sur les processus de production primaire et le sédiment devient hétérotrophe (production nette moyenne sur cette période : $-2,88 \pm 3,82 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$). Cette alternance entre ces deux états peut s'expliquer par l'ambivalence des processus de production primaire et de respiration vis à vis de la température.

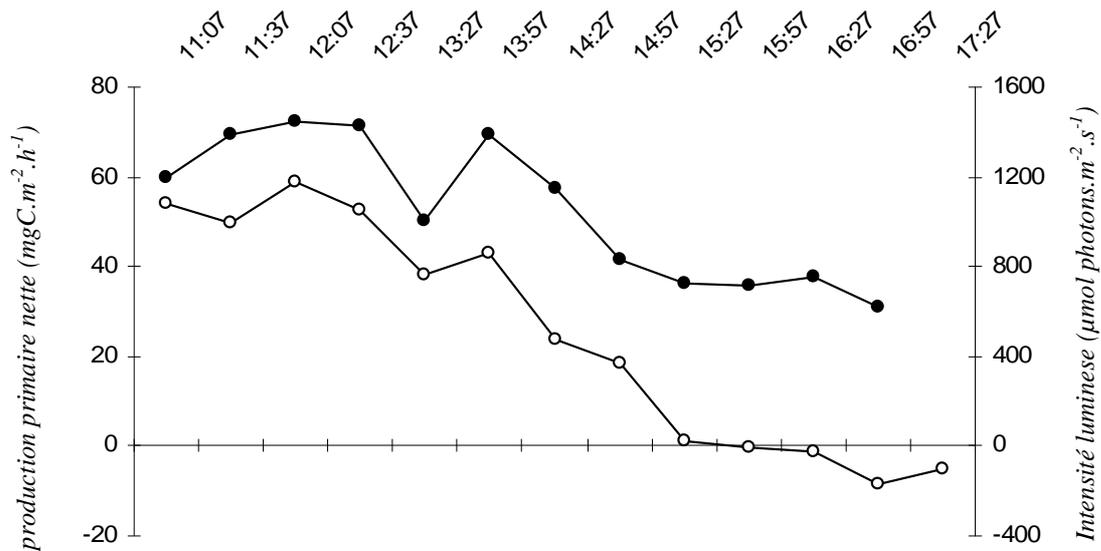


Figure V-14 : Evolution conjointe de la production nette (blanc) et de l'intensité lumineuse (noir) au niveau du haut de plage de Cassy (18/05/06).

Au cours de la journée la température dans le sédiment va croître de 22 °C en début de journée à plus de 28 °C à 17 h, la chaleur s'accumulant dans les sédiments. La respiration dans les sédiments est principalement d'origine bactérienne et se caractérise le plus souvent par une relation exponentielle avec la température (Cammen, 1991 ; Blanchard *et al.*, 1996 ; Spilmont, 2004). La relation liant la température et la production primaire microphytobentique est plus complexe et l'on observe souvent un phénomène de photo-inhibition pour les plus hautes températures. Dans des sédiments sableux, Blanchard *et al.* (1996) mesurent par exemple une décroissance de la capacité photosynthétique maximale dès que la température dépasse 25 °C. Les phénomènes de migrations verticales du microphytobenthos représentent un second processus qui peut expliquer la décroissance de la production primaire. Ces migrations attestées par de nombreux auteurs (Blanchard *et al.*, 2001 ; Easley *et al.*, 2005) se produisent environ 1 heure avant le retour du fond de marée.

Bien qu'il soit difficile de tirer un bilan fiable du peu de mesures réalisées ici, cet arrêt de la production primaire après 15 h semblent témoigner du statut hétérotrophe des sédiments superficiels de Cassy à l'échelle journalière, la période de production primaire étant intense mais relativement courte. Les enregistrements des microélectrodes *in situ* confirment que cette période de production primaire est limitée dans le temps. Pour la journée du 18 mai 2006, on peut estimer que cette période s'étale de 11 h 10 à 16 h 45 soit environ 5 h 30 (Figure V-6). Par ailleurs les données de ces microélectrodes confirment également que ces processus de production primaires cessent durant les périodes d'immersion diurnes.

Comme l'atteste de très nombreuses études, la quantité de lumière et la température du sédiment sont les principaux facteurs de contrôle de la production primaire (Barranguet *et al.*, 1998). Concernant les sables de Cassy, une corrélation hautement significative est mesurée entre l'intensité lumineuse reçue par le sédiment et la production nette ($r = 0,939$, $n = 12$, $P < 0,001$). À l'inverse, la température semble jouer un rôle plus limité dans le contrôle des processus de production ($r = - 0,606$, $n = 12$, $P < 0,05$). Le signe négatif de cette relation s'explique par le fait qu'en fin de journée, alors que la production nette chute, la température des sédiments superficiels demeure élevée.

Les estimations de la production nette réalisée ici peuvent être comparées à celles mesurées sur le même site à l'aide de cloches benthiques (Migné, *comm. pers.*). Ces cloches qui estiment la respiration et/ou la production primaire à partir du dégagement de CO₂ mesurent en moyenne une production nette de 17,45 mg C.m⁻².h⁻¹ contre 24,89 mg C.m⁻².h⁻¹ estimé à partir des microprofils. L'utilisation des microélectrodes à oxygène se révèle donc un outil fiable pour quantifier les processus de production. Cependant cette méthode présente un certain nombre de limitations. D'un point de vue pratique, la mesure n'est possible que tant que le sédiment reste saturé en eau. De plus, il est impossible de quantifier les processus dominants à l'immersion, ni même de savoir si la production primaire se maintient durant cette période. Cette technique ne permet pas d'intégrer l'hétérogénéité spatiale de ces processus, à la différence des cloches benthiques. Cette méthode présente néanmoins l'avantage d'intégrer les différents processus sur l'ensemble de la colonne sédimentaire. En outre l'utilisation des microélectrodes et notamment son couplage avec le dispositif de mesure en continu renseigne sur la vitesse de réaction des microphytes aux variations d'ensoleillement. À un avenir proche, la mise en place d'un microprofileur automatisé et immergeable combiné aux microélectrodes *in situ* devrait permettre de lever un certain nombre de limitations actuelles de cette méthode.

1.7. Impact de l'hydrodynamisme sur le gradient d'oxygène

Les différentes missions mettent l'accent sur les fortes différences entre les systèmes Manche et Bassin d'Arcachon. Il semble difficile de mettre en évidence un effet de l'hydrodynamisme dans le Bassin d'Arcachon, même avec une fréquence de mesure élevée, principalement du fait de la très faible amplitude de cet hydrodynamisme. À Wimereux par contre l'effet de la turbulence est nettement visible. Contrairement au site de Cassy, les sédiments superficiels sont constamment oxygénés, y compris durant la période d'immersion. Le fort hydrodynamisme favorise ici l'oxygénation de l'eau surplombant l'estran ainsi que la pénétration

de l'oxygène dans les couches supérieures du sédiment. Au niveau de la zone de déferlement des estrans sableux exposés, l'action mécanique des vagues favorise la percolation de l'eau surnageante (Riedl, 1971 ; Li & Amos, 1999), et peut entraîner une oxygénation importante du sédiment (Riedl & Machan 1972). Des volumes d'eau importants sont ainsi filtrés par les sédiments perméables exposés (McLachlan & Turner, 1994). Pour chaque mètre carré de plage, des taux de filtration de l'ordre de $85 \text{ m}^3 \cdot \text{d}^{-1}$ peuvent être mesurés du simple fait de l'action mécanique des vagues (McLachlan, 1989).

De très fortes oscillations des concentrations en oxygène sont également enregistrées en période d'immersion, ce qui semble témoigner de l'action de la houle. Ce pompage découle de l'alternance de creux et de bosses à la surface de l'eau qui génère des gradients de pression hydrostatique. Ce phénomène initialement décrit par Riedl *et al.* (1972) a depuis été étudié par de nombreux auteurs (Van der Loeff, 1981 ; Harrison *et al.*, 1983 ; Webster & Taylor, 1992 ; Shum & Sundby, 1996). En raison de ce processus on estime que le volume total de l'océan est filtré tous les 14000 ans (Riedl *et al.*, 1972).

L'effet de ce pompage sur les échanges d'oxygène dissous à l'interface eau sédiment est important. A partir des concentrations (la profondeur des électrodes étant connue), nous pouvons estimer l'évolution du gradient d'oxygène à l'interface eau-sédiment et ainsi calculer les échanges diffusifs d'oxygène en temps réel. Rappelons que ces flux diffusifs résultent de l'application de la première loi de Fick selon la formule suivante :

$$J = \Phi \times D_{sed} \times (dC/dz)_{z=0}$$

Où J représente le flux diffusif, Φ la porosité du sédiment, D_{sed} le coefficient de diffusion et $(dC/dz)_{z=0}$ le gradient de concentration à l'interface. Les paramètres Φ et D_{sed} étant supposés constants au cours faible intervalle de temps considéré ici (moins de 3 h) les variations du flux diffusif sont attribuables aux oscillations du gradient d'oxygène. Ne disposant que de deux électrodes, ce gradient dC/dz à l'interface eau-sédiment ne pourra être estimé que sur deux points. La Figure V-15 présente l'évolution du flux diffusif dans les sédiments superficiels de Wimereux au cours de la soirée du 15/09/06. Les échanges diffusifs d'oxygène sont nettement stimulés par l'action de l'hydrodynamisme, passant de $90,7 \pm 32,1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ avant l'arrivée de la marée à $151,9 \pm 40,2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ pendant la période d'immersion. A titre de comparaison des estimations ponctuelles de ces flux diffusifs réalisés sur des carottes sédimentaires ramenées au laboratoire sont légèrement inférieures, comprises entre $51,05$ et $92,2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

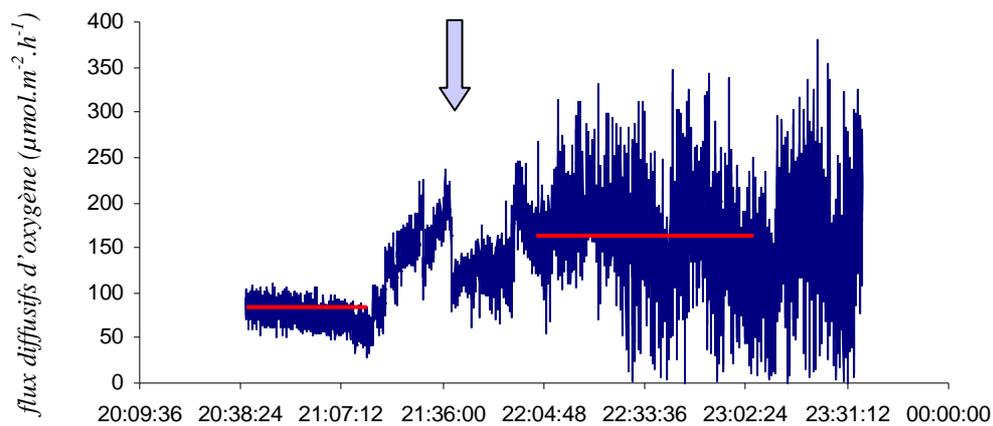


Figure V-15 : Evolution du flux diffusif d'oxygène au cours du cycle de marée sur le site de Wimereux pour la journée du 15 septembre 2005. La flèche bleue indique l'arrivée de la marée. Les traits rouges indiquent les flux diffusifs moyens calculés avant et après l'arrivée de la marée.

En l'absence de données fiables sur la turbulence, il paraît difficile de relier de manière formelle les oscillations du gradient d'oxygène à un effet de la turbulence induite par l'hydrodynamisme. Une autre approche permettant de caractériser la variabilité des concentrations en oxygène des sédiments battus de Wimereux. **L'analyse spectrale** est une méthode utilisée en physique qui permet pour des séries temporelles dont on ignore la dynamique et les caractéristiques statistiques, de mettre en évidence des fréquences caractéristiques et d'éventuels régimes invariants d'échelle. Tout signal périodique quelconque peut être décomposé en une somme de signaux sinusoïdaux. Parmi les méthodes de décomposition du signal les plus courantes figure l'algorithme de transformation rapide de Fourier ou FFT (*Fast Fourier Transform*). Nous obtenons alors un spectre d'énergie. Ce spectre est généralement tracé en présentant les fréquences f en abscisse, et le carré des amplitudes correspondantes, notées $S(f)$, en ordonnées. On détermine alors l'exposant β de la pente de la droite ajustant la relation entre $\text{Log}_{10} f$ et $\text{Log}_{10} S(f)$. Pour un processus de bruit blanc, β est égal à 0. Un mouvement turbulent est caractérisé par β égal à $5/3$ tandis qu'un mouvement brownien est caractérisé par un exposant β égal à 2.

L'un des attendus théoriques les plus probable est d'identifier grâce à l'application de cette technique sur nos données d'oxygène un régime invariant d'échelle caractéristique d'un mouvement turbulent. Bien que plusieurs définitions soient possibles (Lesieur, 1994) la **turbulence** est le plus généralement définie comme des fluctuations aléatoires de la vitesse du fluide. Cette turbulence est généralement considérée comme anisotrope à grande échelle. La quantité d'énergie introduite aux plus grandes échelles de temps et d'espace est ensuite transmise sous forme cinétique, des plus grandes aux plus petites échelles. Ce processus nommé "cascade

d'énergie" (Richardson, 1922), implique une hiérarchie des tourbillons de taille décroissante depuis les grandes échelles jusqu'aux échelles plus petites (Figure V-16).

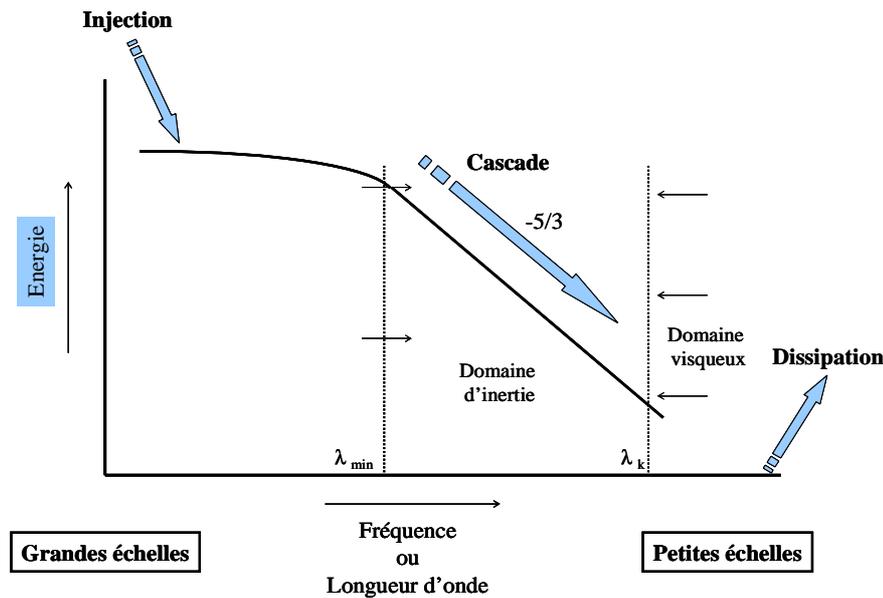


Figure V-16 : Représentation schématique d'une cascade d'énergie des grandes vers les petites échelles (spatiales ou temporelles (d'après Schapira, 2006).

Dans cet intervalle du spectre, appelé domaine d'inertie, l'énergie est donc transmise des grandes aux petites échelles sans perte d'énergie. Des travaux théoriques s'appuyant sur les hypothèses d'isotropie locale et d'homogénéité tridimensionnelle de la turbulence ont montré que le spectre de fluctuation des vitesses, aux plus petites échelles de temps et d'espace présentait une loi de décroissance en $-5/3$, que la turbulence soit considérée d'un point de vue spatial ou temporel (Kolmogorov, 1941 ; Okobukhov, 1941). Le signal enregistré par notre dispositif sur le site de Wimereux pendant la période d'immersion donne le spectre présenté en Figure V-17.

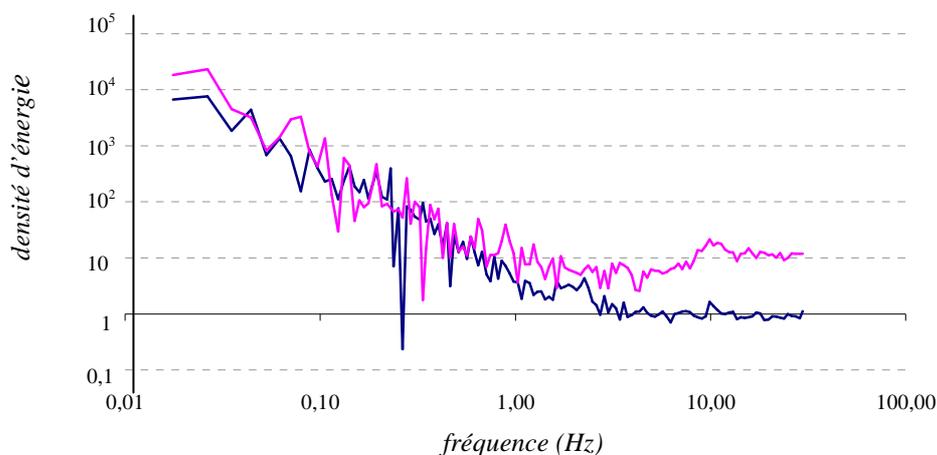


Figure V-17 : Résultats de l'analyse spectrale effectuée sur les concentrations en oxygène à l'immersion. La courbe rose présente les données de l'électrode A (1 mm de profondeur) et la courbe bleue celles de l'électrode B (3 mm de profondeur).

Plusieurs points ressortent de cette analyse. Tout d'abord l'invariance d'échelle du spectre aux grandes échelles indique une structuration de la variabilité. La pente de ce spectre invariant est de pente -2 , ce qui diffère de la pente de $-5/3$ caractéristiques des phénomènes turbulents (Kolmogorov, 1941, Van Dam *et al.*, 1999). Ce type de loi de puissance est par contre caractéristique d'un mouvement de type brownien (Hausdorff *et al.*, 1996). Le **mouvement brownien** est une description mathématique du mouvement aléatoire d'une "grosse" particule immergée dans un fluide et qui n'est soumise à aucune autre interaction que des chocs avec les "petites" molécules du fluide environnant. Bien qu'initialement décrit dans le cas de particules, ce mouvement permet de décrire avec succès le comportement thermodynamique des gaz (théorie cinétique des gaz), ainsi que le phénomène de diffusion moléculaire. Cette structuration du signal n'est pas constante sur toute la longueur du spectre. A plus petite échelle, la variabilité du signal ne présente pas de structuration particulière : le signal est alors bruité. On peut estimer la fréquence de transition entre ces deux zones du spectre entre 30 secondes et 1 minute.

Pour mieux comprendre nos données, nous pouvons étudier en parallèle l'analyse spectrale des de vitesse de courant mesurées à l'aide d'un vélocimètre ADV (Acoustic Doppler Velocimeter) mis en place au niveau de la zone de déferlement de la plage de Wimereux le 12 mai 2003 (données F. Schmitt).

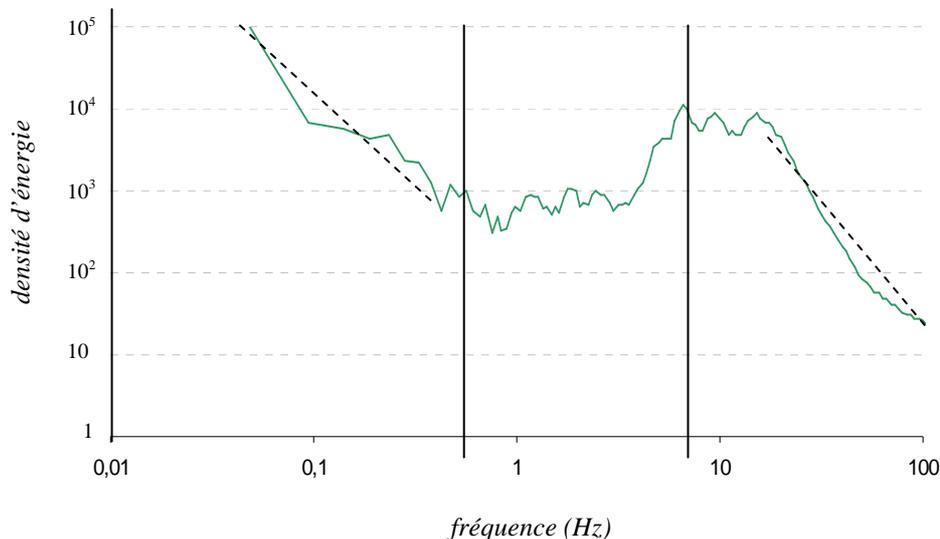


Figure V-18 : spectre d'énergie de la vitesse de l'eau au cours de l'immersion au niveau de la zone de déferlement de l'estran de Wimereux (données F. Schmitt). La plage de fréquence du forçage est figurée (traits pleins) ainsi que les pentes de $-5/3$ caractéristiques de la turbulence (pointillés)

Sur ce spectre présenté en Figure V-18, un phénomène de forçage apparaît clairement, et on peut évaluer qu'il intervient sur la plage de fréquences comprises entre 0,06 Hz et 0,5 Hz, soit des périodes de 2 à 16 secs. Ceci correspond bien à l'influence de la houle de vent qui opère dans cet ordre de grandeur de la fréquence (à savoir entre 3 et 25 secs, Trowbridge & Elgar, 2001). Ce

forçage hydrodynamique vient perturber un spectre qui se caractérise par ailleurs par une pente de $-5/3$ aux petites et grandes fréquences. La plage de fréquence de ce forçage correspond relativement bien aux fréquences auxquelles le bruit est observé sur les données d'oxygène (Figure V-19).

Figure V-19 : Superposition des spectres d'énergie obtenus pour les concentrations en oxygène (courbes bleues et roses) et la vitesse du courant (courbe verte). Notez que la zone d'action du forçage hydrodynamique sur la vitesse de l'eau correspond au changement de structuration du signal des électrodes à oxygène.

Tout en restant prudent au vu du peu de données accumulées jusqu'à présent, il semblerait que la dynamique de l'oxygène dissous dans les sédiments résulterait principalement lors des périodes d'immersion de processus de diffusion turbulente. Cette dominance des processus advectif pourrait s'expliquer par une diminution de la couche limite de fond (ou *Benthic Boundary Layer, BBL*). Cette couche limite de fond représente en effet un obstacle à la diffusion des particules or de nombreux travaux ont pu montrer la diminution de l'épaisseur de cette couche en relation avec un hydrodynamisme accru (Forster *et al.*, 1999 ; Boudreau & Jorgensen, 2001). Le bruit observé aux plus petites échelles de temps (pour mémoire 30 secondes et 1 minute) s'expliquerait quant à lui par l'action des vagues qui viennent se briser sur la plage, entraînant ainsi une déstructuration du signal.

II – DYNAMIQUE DES SELS NUTRITIFS AU COURS DU CYCLE DE MAREE

2.1. Présentation de l'étude

A la différence de l'oxygène, il n'existe pas à notre connaissance de système fiable de mesure instantanée à microéchelle (de type microélectrodes) pour déterminer les concentrations en sels nutritifs. Des systèmes de microélectrodes ont bien été développés pour les nitrates (De Beer & Sweerts, 1989) ou l'ammonium (De Beer & Van Den Heuvel, 1988) mais la forte sensibilité de ces électrodes aux chlorures restreint leur utilisation aux eaux douces (de Wit, 1995). Si les microélectrodes polarographiques permettent le dosage fiable de plusieurs éléments dissous (O_2 , Mn^{2+} , Fe^{2+} , I^- et H_2S), le temps de mesure relativement long (Chailloux, 2003) les excluent d'une étude à haute fréquence.

L'analyse de ces sels nutritifs passe donc nécessairement par les dosages spectrophotométriques. Or la quantité d'eau interstitielle échantillonnée est souvent le facteur limitant le nombre d'analyses. Une étude à haute fréquence des variations des concentrations en sels nutritifs au cours du cycle de marée nécessite de ce fait une adaptation préalable des protocoles standards de dosage par spectrophotométrie des composés dissous (ammonium, phosphates et silicates) initialement établis pour des volumes important d'échantillon (de l'ordre de la dizaine de millilitres, voir Aminot & Chaussepied 1983) à des très faibles volumes (de l'ordre de 300 μl). La mesure des concentrations de nitrates et nitrites est plus complexe. Le dosage des nitrates nécessite entre autre le passage par une colonne d'oxydoréduction qui limite fortement la réalisation de ces dosages manuellement. Ces deux composés ne seront donc pas abordés lors de cette étude. La mise au point de tels protocoles de microdosage prend encore plus de sens dans le cas d'études menées dans des sédiments perméables où la faible porosité ne permet généralement de recueillir que de très faibles volumes d'eau interstitielle, généralement inférieurs à un cm^3 en profondeur. Il devient de ce fait difficile voire impossible de procéder à des mesures de composés dissous en réplicats et le regroupement de plusieurs tranches de sédiments provenant de carottes sédimentaires différentes est souvent nécessaire.

Après ce travail de mise au point méthodologique, ces protocoles de microdosage ont pu être utilisés pour réaliser une approche *in situ* de l'évolution la dynamique de composés dissous au

cours d'un cycle de marée. Cette étude s'est déroulée au cours des journées du 10 et 11 août 2006. Dans cette optique, deux approches distinctes et complémentaires ont été employées:

- La première approche consiste à suivre l'évolution des concentrations en sels nutritifs au sein de la masse d'eau surplombant l'estran. En effet, il est probable que le passage de cette masse d'eau au-dessus de l'estran lors du courant de flot s'accompagne de variations des concentrations des teneurs en éléments dissous (Jickells & Rae, 1998). Durant une durée totale de 25 h, des prélèvements réguliers d'eau de mer sont réalisés au niveau du front de marée à l'aide de bouteille graduée d'un litre dans une hauteur d'eau constante (30 cm) et ceci à une fréquence horaire. Ce prélèvement est ensuite fractionné en deux pour permettre la mesure des concentrations en sels nutritifs d'une part et l'enregistrement de différents paramètres hydrobiologiques d'autre part. Le dosage des composés dissous est réalisé en triplicat à partir de microvolumes. Grâce à ces nouveaux protocoles, chaque dosage ne nécessite désormais que 300 μ l d'échantillon (contre 20 ml pour l'ammonium, 15 ml pour les phosphates et 20 ml pour les silicates dans le cadre de dosages classiques en macrovolumes). De ce fait moins de 1 ml d'eau de mer suffisent amplement à la réalisation de l'ensemble des dosages. Les paramètres hydrobiologiques mesurés ici sont la température *in situ*, la teneur en chlorophylle *a* de l'eau ainsi que la teneur en Matière En Suspension (M.E.S). La concentration en chlorophylle *a* est mesurée par la méthode trichromatique de Lorenzen (1967) à partir d'un volume d'eau de mer de 250 ml tandis que la teneur en M.E.S. a été déterminée par pesées de filtres GF/C après filtration d'un volume d'eau de mer de 500 ml.

- En parallèle de ce suivi, une étude de la variabilité de la distribution verticale des composés dissous dans les eaux interstitielles a été réalisée. Des carottes sédimentaires de diamètre réduit (2,7 cm) ont donc été prélevées en un point fixe à différents moments clefs du cycle de marée : à la moitié de la marée montante, lors de l'arrivée de l'eau sur notre point de mesure, lors de l'étale de marée haute, lors du retrait de l'eau de notre point de mesure puis au milieu de la marée descendante suivante. Afin de pouvoir éventuellement comparer ces profils avec les données précédemment acquises, le point de prélèvement retenu correspond au haut de plage de Wimereux (50° 45' 905 N, 1° 36' 397 E), site déjà investigué lors des études spatiale et temporelle (voir Chapitres III et IV).

La Figure V-20 permet de replacer ces différents échantillonnages par rapport au cycle de marée. Les carottes sont immédiatement découpées sur une profondeur totale de 10 cm puis l'eau interstitielle est extraite par centrifugation et filtration ($3000 \text{ tours.min}^{-1}$, 4°C , 15 min). Pour permettre une description fine du gradient de concentration à l'interface eau-sédiment, la résolution verticale est de 5 mm sur les deux premiers centimètres puis une résolution centimétrique est adoptée pour le reste de la carotte. Les volumes d'eau interstitielle recueillis grâce à cette procédure sont faibles, de l'ordre de quelques ml, en particulier pour les centimètres les plus profonds. Cependant le protocole de dosage adapté aux microvolumes permet de réaliser l'ensemble des mesures (concentrations en ammonium phosphates et silicates) à partir de moins de 1 ml d'échantillon d'eau interstitielle.

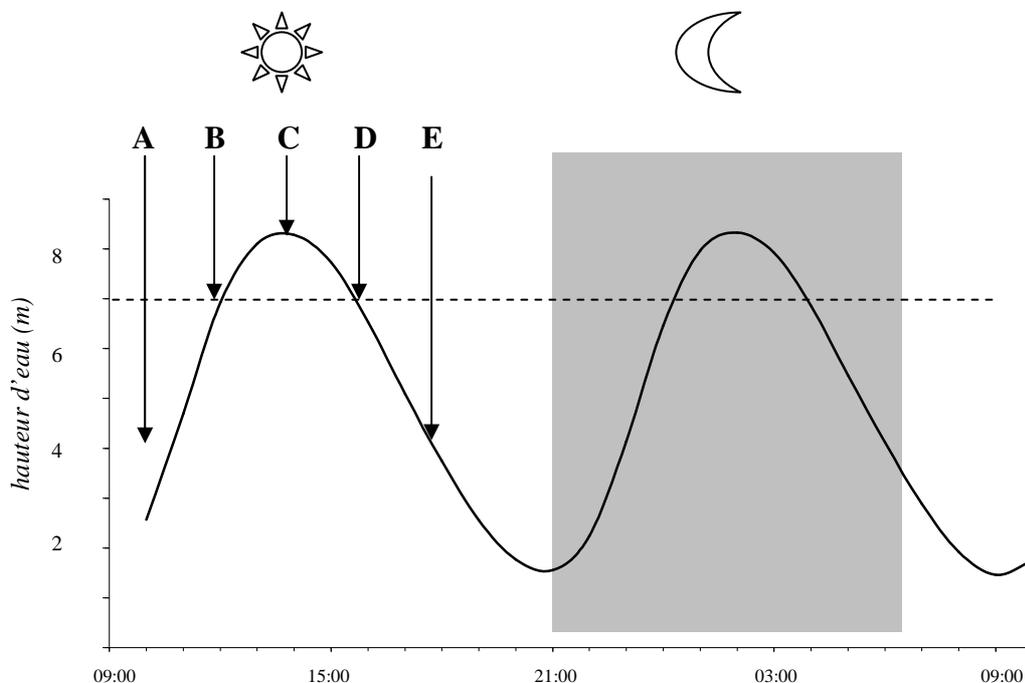


Figure V-20 : Marégramme du site de Wimereux pour les journées des 10 et 11 août 2006. La ligne pointillée représente le niveau bathymétrique du point retenu pour la réalisation des profils verticaux tandis que les flèches symbolisent les différents profils réalisés au cours de la journée (les profils sont réalisés à la moitié du flot (profil A), juste après l'immersion du point de mesure (profil B), lors de l'étale de marée haute (profil C), juste après le retrait de l'eau (profil D) et à la moitié du jusant (profil E). L'alternance jour/nuit est également figurée sur le schéma.

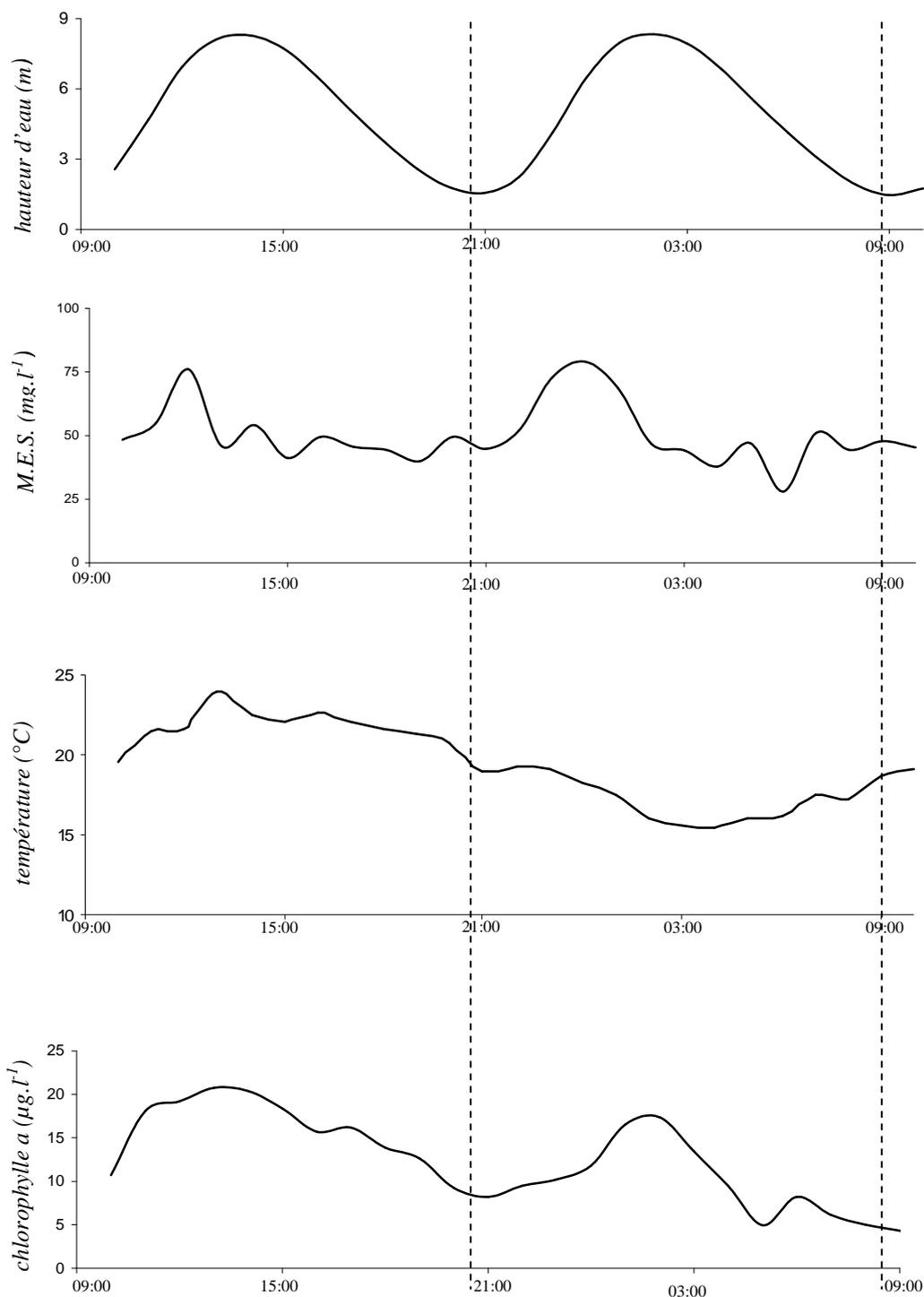


Figure V-21 : Evolution des différents paramètres hydrobiologiques (M.E.S., température et concentration en Chlorophylle a) au cours des journées des 10 et 11 août 2006. Le marégramme est également présenté.

2.2. Evolution de la masse d'eau côtière

a) Paramètres hydrobiologiques

Le suivi des paramètres hydrobiologiques présentés sur la Figure V-21 fait apparaître un patron de variation commun pour ces latitudes. L'estran sableux de Wimereux connaît deux cycles de marée par 24 heures. Le marnage au cours de ces deux cycles est de 7,6 m pour le premier cycle de marée et 8,1 m pour le second ce qui correspond à des coefficients de marée de 98 et 106 respectivement (l'étude s'est donc déroulée en période de vives-eaux). Aucune perturbation notable (pluie ou vent) n'est venue perturber le suivi.

La température de l'eau varie dans une gamme de températures comprises entre 15,5 °C et 24 °C, valeurs mesurées respectivement à 02 h et 12 h. Ces variations de températures ne montrent pas de relation particulière avec le cycle de marée, les valeurs extrêmes de température correspondant au zénith solaire et au milieu de la nuit. Le cycle de marée semble par contre avoir une influence sur la teneur en M.E.S. des eaux du front de mer. Ces M.E.S. varient entre 28,06 et 79,02 mg.l⁻¹, traduisant la turbidité importante des eaux surplombant l'estran. Ces valeurs sont conformes à celles reportées dans de précédents travaux menés dans les eaux de Manche Orientale (de 4,2 à 74,5 mg.l⁻¹ avec des valeurs importantes dans les eaux les plus côtières, Lafite *et al.*, 2000). Ces auteurs soulignaient également le lien étroit entre les quantités de M.E.S. mesurées et les phénomènes de remise en suspension induits par les cycles semi-diurnes de marée (période moyenne de 12,2 h). L'évolution horaire des ces teneurs en M.E.S. laisse apparaître deux pics distincts séparés par une période de 12 heures, avec des concentrations de 76,8 et 79,1 mg.l⁻¹, valeurs mesurées respectivement à 13 h et 01 h soit une heure avant les périodes d'étales de marée haute. En dehors de ces deux pics, les teneurs en MES varient peu mais restent néanmoins importantes, de l'ordre de 50 mg.l⁻¹.

Les teneurs en chlorophylle *a* témoignent également de la survenue d'événements de remise en suspension importants au cours du cycle de marée. Ces concentrations oscillent entre 4,1 et 20,2 µg.l⁻¹, les concentrations maximales correspondant aux étales de basse mer. Le contenu en chlorophylle *a* de la colonne d'eau augmente graduellement au cours de la période de flot, probablement sous l'effet de la remise en suspension des microphytes benthiques qui viennent alors augmenter le stock de chlorophylle *a* de la colonne d'eau.

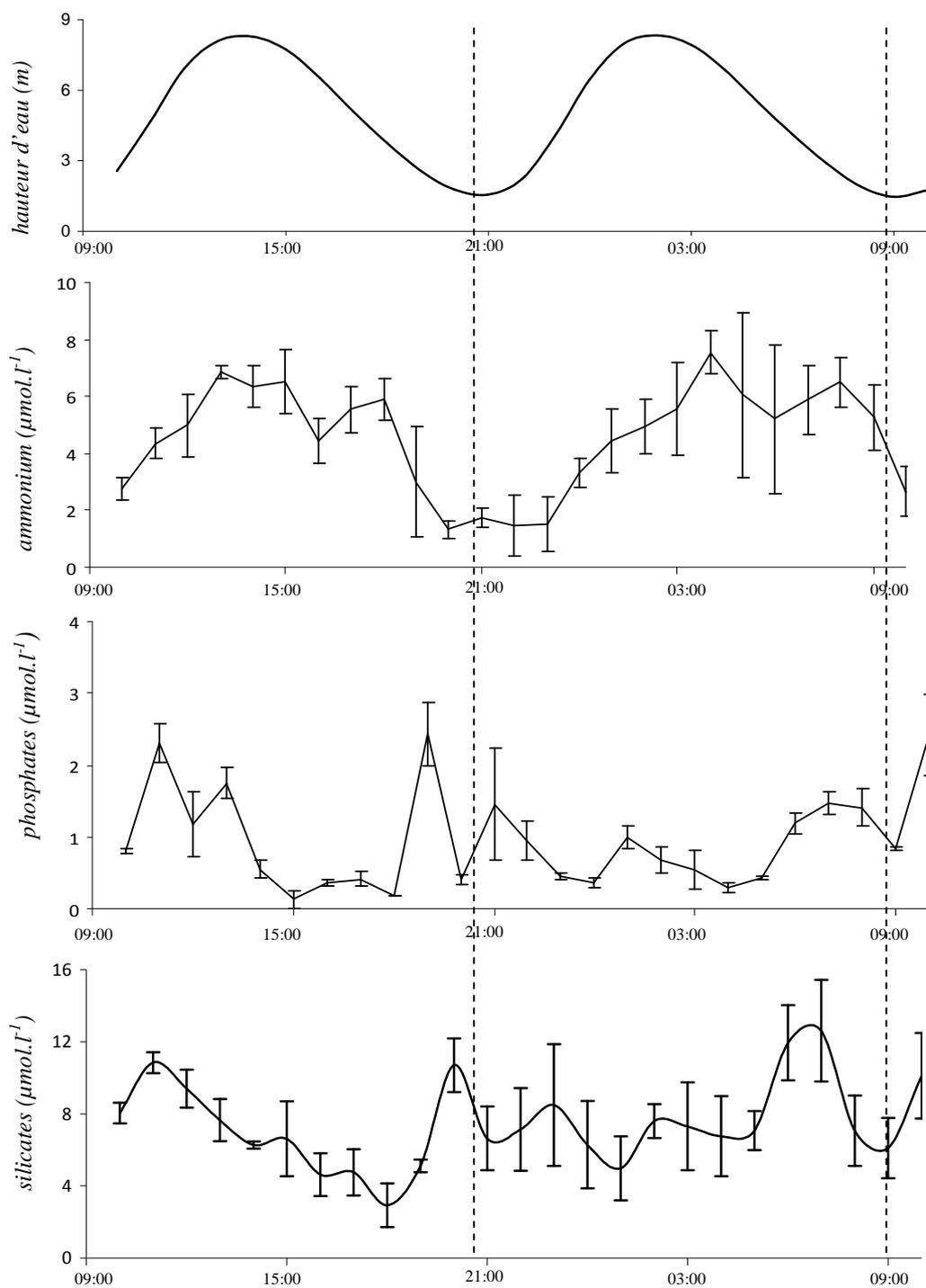


Figure V-22 : Evolution des concentrations en composés dissous dans la masse d'eau surplombant l'estran (ammonium, phosphates et silicates) au cours des journées des 08 et 09 août 2007. Le marégramme est également présenté.

Ces teneurs en chlorophylle *a* sont relativement élevées au regard des teneurs mesurées au plus large (par exemple, Schapira (2006) mesure au large des concentrations atteignant au maximum $10 \mu\text{g.l}^{-1}$). Il est également à noter que les concentrations de chlorophylle *a* sont généralement plus élevées en période diurne qu'en période nocturne (moyenne diurne : $13,5 \pm 5,4 \mu\text{g.l}^{-1}$; moyenne nocturne: $11,6 \pm 13,5 \mu\text{g.l}^{-1}$)

b) Composés dissous

La Figure V-22 présente l'évolution des teneurs en éléments dissous au sein de la masse d'eau surplombant l'estran. Les concentrations d'**ammonium** dissous affichent une variabilité forte au cours du cycle de marée. La gamme de variation s'étend de $1,3$ à $7,3 \mu\text{mol.l}^{-1}$, les teneurs minimales coïncidant approximativement avec les périodes d'étales de basse mer tandis que les teneurs maximales correspondent avec les étales de haute mer. Les teneurs en **phosphates** dissous ne semblent pas montrer d'évolution particulière au cours du cycle de marée. Ces teneurs demeurent faibles, comprises entre $0,1$ et $2,4 \mu\text{mol.l}^{-1}$. Les **silicates** dissous évoluent dans la gamme $2,9 - 12,6 \mu\text{mol.l}^{-1}$ au cours de ce suivi. Comme les phosphates, il semble difficile de relier l'évolution de ces teneurs en silicates et en phosphates au cycle tidal. Il semble néanmoins que les teneurs maximales de ces deux éléments correspondent aux périodes d'étales de basse mer.

Comme pour la teneur en chlorophylle *a*, les concentrations en éléments dissous mesurées dans la masse d'eau intertidale sont généralement plus élevées qu'au sein de la masse d'eau située plus au large. Ainsi Schapira (2006) mesure pour la période estivale des teneurs en ammonium atteignant au maximum $1 \mu\text{mol.l}^{-1}$, des teneurs en phosphates limitées à $0,6 \mu\text{mol.l}^{-1}$ et des teneurs en silicates inférieures à $1 \mu\text{mol.l}^{-1}$

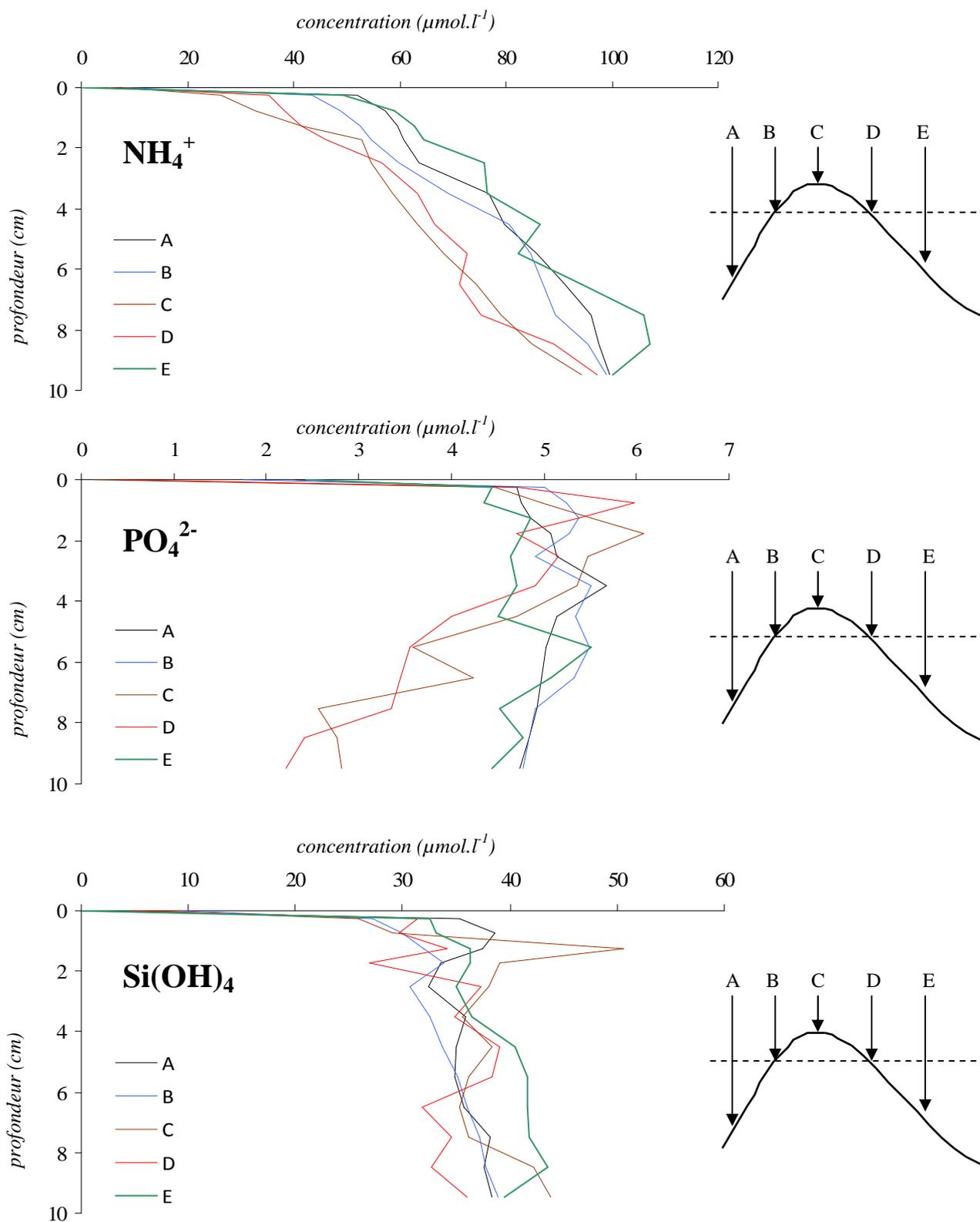


Figure V-23 : Evolution des profils verticaux en composés dissous au cours du cycle de marée. Les profils sont réalisés lors de l'étale de basse mer (en noir, profil A), juste après l'immersion du point de mesure (en bleu, profil B), lors de l'étale de marée haute (en marron, profil C), juste après le retrait de l'eau (en rouge, profil D) et lors de l'étale de marée basse suivante (en vert, profil E).

2.3. Profils de concentrations dans l'eau interstitielle

Les profils de concentrations des composés dissous montrent de manière globale une variabilité à une courte échelle de temps (rappelons ici que deux heures seulement séparent chaque profil). L'ensemble de ces profils est repris en Figure V-23.

Les profils d'**ammonium** sont tous caractérisés par une augmentation des concentrations avec la profondeur, allure généralement décrite par une régression linéaire entre la concentration et la profondeur. S'il est relativement difficile de distinguer une différence nette entre les profils, on peut néanmoins remarquer que les concentrations d'ammonium interstitiel au cours de la période d'immersion (profils C et D) sont nettement inférieures à celles mesurées au cours des périodes d'émersion (profils A, B et E), en particulier au niveau des centimètres superficiels. Les concentrations au niveau du premier centimètre varient ainsi de $51,2 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (profil A) à $26,2 \mu\text{mol.l}^{-1}$ (profil C). Au contraire, les concentrations mesurées en profondeur sont du même ordre de grandeur pour l'ensemble des profils (de $94,2$ à $100,1 \mu\text{mol.l}^{-1}$).

Les profils de **phosphates** montrent également une évolution au cours du cycle de marée. L'allure générale des profils semble varier en fonction de l'état d'immersion ou d'émersion du système sédimentaire. Ainsi seuls les profils obtenus à l'immersion (profils C et D) montrent un aspect classique avec un pic de subsurface et des concentrations faibles en profondeur. Notons que si l'amplitude de ce pic est semblable (6 à $6,1 \mu\text{mol.l}^{-1}$) sa position relative varie, passant de la tranche $0,5 - 1 \text{ cm}$ à marée basse à la tranche $2-3 \text{ cm}$ juste avant le retrait de l'eau. Les autres profils mesurés en état d'immersion se caractérisent par des concentrations relativement constantes sur toute la colonne sédimentaire, de l'ordre de $4,6$ à $5,3 \mu\text{mol.l}^{-1}$.

Dernier élément nutritif mesuré ici, les concentrations en **silicium** ont une évolution difficile à caractériser. Les gradients de concentrations sont très peu marqués et se distinguent par une homogénéité sur toute la profondeur, dans la gamme $30 - 40 \mu\text{mol.l}^{-1}$. Les modifications de la zonation verticale du silicium semblent affecter uniquement les centimètres superficiels, les concentrations en profondeur étant invariantes au cours du cycle de marée.

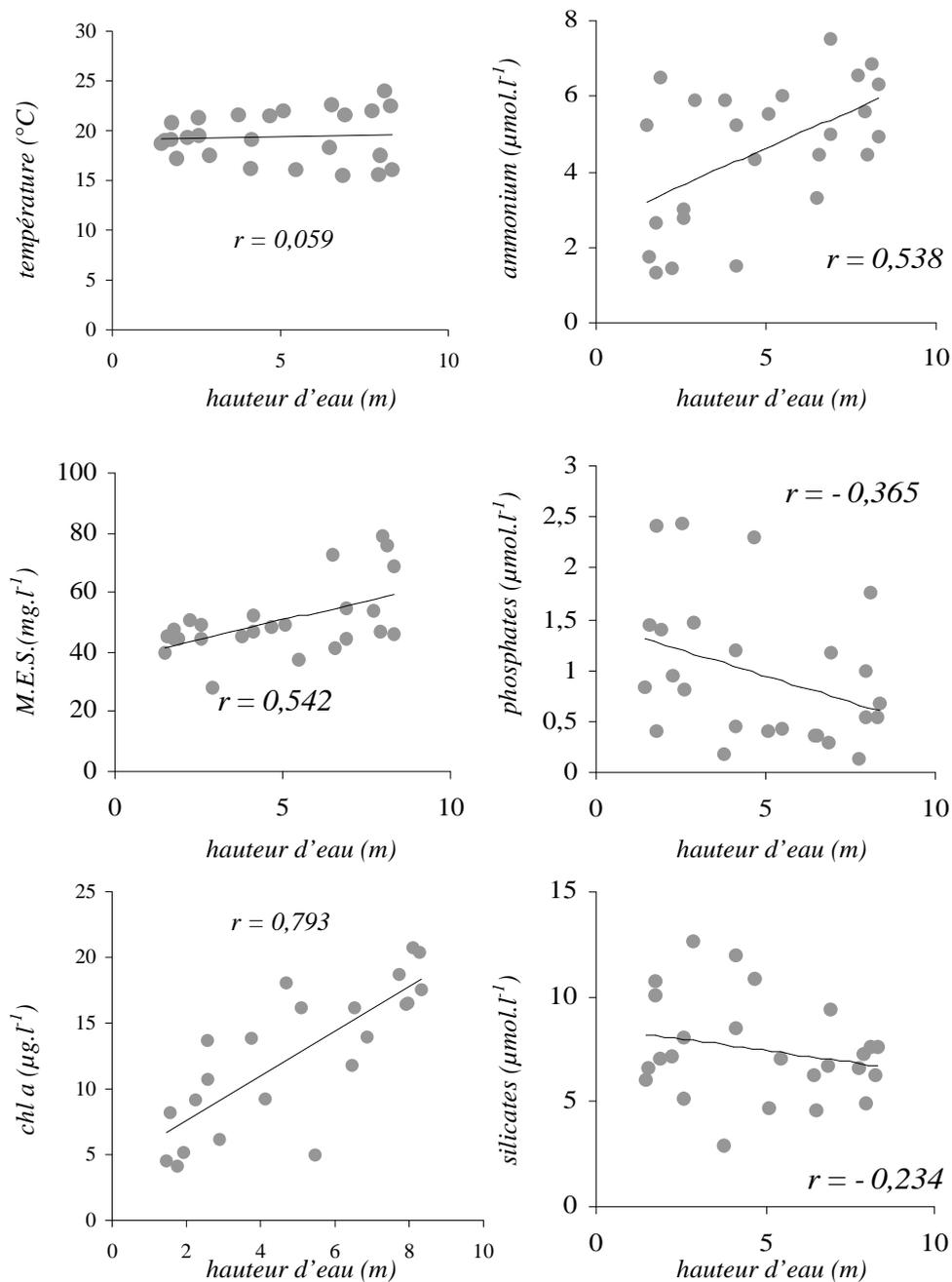


Figure V-24 : Relations entre la hauteur d'eau (en m, données SHOM) et les différents paramètres mesurés : Température, M.E.S., Concentrations en Chlorophylle a, en ammonium, en phosphates et en silicates. Les coefficients de corrélations de Pearson sont également indiqués.

La variation la plus notable est la présence d'un pic de concentration de $50,6 \mu\text{mol.l}^{-1}$ à proximité de l'interface lors de l'étale de haute mer (Profil C).

2.4. la marée: "chasse d'eau "des sédiments superficiels ?

a) la marée et la variabilité de l'environnement intertidal

La Figure V-24 tente d'explorer la possible liaison entre le cycle tidal (dont l'évolution est caractérisée par la hauteur d'eau - Données SHOM) et les différents paramètres enregistrés au cours des 25 h de suivi. Cette approche statistique confirme les observations déjà avancées à partir de l'observation des séries de données. Les seuls paramètres significativement corrélés avec la hauteur d'eau sont la teneur en MES ($r = 0,542$; $n=24$; $P<0,005$), la concentration en chlorophylle *a* ($r = 0,793$; $n=24$; $P<0,005$) ainsi que la concentration en ammonium dissous ($r = 0,537$; $n=24$; $P<0,005$). Bien que les relations liant le cycle tidal aux concentrations en phosphates et silicates ne soient pas significatives, le signe négatif du coefficient de corrélation pourraient indiquer des mécanismes régulant la dynamique de ces éléments soient fondamentalement différents de ceux régissant la dynamique de l'ammonium dissous. Les profils verticaux de ces deux éléments présentant peu de variations marquées au cours du cycle tidal, la discussion sur les effets éventuels de la marée sur les sédiments superficiels portera uniquement sur les données d'ammonium.

Le dépôt et la remise en suspension des couches les plus superficiels du sédiment au cours du cycle de marée sont des phénomènes bien connus. La remise en suspension intéresse les particules sédimentaires mais également le microphytobenthos qui colonise l'interface eau-sédiment (Delgado *et al.* 1991 ; de Jonge & Von Beusekom, 1992,1995). Cette remise en suspension des diatomées benthiques peut ainsi augmenter significativement la production primaire planctonique (Denis *et al.*, 1996 ; MacIntyre & Cullen, 1996). Bien que ces événements soient de nature stochastique et donc difficilement prévisibles, ils sont en général plus intenses au cours de la marée montante. Cette prédominance de la remise en suspension des couches superficielles du sédiment lors du courant de flot résulte principalement de la dissymétrie marquée entre les vitesses de flot et de jusant. A titre indicatif, la différence enregistrée entre les vitesses des courants de flot et de jusant en Mer du Nord est d'environ 52 % en marée de fort coefficient en faveur du courant du flot (vitesse moyenne du flot de 50 cm.s^{-1} contre une vitesse moyenne du jusant de 24 cm.s^{-1} , Sedrati,

2002). Bien que ne disposant pas ici de donnée sur l'évolution de la biomasse microphytobenthique dans le sédiment, l'augmentation des concentrations en chlorophylle *a* au cours du flot est un argument de poids pour supposer un apport significatif de microphytes en provenance du compartiment benthique.

A l'exception des silicates, il est également intéressant de noter que la variabilité des concentrations des substances dissoutes à l'échelle du cycle de marée est du même ordre de grandeur que la variabilité mesurée dans la colonne d'eau à l'échelle annuelle (données du suivi 2004-2006, voir Chapitre 4), comme présentés dans le Tableau V-II.

Tableau V-II : Comparaison de la gamme de variation des concentrations en composés dissous à l'échelle du cycle de marée (Δ marée, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) et à l'échelle annuelle (Δ annuelle, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$).

	NH_4^+	HPO_4^{2-}	$\text{Si}(\text{OH})_2$
Δ marée ($\mu\text{mol.l}^{-1}$)	1,33 – 7,3	0,12 – 2,42	2,92 – 12,61
Δ annuelle ($\mu\text{mol.l}^{-1}$)	1,14 – 8,01	0,09 – 1,79	2,39 – 22,17

b) Le "tidal flushing" : une vidange mécanique des sédiments superficiels

Outre leur action sur les particules sédimentaires, les mouvements de masses d'eau induits par le phénomène de marée affectent également le stock d'éléments nutritifs dissous dans la colonne d'eau. Outre une remise en suspension, de nombreux auteurs considèrent en effet qu'il se produit lors de l'arrivée de la marée un effet mécanique de vidange des composés dissous produits et accumulés dans les sédiments au cours de la période d'émersion (Caetano *et al.*, 1997 ; Rocha, 1998 ; Koop-Jacobsen & Gibblins, 2002). Une des conséquences les plus visibles de ce processus est l'augmentation graduelle des concentrations en ammonium dans la masse d'eau au fur et à mesure de sa remontée le long de l'estran lors du flot (Riaux-Gobain, 1983). Dans l'estuaire du Tage, Cabrita *et al.* (1999) ont pu mesurer un phénomène identique de relargage de matériel particulaire et dissous (ammonium notamment) lors de l'inondation des sédiments. Cette vidange des sédiments superficiels (nommée "tidal flushing") est nettement supérieure en importance aux simples échanges par diffusion moléculaire (estimés à partir des profils de concentrations). Ces auteurs estiment que ces derniers sont compris entre 0,3 et 6,6 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ alors que le relargage d'ammonium lors du flot peut lui être estimé entre 8,3 et 200 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Il convient cependant

de nuancer ces chiffres par la durée de ces différents processus. En effet le "*tidal flushing*" ne dure que quelques minutes tandis que les échanges diffusifs perdurent en théorie durant toute la durée d'immersion. Toujours selon ces auteurs, le phénomène se répète invariablement quelle que soit la position le long de l'estran avec cependant une intensité plus importante sur le haut de l'estran. Enfin ils notent que cette évacuation mécanique des composés dissous accumulés dans le sédiment n'est apparemment pas immédiate et semble se produire 5 minutes après le début de l'inondation. Nos mesures vont également dans ce sens puisque les profils B réalisés juste après l'arrivée du front de marée ne se différencient pas des profils réalisés à marée basse.

L'observation des profils d'ammonium confirme ces hypothèses : les concentrations en ammonium dans le premier centimètre passent de $50,9 \mu\text{mol.l}^{-1}$ lors de l'étale de marée basse à $26,4 \mu\text{mol.l}^{-1}$ en période d'étale de marée haute soit une diminution relative de 52 % du stock d'ammonium. Lors de mesures *in situ* similaires, Rocha & Cabral (1998) avaient déjà enregistré une chute de l'ordre 75 % du stock de composés dissous azotés lors de l'inondation de sédiments intertidaux. L'action de vidange des composés dissous ne semble pas affecter uniformément l'ensemble de la colonne sédimentaire. Ainsi les variations temporelles sont beaucoup plus marquées dans les premiers centimètres qu'en profondeur comme l'illustre la Figure V-25.

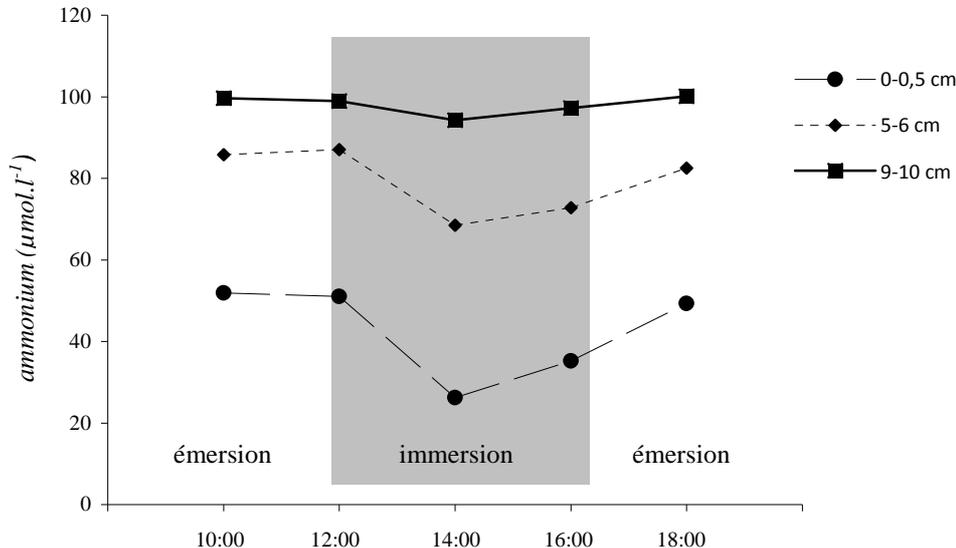


Figure V-25 : Variations des concentrations en ammonium au cours du cycle de marée à différentes profondeurs. La période d'inondation de notre point de mesure est figurée en grisé.

Bien que l'inondation des sédiments entraîne une diminution des teneurs en ammonium à toutes les profondeurs, cette diminution est respectivement de 52 % au niveau 0 – 0,5 cm, 20 % au niveau 5-6 cm et seulement 5 % au niveau 9-10 cm. Nos résultats concordent avec ceux de Koop-Jacobsen & Gibblins (2002) qui mesurent également que l'effet de vidange est plus intense dans le

premier centimètre, où 50 % de l'ammonium disponible est perdu. Ces auteurs mesurent également une large décroissance de la "tidal flushing" avec la profondeur puisque seuls 10 % de l'ammonium disponible est relargué à 10 cm.

L'importance de ces processus de circulation de l'eau au sein des sédiments dépend fortement de la texture de ces derniers. Kuwae *et al.* (2003) suggèrent que les effets mécaniques des infiltrations d'eau de mer sur les sédiments seraient fonction de leur degré de saturation en eau (qui dépend directement de la nature de ceux-ci). Ainsi ces auteurs ne mesurent pas de variations significatives des profils verticaux d'ammonium aux cours du cycle tidal au sein d'environnements vaseux, ce qu'ils expliquent par le fait que ces sédiments soient encore saturés en eau lors de l'arrivée du front de marée ce qui limite fortement l'intrusion de l'eau de mer.

L'ensemble des observations sur l'ammonium vient confirmer le schéma de circulation de l'eau dans un sédiment perméable au cours du cycle tidal récemment proposé par Billerbeck (2006) et repris en Figure V-26. Selon cet auteur, l'alternance des cycles d'immersion et d'émersion aboutit à la mise en place de deux modalités distinctes de circulation de l'eau interstitielle qui agissent à des échelles de temps et d'espace différentes.

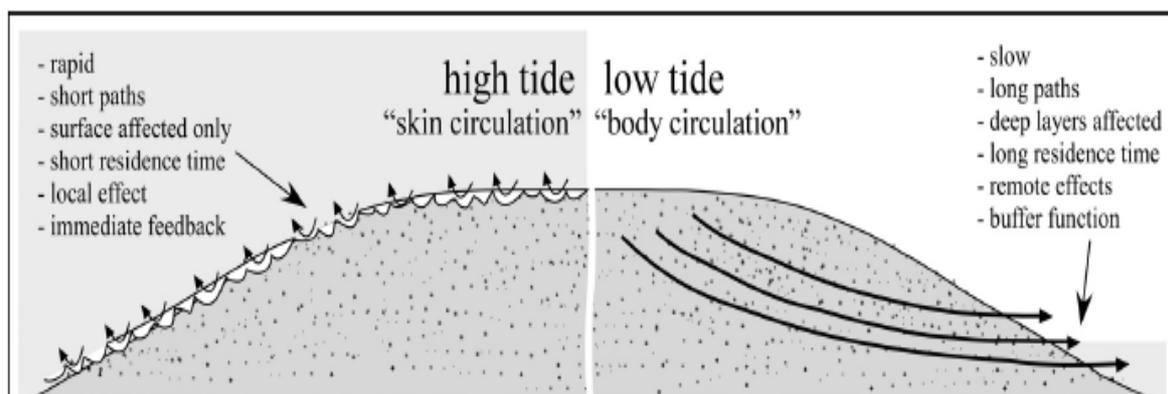


Figure V-26 : Schéma théorique de circulation de l'eau dans un sédiment perméable au cours du cycle de marée (d'après Billerbeck, 2006).

Au cours des périodes d'immersion, l'interaction entre le courant de flot (généralement plus intense que celui de jusant) et la microtopographie de l'interface eau-sédiment résulte dans la formation d'un courant circulaire au niveau des centimètres les plus superficiels ("skin circulation"). Ce courant entraîne un apport de matière organique potentiellement dégradable par les organismes minéralisateurs ainsi que le relargage des composés dissous produits et accumulés

au cours de l'émersion. Les échelles spatiales de ces "*skin circulation cells*" seraient de l'ordre du centimètre tandis que les échelles temporelles impliquées seraient comprises entre l'heure et la journée. Les variations des concentrations en composés dissous au niveau de ces cellules reflètent principalement les variations de l'hydrodynamisme au cours du cycle tidal.

Il existe également un processus de filtration de l'eau à travers les sédiments perméables lors du jusant. Ce drainage de l'eau à marée basse intéresse la totalité de la colonne sédimentaire ("*body circulation*") et permet la filtration de larges volumes d'eau. Par exemple, pour une plage de la mer de Wadden d'une surface de 700000 m² (relativement proche de celui de la plage Wimereux que l'on peut estimer à environ 650000 m²), Billerbeck *et al.* (2007) mesurent des taux de filtration à l'émersion compris entre 2,4 et 4,2 l.m⁻².d⁻¹ ce qui équivaldrait à des volumes d'eau entre 168000 et 294000 l filtrés lors de chaque cycle tidal. Les échelles spatiales concernées par ce processus sont de l'ordre de la dizaine à la centaine de mètres et, du fait de la vitesse faible de ce processus, le temps de résidence de l'eau est compris entre l'année et la dizaine d'année.

c) Les modifications physico-chimiques du sédiment

Enfin, outre les effets mécaniques dus aux infiltrations d'eau de mer, certains auteurs expliquent pour partie le phénomène de "*tidal flushing*" par des modifications de nature physico-chimiques. En effet dans les sédiments, un équilibre dynamique existe entre l'ammonium dissous dans l'eau interstitielle et l'ammonium adsorbé sur les particules organiques et inorganiques (Rosenfeld, 1979 ; Laima, 1992 ; Hou *et al.*, 2003). On a coutume d'exprimer le ratio entre ces deux stocks d'ammonium par le paramètre sans unités K_D (Mackin & Aller, 1984). La détermination de ce ratio n'est cependant pas si facile. En effet la simple méthodologie de détermination des différents pools d'ammonium dans les sédiments est encore sujette à discussion. De nombreuses études limitent ces stocks d'ammonium à deux : ammonium dissous dans l'eau interstitielle et ammonium lié (le plus souvent mesuré après une extraction via le KCl). Cependant Laima (1992) montre l'existence d'un troisième pool d'ammonium (ammonium fortement lié) dont la mesure nécessite de multiples extractions au KCl.

De nombreux facteurs peuvent influencer ce rapport K_D . On citera la salinité dont la diminution favorise la libération d'ammonium (Rysggard *et al.*, 1995 ; Hou *et al.*, 2003), la température dont les variations expliquent les variations saisonnières du rapport K_D (Laima, 1991,1992) mais également les conditions redox des sédiments. Ainsi Morse & Morin (2006) ont pu montrer récemment que des conditions anoxiques favorisent la part d'ammonium échangeable

par rapport à l'ammonium fortement lié (rappelons ici que nos précédentes études suggèrent une anoxie plus ou moins importante des sédiments superficiels lors de l'inondation – voir Chapitre V-1). Une des conséquences de l'action des conditions redox sur le ratio K_D est que l'adsorption de l'ammonium sur les sédiments va également varier le long de la colonne sédimentaire. Koop-Jacobsen & Gibblins (2002) mesurent par exemple que dans la zone 0-5 cm, plus de 50 % de l'ammonium relargué lors de l'inondation pourrait provenir du stock d'ammonium adsorbé. Dans le premier centimètre, cette proportion attendrait 95 %

Certains auteurs imputent pour partie le fort relargage d'ammonium lors de l'inondation des sédiments à une modification de l'équilibre réversible ammonium adsorbé/ammonium échangeable (Mackin & Aller, 1984 ; Caetano *et al.*, 1997). Selon le schéma de circulation présenté en Figure V-24, cette désorption de l'ammonium concerne les sédiments les plus superficiels mais peut également affecter les particules sédimentaires remises en suspension par le courant de flot. Cependant il est difficile de quantifier les parts respectives de l'action mécanique de l'infiltration d'eau et des modifications physico-chimiques des sédiments dans les processus de relargage d'ammonium (Tokunaga *et al.*, 2007). Ainsi pour Fanning *et al.* (1982) les échanges diffusifs d'ammonium dominant largement les processus d'apports en ammonium mais Morin & Morse (1999) attribuent jusqu'à 2/3 du relargage d'ammonium aux processus de désorption. En se basant sur la différence de concentration en ammonium avant et après l'inondation, Koop-Jacobsen & Gibblins (2002) calculent un relargage d'ammonium au cours du cycle tidal de $18,6 \text{ mmol.m}^{-2}$ équivalent à un renouvellement de 37 % du stock total d'ammonium contenu dans les 10 premiers centimètres de sédiment. Pour ces auteurs, 80 % de cet ammonium relargué proviendrait de processus de désorption.

III - EN RESUME...

Ce chapitre se proposait de décrire les variations à l'échelle du cycle de marée des principaux composés dissous (oxygène et sels nutritifs) en zone intertidale, zone d'interface par excellence.

Les mouvements des masses d'eau au-dessus de l'estran représentent à l'évidence un forçage majeur du domaine intertidal, au moins du point de vue de l'environnement biogéochimique. Du fait de leur forte perméabilité, les sédiments sableux (qui dominent quantitativement la zone intertidale) sont particulièrement sensibles à ce forçage tidal. Des changements brutaux interviennent au cours de ce cycle, tant au niveau des conditions d'oxygénation des sédiments superficiel que du contenu des sédiments en espèces dissoutes. Cependant les phénomènes observés, notamment sur l'oxygène ne sont pas transposable à l'ensemble des sédiments perméables intertidaux. En effet, d'autres facteurs comme le degré d'exposition de la plage viennent moduler l'impact du cycle tidal. La dynamique de l'oxygène observée à l'immersion dans les sables battus de Wimereux est à l'opposé de celle des sédiments abrités de la plage de Cassy.

D'une manière générale, la dynamique de la minéralisation benthique est profondément affectée par la marée tant au niveau de l'oxygène de sels nutritifs dissous. La variabilité mesurée à cette échelle est pratiquement du même ordre de grandeur que la variabilité mesurée à l'échelle annuelle.

CHAPITRE VI

Conclusion générale et perspectives

CHAPITRE 6

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Le rôle prépondérant des zones côtières dans les grands cycles biogéochimiques en général, et dans le cycle du carbone en particulier n'est plus aujourd'hui à démontrer (Gattuso *et al.*, 1998 ; Gazeau *et al.*, 2004). Cependant notre connaissance de ces cycles biogéochimiques et notamment de la dynamique des échanges aux interfaces est encore incomplète. Les **sédiments perméables**, bien que dominant quantitativement la surface des zones côtières demeurent encore peu étudiés, au moins du point de vue des processus biogéochimiques.

Deux principales raisons peuvent être invoquées pour expliquer ceci. Ces sédiments combinent à la fois un faible contenu en matière organique (Bergamaschi *et al.*, 1997) et une faune benthique peu abondante (Cabioch & Gentil, 1997 ; Lastra *et al.*, 2006). De ce fait ces sédiments perméables étaient hâtivement considérés comme biogéochimiquement inactifs, d'où leur qualification de "*déserts biogéochimiques*" (Middelburg *et al.*, 2005 ; Rao *et al.*, 2007). Par opposition, les sédiments vaseux cohésifs faisaient l'objet de toutes les attentions de la part des biogéochimistes. Au début des années 1990, quelques travaux sont cependant venus modifier la vision que nous avons de l'importance fonctionnelle de ces milieux, en soulignant que (i) les taux de minéralisation de ces sédiments étaient généralement sous-estimés (Dauwe *et al.*, 2001 ; Reimers *et al.*, 2004 ; Jahnke *et al.*, 2005) et que (ii) même si ces taux demeuraient plus faibles que ceux des environnements cohésifs, ce handicap était largement compensé par le fort taux de renouvellement de l'eau interstitielle qui alimente sans cesse les transformations biogéochimiques (Huettel & Rusch, 2000 ; Janssen *et al.*, 2005). Les sédiments perméables sont donc passés en quelques années du statut de déserts géochimiques à celui de filtres biocatalytiques. Malgré ces découvertes, les études sur ces milieux particuliers restent toujours limitées car un grand nombre de contraintes demeurent : techniques et échelles de mesures inadéquates, difficultés de prélèvements, modèles numériques insuffisants...

On peut encore compliquer ce constat en se plaçant dans la zone de **balancement des marées**. Bien que son rôle d'interface préférentielle entre continent et océan justifie pleinement son étude, sa complexité intrinsèque freine souvent l'ardeur des scientifiques (Jickells & Rae,

1997). Tout comme l'étude des environnements cohésifs a longtemps pris le pas sur l'étude des sédiments perméables, les travaux actuels se focalisent sur les sédiments perméables subtidaux plutôt qu'intertidaux. Il est paradoxalement plus facile d'étudier des sables situés à 100 m de profondeur que ceux situés devant nos yeux. Ainsi, à notre connaissance aucune étude ne présente la dynamique à l'échelle annuelle des échanges à l'interface eau-sédiment dans les sédiments perméables intertidaux.

Dans cette optique, le travail présenté dans ce mémoire proposait de décrire les processus de recyclage de la matière organique au niveau de la zone intertidale de la Manche Orientale. Le choix de cette zone d'étude s'est révélé pertinent à plus d'un titre puisqu'on y rencontre les principaux forçages susceptibles d'influencer la dynamique biogéochimique : apports de matière organique (en relation avec le bloom de *Phaeocystis globosa*), nature sédimentaire, impact des vagues et/ou de la marée... Si les sédiments envasés de l'estuaire de la Canche affichent les plus forts taux de minéralisation mesurés dans cette étude, les sédiments perméables ont montré (i) des taux de minéralisation non-négligeables et surtout (ii) une réponse quantifiable aux apports de matière organique. De ce fait, et bien que conscient de la sous-estimation des taux de réactions inérrante aux limitations méthodologiques, la dynamique des flux benthiques de la plage de Wimereux a été mesurée à au cours d'une période de deux ans. Des modifications profondes de l'équilibre entre les réactions diagénétiques peuvent être mises en évidence, notamment au niveau du cycle de l'azote. L'action des forçages physiques caractéristiques de la zone intertidale (régime hydrodynamique et marée) a également pu être vérifiée tant du point de vue de l'oxygène que des différents sels nutritifs.

Le couplage entre les processus de reminéralisation benthique et les processus de production pélagique représente un élément clef du fonctionnement des écosystèmes côtiers (Rowe *et al.*, 1975 ; Vidal & Morgui, 2000 ; Lesen, 2006). De nombreuses observations *in situ* comme en laboratoire démontrent que les blooms phytoplanctoniques sont des périodes intenses de l'expression du **couplage benthopélagique** (Graf *et al.*, 1992 ; Hansen & Blackburn, 1992 ; Overnell *et al.*, 1995). Considérant de plus que les phénomènes d'efflorescence phytoplanctonique sont rencontrés dans le monde entier, y compris dans des environnements fortement oligotrophes comme la Méditerranée (Garcès *et al.*, 1999) ou sous la banquise arctique (Gradinger, 1996), une question se pose : **la dynamique de minéralisation observée à l'échelle annuelle en Manche Orientale peut-elle être généralisée à d'autres contextes écologiques comparables ?**

Au niveau de la baie de San Francisco, Grenz *et al.* (2000), mettent en évidence une dynamique similaire à celle observée à Wimereux : la sédimentation de bloom printanier de diatomées s'accompagne d'une augmentation des flux d'oxygène et d'ammonium tandis que les flux de nitrates s'inversent, passant d'une consommation globale de cet élément par le sédiment à un relargage significatif. Au-delà des similitudes apparentes avec nos observations, les hypothèses avancées par ces auteurs diffèrent quelque peu des nôtres. Ils avancent un effet une régulation des flux benthiques par les concentrations en sels nutritifs de la colonne d'eau. Le bloom de diatomées interviendrait en amont en épuisant les stocks de sels nutritifs d'où une stimulation des échanges diffusifs.

Plus proches géographiquement de la Manche Orientale, Jensen *et al.* (1990) décrivent les effets des blooms phytoplanctoniques au niveau de la baie d'Aarhus (Mer du Nord). Ces auteurs observent, outre une stimulation de la demande benthique en oxygène, une inversion des flux de nitrates qui passent d'un relargage de cet élément avant les dépôts à une consommation de nitrate par les sédiments. Ce processus est expliqué par l'ambivalence des processus de nitrification et dénitrification vis-à-vis de l'oxygène : la consommation accrue d'oxygène par les bactéries du sédiment vient en même temps inhiber la nitrification et augmenter la dénitrification d'où un pompage massif de nitrates par le sédiment. Les mêmes observations sont faites par Overnell *et al.* (1995) qui concluent que du fait de l'activité des microorganismes, les sédiments du Loch Linnhe (Ecosse) se comportent comme un puits d'azote lors de la sédimentation de phytodétritus, ce qui va à l'encontre de nombreuses études qui établissent que les sédiments se comportent lors de tels évènements comme une source d'azote (Dollars *et al.*, 1991 ; Sundback *et al.*, 2003).

C'est à nouveau une modification du métabolisme bactérien qui est invoquée par Hall *et al.* (1996) pour expliquer la faible corrélation à l'échelle annuelle entre les évolutions des flux benthiques et le contenu en carbone organique des sédiments du Skagerrak (Mer du Nord). Ces modifications aboutiraient à une immobilisation temporaire de l'azote et du phosphore dans la biomasse bactérienne. Seul les flux d'oxygène (c'est à dire la respiration des sédiments) et les flux de silices (qui ne dépendent pas des processus de minéralisation) montrent une relation mesurable avec les évènements de sédimentation des diatomées pélagiques.

La comparaison de ces études avec les résultats présentés dans ce mémoire reste cependant entachée d'une différence importante : la majorité de ces études sur les conséquences des blooms phytoplanctoniques découlent de mesures effectuées sur des sédiments vaseux à sablo-vaseux. De manière générale, l'accumulation des matériaux particuliers y est favorisée par une réduction de l'hydrodynamisme (Incera *et al.*, 2003) et ce constat s'applique à la sédimentation des blooms

phytoplanctoniques comme aux particules sédimentaires. De ce fait, les zones d'accumulation de phytodétritus correspondent préférentiellement à des sédiments plus ou moins envasés où le forçage hydrodynamique est réduit. Il en découle le raisonnement bien connu : moins d'hydrodynamisme implique des sédiments plus fins, des sédiments plus fins favorisent l'accumulation de la matière organique, l'accumulation de matière organique stimule les processus de minéralisation et ainsi de suite. Ce lien étroit entre hydrodynamisme, texture sédimentaire et minéralisation est d'ailleurs mis en exergue par l'étude spatiale présentée au cours du Chapitre III, les plus forts taux de minéralisation étant systématiquement mesurés dans les sédiments envasés de l'estuaire de la Canche.

Après cette courte revue bibliographique et malgré les limites de ces comparaisons, on pressent néanmoins que la réponse à apporter à notre interrogation première est négative. La réaction du système benthique aux apports de matière organique résulte d'une combinaison importante de facteurs environnementaux. Etablir une typologie de réponse du système benthique aux évènements de blooms phytoplanctoniques se révèle une tâche ardue. Comme l'affirmaient déjà Grenz *et al.* (2000) :

“As a final comment we note that these principles of linkage between bloom dynamics and benthic nutrient regeneration are not general [...] Clearly, the linkages between algal production/deposition and sediment nutrient cycling vary among and within coastal ecosystems, depending on features such as the redox conditions of bottom waters, pathways of mineralization, vertical and horizontal transports of organic matter and geochemical properties of the sediments “

Face à cette grande variété de situations et de réponses, une seconde question se pose : **peut-on néanmoins identifier le ou les forçages dominants régissant le recyclage de la matière organique en zone intertidale ?**

Les travaux de Boon *et al.* (1999) permettent peut être de fournir une partie de la réponse à cette interrogation. En cherchant à mettre en évidence des différences de fonctionnement entre des zones d'accumulation et de dispersion de matière organique, ces auteurs se sont retrouvés face à une incompréhension : l'une de leur station, caractérisée par un sédiment de type vaseux, relativement riche en matière organique et connue pour subir des dépôts importants affichait des demandes benthiques en oxygène extrêmement faibles. Le paradigme liant la nature sédimentaire et l'intensité de la minéralisation est donc mis en défaut. Parmi les hypothèses retenues pour expliquer cette contradiction, le rôle du **régime hydrodynamique** était avancé.

Cette action de l'hydrodynamisme sur le fonctionnement biogéochimique est cependant difficile à caractériser sur le terrain, l'hydrodynamisme étant lui-même difficilement caractérisable *in situ*, particulièrement en zone intertidale (Trowbridge & Elgar, 2001). Les approches retenues consistent donc le plus souvent à opposer des sites avec régimes hydrodynamiques fortement contrastés (Osinga *et al.*, 1995 ; Lohse *et al.*, 1996 ; Boon *et al.*, 1998,1999). Nous pouvons nous livrer au même exercice en opposant les sables exposés de Wimereux aux sables protégés de la baie du Mont Saint-Michel. Des données de flux à l'interface eau-sédiment ont été acquises dans le cadre du programme PNEC "Baie du Mont Saint-Michel". Ces mesures ont par ailleurs été effectuées à l'aide du même dispositif d'incubation ce qui simplifie la comparaison. Le site échantillonné se situe au niveau du haut de plage de la commune de Cherrueix et présente des caractéristiques fortement semblables au site de Wimereux : sédiments sableux, porosité comparable ainsi que l'occurrence d'un bloom phytoplanctonique au printemps. Les moyennes saisonnières de flux benthique de ces deux zones sont présentées en Figure VI-1.

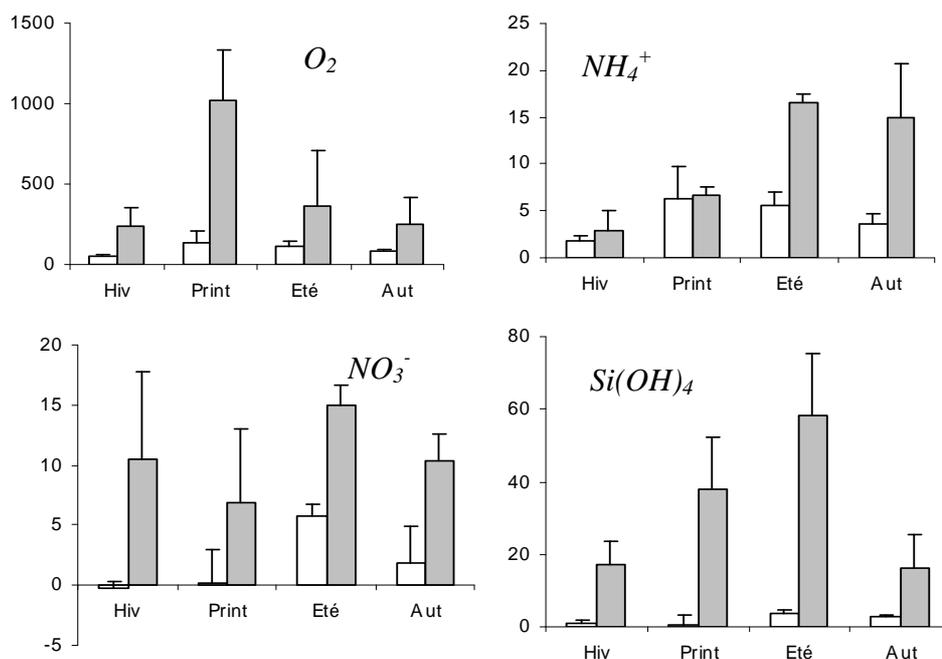


Figure VI-1 : Comparaison entre les différents flux benthiques (ordonnées, en $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) mesurés à Wimereux au cours du suivi 2004/2006 (blanc) et en baie du Mont Saint-Michel au cours des campagnes PNEC (gris).

Sans se lancer dans une comparaison exhaustive des deux jeux de données, on peut remarquer que de manière générale, les flux mesurés en baie du Mont Saint-Michel sont plus intenses qu'à Wimereux, quel que soit l'élément considéré. De plus, mis à part l'oxygène, la dynamique saisonnière diffère également entre les deux sites, les périodes de flux maximaux correspondant à la période estivale en baie du Mont Saint-Michel tandis qu'il a été établi au cours du Chapitre IV que ces flux étaient maximaux à Wimereux en période printanière.

Des différences de nature sédimentaire et/ou de températures ne peuvent cependant pas expliquer une telle différence entre les deux sites. Seul le régime hydrodynamique diffère nettement entre ces zones d'étude. Si la plage de Wimereux est caractéristique des milieux sableux battus (Spilmont *et al.*, 2005), la situation en fond de baie du site de Cherrueix lui confère un hydrodynamisme réduit (Orbi & Salomon, 1988).

La réponse des systèmes sédimentaires vis à vis du forçage hydrodynamique est ambivalente. A petite échelle, son action vient stimuler les processus de minéralisation mais son action prolongée va limiter les accumulations de matière organique ainsi que le relargage des produits de minéralisation.

- A des échelles de temps relativement courtes, les courants de fond engendrés par le vent viennent influencer les processus de recyclage selon des mécanismes déjà discutés au cours du Chapitre V. On assiste ainsi à une intensification des flux advectifs d'eau interstitielle (Lohse *et al.*, 1996 ; Huettel *et al.*, 1996) se traduisant par un apport de matière organique pour les organismes minéralisateurs (Rusch *et al.*, 2006) et une intensification des processus de minéralisation. L'hydrodynamisme peut également agir directement sur le taux de filtration des sédiments sableux. Precht & Huettel (2003) ont récemment calculé une forte décroissance du taux de filtration des sédiments perméables avec la hauteur d'eau (z), observation qu'ils formalisent d'ailleurs par la relation suivante :

$$\text{Taux filtration sable} = 1000 \times e^{-0,045 \times z}$$

Bien que cette relation se base sur peu d'observations, Middelburg & Soetaert (2004) remarquent que le terme exprimant la décroissance de la filtration avec la profondeur ($0,045 \text{ m}^{-1}$) concorde relativement bien avec les coefficients de décroissance des échanges diffusifs due l'action des vagues donnés par Rield *et al.* (1972) (ces coefficients s'échelonnent de $0,15 \text{ m}^{-1}$ à $0,03 \text{ m}^{-1}$ pour des périodicités de vagues variant de moins de 6 s à plus de 13 s). La décroissance des processus de minéralisation avec la profondeur résulterait donc d'une réduction de l'hydrodynamisme (et donc du taux de filtration) au large.

Il faut cependant garder à l'esprit que de nombreuses incertitudes demeurent sur l'importance réelle de ces phénomènes. Ces processus particuliers, propres aux sédiments perméables et se déroulant à des échelles de temps très courtes sont en effet difficilement quantifiables lors d'études *in situ* (Malan & McLachlan, 1991 ; Kuwae *et al.*, 2006) et la majeure partie des travaux sur les relations entre hydrodynamisme et flux découlent de travaux expérimentaux et/ou de modélisation.

- L'action du régime hydrodynamique peut également se ressentir à une plus grande échelle de temps. Un régime moins violent comme celui rencontré en baie du Mont Saint-Michel favorise les accumulations de matière organique mais également des composés dissous produits par sa dégradation, ce qui laisse supposer que les échanges diffusifs prévalent dans ce type de systèmes plus abrités. La comparaison des coefficients de corrélation entre flux benthiques et variables hydrologiques rend bien compte de cette dominance des processus de diffusion (Tableau VI-I). Alors qu'aucun flux n'est corrélé avec les concentrations dans la colonne d'eau à Wimereux, les flux d'ammonium mais surtout de silice (qui rappelle le, n'est pas impliquée dans les réactions diagénétiques) sont significativement corrélés avec la concentration dans l'eau surnageante.

Tableau VI-I : Comparaison des coefficients de corrélation de Pearson calculés à Cherrueix ($n=12$) et à Wimereux ($n=30$) entre les flux totaux de sels nutritifs et différents paramètres ($C_{\text{eau fond}}$, concentrations de l'eau de fond en sels nutritifs ; $Temp$, température de l'eau). Les coefficients significatifs ($P < 0,05$) sont indiqués en gras.

	Cherrueix		Wimereux	
	$C_{\text{eau fond}}$	$Temp$	$C_{\text{eau fond}}$	$Temp$
O_2	0,431	0,327	0,019	0,279
NH_4^+	0,527	0,402	-0,365	0,188
NO_3^-	0,058	0,318	0,199	0,702
PO_4^{2-}	-0,046	-0,157	-0,164	0,176
$Si(OH)_4$	0,663	0,881	0,088	0,667

Ce type de systèmes semi-fermés est généralement le siège d'un relargage important de sels nutritifs. Cowan *et al.* (1996) remarquaient déjà que Mobile Bay (Alabama) représentait une source importante de sels nutritifs. Une régression multiple a montré que les concentrations de la colonne d'eau et la température (paramètres intimement liés aux flux diffusifs) expliquaient mieux la dynamique annuelle que les apports en carbone organique.

La caractéristique fondamentale de la zone intertidale est évidemment l'action du **phénomène de marée**. On a ainsi pu voir au cours du Chapitre V que cet évènement est générateur de changements brutaux de l'environnement biogéochimique des sédiments. Bien que de nombreux auteurs décrivent une réoxygénation des sédiments au cours de l'immersion (Billerbeck *et al.*, 2007), l'exemple de la plage de Cassy dans le bassin d'Arcachon montre que ce mécanisme est vraisemblablement conditionné par l'hydrodynamisme. Le mouvement des masses d'eau au-dessus de l'estran est également responsable de l'évacuation des composés dissous (eux même issus des processus de recyclage de la matière organique) qui viennent alors alimenter la colonne d'eau en sels nutritifs (Riaux-Gobin, 1983 ; Caetano *et al.*, 1997 ; Koop-Jacobsen & Gibblins, 2002). Enfin n'oublions pas que la marée est un phénomène générateur de turbulence

(Seuront & Schmitt, 2005), turbulence qui va agir sur les processus de minéralisation selon les mécanismes détaillés plus haut.

La dynamique de la minéralisation benthique en domaine intertidal est influencée par des forçages caractéristiques de cette zone. La minéralisation benthique n'est cependant pas uniforme sur l'ensemble du domaine côtier et de nouveaux mécanismes se mettent en place dès que l'on gagne la **zone subtidale**.

D'une manière générale, les processus de minéralisation vont décroître au fur et à mesure que l'on s'éloigne des côtes. Plusieurs facteurs peuvent expliquer ce constat. Comme évoqué plus haut, l'hydrodynamisme conditionnant le taux de filtration des sédiments perméables, sa réduction dans les zones plus profondes diminuera d'autant les taux de minéralisation. Les apports continentaux décroissent également de la côte vers le large. Il en résulte un enrichissement des eaux côtières en sels nutritifs et l'établissement d'un gradient côte/large. Middelburg *et al.* (1993) remarquent également que la diminution des taux de sédimentation au large peut expliquer à l'échelle de l'océan mondial la diminution d'intensité des processus de minéralisation. Enfin comme en domaine intertidal, le type sédimentaire peut influencer l'importance de la minéralisation (Grant *et al.*, 1991).

La dépendance des flux benthiques aux apports continentaux est bien décrit en Manche Orientale (Bentley, 1985 ; Breton, 2000 ; Loquet *et al.*, 2000) où les communautés phytoplanctoniques reflètent naturellement ce gradient. Les eaux côtières se caractérisent ainsi par une biomasse phytoplanctonique et une production primaire plus importante que celles du large (Brylinski *et al.*, 1984 ; Brunet *et al.*, 1996 ; Gentilhomme & Lizon, 1998). De ce fait les apports de matière organique résultant de l'activité du phytoplancton diminuent également de la côte vers le large. En Mer Adriatique, Tahey *et al.* (1994) mettent en évidence le long d'un gradient Nord-Sud une relation entre la minéralisation benthique et la circulation des masses d'eaux d'origine continentale. Enfin, en mer Méditerranée, Denis (1999) mesure le long d'un transect dans le Golfe du Lion des demandes benthiques en oxygène décroissantes de la côte au large, allant de $775 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ à 15 m de profondeur à $226 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ à 162 m, ces différences s'expliquant par la dépendance des processus de minéralisation apports continentaux du Rhone.

La sédimentation des blooms phytoplanctoniques et les forts apports phytodétritiques qui en découlent exacerbent généralement ce gradient côte/large des processus de minéralisation. En Manche Orientale, des mesures expérimentales des échanges d'oxygène et de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment ont été réalisés au cours du printemps 2002 au large de la baie de

Canche. Il ressortait clairement de ces travaux que les processus biogéochimiques étaient nettement plus intenses à proximité de la côte qu'au large (Caudeville, 2002). Les flux d'oxygène sont ainsi presque 50 fois supérieurs en zone intertidale qu'à 10 km de la côte (ces flux passent en moyenne de 444 à 9 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$).

L'augmentation de la **hauteur d'eau** va également être un obstacle au mélange des masses d'eaux et de ce fait une stratification thermohaline de la colonne d'eau s'observe souvent au large. La présence de telles structures hydrologiques contrarie fortement le couplage benthopélagique comme l'observent Osinga *et al.* (1995) en Mer du Nord ou bien encore Gibbs *et al.* (2002) en Nouvelle-Zélande.

Koop *et al.* (1990) mettent en évidence une relation entre l'intensité des processus de minéralisation et la hauteur de la colonne d'eau sus-jacente. Ainsi pour un même type sédimentaire et pour des hauteurs d'eau croissantes de 47 m, 82 m et 130 m, la demande benthique décroît de 777 à 635 puis 214 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Ces auteurs se retrouvent néanmoins face à une relative incohérence puisqu'ils observent en parallèle une augmentation de la quantité de carbone organique des sédiments côtiers vers les sédiments plus profonds. Le taux de sédimentation ne donne en effet qu'une vision quantitative des apports de matière organique. Rowe *et al.* (1994) expliquent une observation similaire par le fait que le transfert de matière organique vers les zones plus profondes se fait en plusieurs étapes de déposition/remise en suspension qui aboutit à l'arrivée de matière organique fortement réfractaire sur les sédiments plus profonds.

Si l'on raisonne à une plus large échelle, on peut se demander jusqu'à quelles échelles spatiales la relation entre minéralisation et profondeur se vérifie. Accornero *et al.* (2003) ont ainsi réalisé une synthèse bibliographique la plus large possible des mesures de taux de minéralisation du carbone. Cette synthèse inclut une grande variété de régions du globe (des régions polaires aux basses latitudes) mais également de méthodes d'estimation de la minéralisation (consommation d'oxygène, production de CO_2 , incubations ou profils). Bien que les taux de minéralisation varient parfois du simple au double entre différents sites pour une même profondeur (en relation avec des différences de températures et/ou type sédimentaire), il est possible de dégager une relation significative entre le recyclage du carbone et la profondeur à l'échelle de l'océan mondial (Figure VI-2).

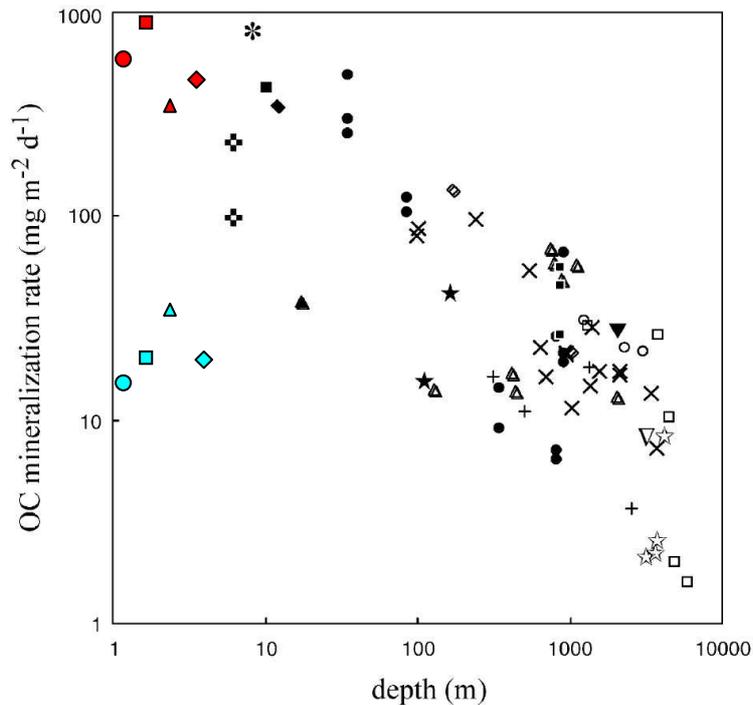


Figure VI-2 : Relation entre le taux de reminéralisation du carbone organique et la profondeur dans l'océan mondial (d'après Accornero *et al.*, 2003). Les symboles rouges et bleus replacent les taux de minéralisation mesurés pour les vases et les sables respectivement en zones intertidale et subtidale proche (rond : Manche Orientale (intertidal), carré : Baie du mont Saint Michel, triangle : Manche Orientale (subtidal), losange : Baie de Seine).

Cette relation entre profondeur et recyclage du carbone est également vérifiée par Middelburg *et al.* (2005) qui estiment par ailleurs que la respiration totale des sédiments côtiers à l'échelle du globe est de $166 \text{ Tmol C.a}^{-1}$. Si l'on compare cette valeur aux estimations de production primaire à l'échelle de l'océan mondial données par Duarte & Cebrian (1996), à savoir $836 \text{ Tmol C.a}^{-1}$, on voit que les systèmes sédimentaires recyclent 19 % de la totalité du carbone produit en zone côtière. Ces synthèses à grande échelle sont d'une importance majeure dans la compréhension du cycle du carbone. Ce type de travaux a permis à Falkowsky *et al.* (2000) de conclure que, bien que les processus naturels soient capables de ralentir l'augmentation du CO_2 atmosphérique, aucun système ne pourra assimiler la totalité du CO_2 anthropique produit dans le siècle prochain.

La relation profondeur/minéralisation est cependant variable selon l'échelle spatiale considérée. Par exemple, à l'échelle de la baie de San Francisco, la réponse des sédiments à la sédimentation d'un bloom phytoplanctonique est plus intense en terme de minéralisation pour un sédiment situé à 25 m qu'à 2 m (Grenz *et al.*, 2000). L'hydrodynamisme, particulièrement en domaine très côtier engendre des mouvements horizontaux qui peuvent limiter la sédimentation des phytodétritus et ainsi provoquer des découplages marqués entre l'activité de la colonne d'eau

et le compartiment benthique. On voit ainsi que les forçages affectant le recyclage de la matière organique sont beaucoup plus intenses en domaine intertidal et subtidal proche qu'au large. Il en résulte une plus grande variabilité des taux de minéralisation en domaine côtier, variabilité que l'on peut visualiser en reportant sur la Figure V-2 les données de minéralisation acquises au cours de ce travail (Manche Orientale (intertidal) et Baie du Mont Saint-Michel, *cette étude* ; Manche Orientale (subtidal) : Caudeville, 2002 ; Baie de Seine : Janson, *comm. pers.*).

Il convient de souligner également que ces bilans effectués à grande échelle masquent souvent de fortes disparités à plus petites échelles et leurs conclusions ne sont pas forcément transposables à tous les systèmes. Les sédiments sableux étant sous-représentés à l'échelle de l'océan mondial, des bilans de minéralisation réalisés à de telles échelles conduisent à sous-estimer le recyclage du carbone dans les sédiments perméables qui peu être localement très élevé. A l'échelle de la South Atlantic Bay, Janhnke *et al.* (2005) estiment que les sédiments sableux sont responsables du recyclage de 48 % du carbone produit. A plus petite échelle encore, nos mesures sur la plage de Wimereux sont relativement proches puisque l'on peut estimer que 35 % de la production primaire locale est reminéralisée dans les sédiments sableux intertidaux. La forte différence entre les bilans de respiration menés à l'échelle de l'océan mondial et les mesures réalisées au sein de sédiments perméables suggère une participation importante de ces derniers au recyclage du carbone.

Les sédiments côtiers en général mais plus encore les sédiments perméables apparaissent de plus en plus comme d'importance capitale dans les mécanismes de recyclage du carbone à l'échelle planétaire. A titre de conclusion générale, il faut faire remarquer la forte disparité entre le rôle essentiel de ces sédiments et les multiples pressions anthropiques qui s'exercent sur eux. L'assemblée générale des Nations Unies a reconnu en décembre 2002 que "*l'urbanisation accélérée des zones côtières menace les écosystèmes*". Malgré tout, cette urbanisation progresse toujours.... Les côtes françaises de la Manche Orientale apparaissent relativement épargnées puisque plus de 28 % du rivage sont demeurés à l'état naturel (Dewarumez *et al.*, 2002) mais on peut raisonnablement se demander pour combien de temps ?

De nombreuses perspectives à court et long terme s'ouvrent à l'issue de ce travail. Quelques axes prioritaires se dégagent néanmoins :

✓ La perspective la plus immédiate est la poursuite des d'investigations des effets de l'hydrodynamisme à microéchelle. Si les contraintes innérantes à la technologie ont pu être progressivement résolues au cours de l'avancée de ce travail, le traitement des résultats demeure encore fragmentaire. Outre la répétition de nos mesures dans des contextes hydrodynamiques variés, le couplage des microélectrodes à oxygène *in situ* avec des dispositifs de mesures de la turbulence (ADCP, ADV) devrait nous permettre de mieux comprendre l'action des forçages physiques sur la dynamique biogéochimique dans les sables exposés.

✓ Nos mesures ont permis de mettre en évidence une action du pompage tidal sur l'évolution des concentrations en oxygène mais il reste difficile d'en quantifier l'importance. Dans cette optique, le projet EC2CO MOBI-SEA (resp : P. Lecroart, Univ. Bordeaux 1) qui s'inscrit dans la continuité de l'AT Bentidal envisage le développement d'un modèle numérique résolvant les équations de transport en milieu poreux saturé (loi de Darcy) ou non saturé (loi de Richards) couplée aux équations de conservation de la masse des différentes espèces biogéniques. La validation de ce modèle nécessitera une phase de mesures *in situ* complétée par une phase d'expérimentation en canal à courant dans des conditions contrôlées.

✓ Les modèles numériques reproduisant les réactions de diagenèse précoce supposent pour la plupart l'existence d'un état stable (Soetart *et al.*, 1996 ; Boudreau, 1997). Cependant l'intensité des forçages environnementaux empêche d'appliquer cette hypothèse de stabilité en domaine intertidal. Le développement d'un modèle dynamique de diagenèse précoce représente une perspective intéressante à l'issue de ce travail de thèse. Ce travail de modélisation permettrait notamment de mieux identifier le rôle des différents forçages sur la dynamique biogéochimique annuelle.

✓ Les bilans de minéralisation menés en zone intertidale ne prennent généralement en compte que l'état immergé ou émergé du système benthique (Migné *et al.*, 2004 ; Spilmont *et al.*, 2005). De ce fait l'attribution du statut d'autotrophie ou d'hétérotrophie aux zones intertidales est assez spéculative. A ce titre, l'acquisition et le déploiement prochain d'un dispositif de microprofileur automatique capable d'estimer avec la même méthode le métabolisme benthique à l'immersion et à l'émersion clarifiera la situation.

✓ Enfin, bien que cette étude n'ait montré aucune influence significative de la macrofaune sur la régulation des échanges dans les sédiments perméable, nos conclusions se basent sur un échantillonnage insuffisant de cette macrofaune. De ce fait, une étude détaillée des effets des macroorganismes benthiques intertidaux sur les flux benthiques serait un complément intéressant à notre travail.

REFERENCES

BIBLIOGRAPHIQUES

- A -

- Accornero A., Picon P., de Bovée F., Charrière B. & Buscaïl R. (2003)** Organic carbon budget at the sediment-water interface on the Gulf of Lions continental margin. *Cont. Shelf Res.* 23: 79-92.
- Aller R.C. (1982)** The effect of macrobenthos on chemical properties of marine sediments and overlying bottom water. *In:* Tevess M. P.L. (Ed) *Animal Sediment Relation*, Plenum, p. 53-102.
- Aller R.C. (1988)** Benthic fauna and biogeochemical processes in marine sediment *In:* Blackburn T.H. & Sørensen J. (Eds) *Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments*. Wiley, New York, p 301-338.
- Aller R.C. (1994)** Bioturbation and remineralization of sedimentary organic matter: effects of redox oscillation. *Chem. Geol.* 114: 331-345.
- Aminot A. & Chaussepied M. (1983)** Manuel des analyses chimiques en milieu marin, Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), 395 p.
- Anderson L.A. & Sarmiento J.L. (1994)** Redfield ratios of remineralization determined by nutrient data analysis. *Glob. Biogeochem. Cycles* 8: 65-80.
- Anonyme (1986)** Fifth report of the Benthos Ecology Working Group, Ostende. International Council for the Exploration of the Sea, CM 1986/L 27, 33p.
- Anonyme (1988)** Courants de marée dans le Pas-De-Calais. *Service Hydrographique et Océanographique de la Marine*, Paris.
- Anschutz P., Sundby B., Lefrançois L., Luther III G.W. & Mucci A. (2000)** Interaction between metal oxides and nitrogen and iodine in bioturbated marine sediments. *Geoch. Cosmoch. Acta* 64: 2751-2763.
- Antajan E., Chrétiennot-Dinet M.-J., Leblanc C., Daro M.-H. & Lancelot C. (2004)** 19'-hexanooyloxyfucoxanthine may not be the appropriate pigment to trace occurrence and fate of *Phaeocystis*: the case of *P. globosa* in Belgian coastal waters. *J. Sea Res.* 52: 162-177.
- Archer D. & Mayer-Reimer A. (1994)** Effect of deep-sea sedimentary calcite preservation on atmospheric CO₂ concentration. *Nature* 367: 260-263.
- Arnosti C. & Holmer M. (2003)** Carbon and continental margin sediment: contrasts between organic matter characteristics and remineralization rates and pathways. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 58: 197-208.
- Artigas L.F. (1997)** Dynamique du compartiment microbien dans une aire néritique soumise à des apports continentaux importants (panache de dilution de la Gironde). Thèse de doctorat d'Université, *Université de Bordeaux I*, 340 p.
- Artigas L.F. (1998)** Seasonal variability in microplanktonic biomasses in the Gironde dilution plume (Bay of Biscay): relative importance of bacteria. *Oceanol. Acta.* 21: 563-580.
- Asmus R.M., Jensen M., Jensen K., Kristensen E., Asmus H. & Wille A. (1998)** The Role of Water Movement and Spatial Scaling for Measurement of Dissolved Inorganic Nitrogen Fluxes in Intertidal Sediments. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 46: 221-232.
- Auby I., Trut G., D'Amico F. & Beliaeff B. (1999)** Réseau hydrologique du Bassin d'Arcachon. Synthèse des résultats 1988-1997. *Rapport interne IFREMER/DEL, Arcachon*, 85 pp.

- B -

- Bakken R. (1985)** Separation and purification of bacteria from soil. *Appl. Env. Microbiol.* 49:153-166.
- Barnola J.M., Raymon D., Netfel Y.S., Korotchevitch Y.S. & Lorius C. (1987)** Vostock ice core provides 16,000-years record of atmospheric CO₂. *Nature* 329: 408-414.
- Barranguet C., Kromkamp J. & Peene J. (1998)** Factors controlling primary production and photosynthetic characteristics of intertidal microphytobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 173:117-126.
- Battiau-Queney Y., Billet J.F., Chaverot S. & Lanoy-Ratel P. (2003)** Recent shoreline mobility and geomorphologic evolution of macrotidal sandy beaches in the north of France. *Mar. Geol.* 194: 31- 45.
- Bédard C. & Knowles R. (1989)** Physiology, biogeochemistry and specific inhibitor of CH₄, NH₄ and CO oxidation by methanotrophs and nitrifiers. *Microbiol. Rev.* 53: 68-84.
- Bender M., Martin W., Hess J., Sayles F., Ball L & Lambert C. (1987)** A whole core squeezer for interfacial pore-water sampling. *Limnol. Oceanogr.* 32: 1214-1225.
- Bentley D (1985)** Caractéristiques physicochimiques des eaux du détroit du Pas de Calais. *J. Rech. Océanogr.* 10: 69-71.
- Berg P., Risgaard-Petersen N. & Rysgaard. (1998)** Interpretation of measured concentration profiles in sediment pore water. *Limnol. Oceanogr.* 43: 1500-1510.
- Bergamashi B., Tsamaki E., Richard G., Timothy I., Daniel B. & Hedges J. (1997)** The effect of grain size and surface area on organic matter, lignin and carbohydrate concentration, and molecular compositions in Peru Margin sediments. *Geoch. Cosmoch. Acta* 61: 1247-1260.
- Berner R.A. (1980)** Early diagenesis : a theoretical approach. Princeton Univ. Press, Princeton, 241 p.

- Bianchi A., Van Wanbeke F. & Marty M. (1989)** Les réseaux planctoniques ou la base de la production océanique. *In: Micro-organismes dans les écosystèmes océaniques*. Masson-CNRS (Eds): Paris, Milan, Barcelone, Mexico, p 65-100.
- Billen G. & Fontigny A. (1987)** Dynamics of *Phaeocystis*-dominated spring bloom in Belgian coastal waters. II . bacterioplankton dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 37: 249-257.
- Billen G., Servais P. & Becquevort S. (1990)** Dynamics of bacterioplankton in oligotrophic and eutrophic aquatic environments: bottom-up or top-down control ? *Hydrobiol.* 27: 37-42.
- Billen G., Garnier J. & Hanset P. (1994)** Modelling phytoplankton development in whole drainage networks: the RIVERSTRAHLER model applied to the Seine river system. *Hydrobiol.* 289: 119-137.
- Billen G., Garnier J., Deligne C. & Billen C. (1999)** Estimates of early-industrial inputs of nutrients to river systems: implications for coastal eutrophication. *Sci. TotalEnv.* 244: 43-52.
- Billerbeck M. (2006)** Pore water transport and microbial activity in intertidal Wadden Sea sediments. PhD thesis, *University of Bremen*, 203 pp.
- Billerbeck M., Røy H., Bosselmann K. and Huettel M. (2007)** Benthic photosynthesis in submerged Wadden Sea intertidal flats. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 71: 704-716.
- Blackburn T.H. (1988)** Benthic mineralization and bacterial production In: Blackburn TH and Sørensen J (Eds) Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments. Wiley, New York.
- Blackburn T.H. & Sorensen J. (1988)** Nitrogen in coastal marine environments. Wiley and Sons (Eds) 390 p.
- Blanchard G., Guarini J.-M., Richard P., Gros P. & Moenet F. (1996)** Quantifying the short term temperature effect on light saturated photosynthesis of intertidal microphytobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134: 30-313.
- Blanchard G., Guarini J.-M., Ovrain F. & Sauriau P.-G. (2001)** Dynamic behaviour of benthic microalgal biomass in intertidal mudflats. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 264: 84-100.
- Boekel W.H.M. (1992)** *Phaeocystis* colony mucus components and the importance of calcium ions for colony stability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 87: 301-305.
- Bonin P. (2000)** Le cycle de l'azote dans les écosystèmes marins côtiers. *Océanis* 26: 661-686.
- Bonin P. & Travers M. (1993)** Examen des méthodes d'estimation de la biomasse et de l'activité des microorganismes dans les systèmes aquatiques. *Mar. Life* 2: 1-29.
- Boon A.R., Duineveld A., Berghuis E.M. & Van der Wee J.A. (1998)** Relationships between benthic activity and the annual phytopigment cycle in near-bottom water and sediment in the Southern North Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 46: 1-13.
- Boon A.R., Duineveld A. & Kok A. (1999)** Benthic organic matter supply and metabolism at depositional and non-depositional areas in the North Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 49: 747-761.
- Boucher G. & Boucher-Rodoni R. (1988)** In situ measurement of respiratory metabolism and nitrogen fluxes at the interface of oyster beds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44: 229-238.
- Boudreau B.P. (1997)** Diagenetic models and their implementation. Springer Verlag Berlin, Heidelberg. 415 p.
- Boudreau B.P. & Jorgensen P. (2001)** The Benthic Boundary Layer: transport processes and biogeochemistry. Oxford Univ. Press, New-York, 390 pp.
- Boudreau BP, Huettel M, Forster S, Jahnke R, McLachlan A, Middelburg J, Nielsen P, Sansone F, Taghon G, Van Raaphorst W, Webster I, Marcin Weslawski J, Wiberg P & Sundby B (2001)** Permeable marine sediment: overturning an old paradigm. *Eos* 82: 133-136.
- Boulart C. (2004)** Apports de sels nutritifs en Manche Orientale: Bilan 2003-2004. Diplôme Supérieur de Recherche en Sciences Naturelles, *Université des Sciences et Techniques de Lille*, 83 pp
- Boulart C., Flament P., Gentilhomme V., Deboudt K., Migon C., Lizon F., Schapira M. & Lefebvre A. (2006)** Atmospherically-promoted photosynthetic activity in a well-mixed ecosystem: Significance of wet deposition events of nitrogen compounds. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 68: 415-428
- Boyle E.A. (1983)** Vertical oceanic nutrient fractionation and glacial/interglacial CO₂ cycles. *Nature* 331: 55-56.
- Boynton W.R., Kemp M. & Osborne C.G. (1980)** Nutrients fluxes across the sediment interface in the turbid zone of a coastal plain estuary. *In: Kennedy V.S. (Ed) Estuarine perspective*, Academic Press, New York: 93-109.
- Breton E. (2000)** Qualité du pool nutritif et nutrition des copépodes pélagiques en Manche Orientale. Thèse de doctotat d'université, *Université du Littoral - Côte d'Opale*, Wimereux, 280 pp
- Briquet A. (1930)** Le littoral de nord de la France et son évolution morphologique. A. Colin (Ed) Paris, 484 p.
- Broecker W.S. & Peng T.H. (1989)** The causes for glacial to interglacial atmospheric CO₂ change : a polar alkalinity hypothesis. *Glob. Biogeochem. Cycles* 1: 125-259.
- Brunet C., Brylinski J.M., Bodineau L., Thoumelin Cl., Bentley D. & Hilde D. (1996)** Phytoplankton dynamics during the spring bloom in the south eastern English Channel, *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 43: 469-483.
- Brylinski J.M., Dupont, J. & Bentley D. (1984)** Conditions hydrologiques au large du Cap Gris-Nez (France): premiers résultats. *Oceanol. Acta* 7: 315-322.
- Brylinski J.M. & Lagadeuc Y. (1990)** L'interface eaux côtières/eaux du large dans le Pas de Calais (côte française): une zone frontale. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie* 311: 535-540.
- Brylinski J.M., Lagadeuc Y., Gentilhomme V., Dupont J.P., Lafite R., Dupeuple P.A., Huault M.F., Auger Y., Puskaric E., Wartel M. & Cabioch L. (1991)** Le fleuve côtier : un phénomène hydrologique important en Manche Orientale. Exemple du Pas de Calais. *Oceanol. Acta*, 11: 197-203.

Brylinski J.M., Brunet C., Bentley D., Thoumelin G. & Hilde D. (1996) Hydrography and phytoplankton biomass in the Eastern English Channel in spring 1992. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 43: 507-519.

- C -

Cabioch L. & Glaçon R. (1975) Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, de la Baie de Somme au Pas-de-Calais. *C.R. Acad. Sci. Paris* 280 : 491-494.

Cabioch L. & Gentil F. (1997) Les biocénoses macrobenthique de la Manche, conditions écologiques et structure générale. *In: Dauvin J.-C. (Ed) Les biocénoses marines et littorales des côtes Atlantique, Manche et Mer de Nord – synthèse, menaces et perspective.* MNH, Paris, p 68-79.

Cabrita M.T., Catarino F. & Vale C. (1999) The effect of tidal range on the flushing of ammonium from intertidal sediments of the Tagus estuary, Portugal. *Oceanol. Acta* 22: 291-302.

Cadée G. (1996) Accumulation and sedimentation of *Phaeocystis globosa* in the dutch wadden sea . *J. Sea Res.* 36: 321-327.

Cadee G.C. & Hegeman J. (1974) Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Net. J. Sea Res.* 8: 260-291.

Cadée G.C. & Hegeman J. (1986) Seasonal and annual variation in *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in the westernmost inlet of the Wadden Sea during the 1973 to 1985 period. *Net. J. Sea Res.* 20: 29-36.

Cadée G.C. & Hegeman J. (2002) Phytoplankton in the Marsdiep at the end of the 20th century; 30 years monitoring biomass, primary production and *Phaeocystis* bloom. *J. Sea Res.* 48: 97-110.

Caetano M., Falcao M., Vale C. & Bebianno M.J. (1997) Tidal flushing of ammonium, iron and manganese from intertidal sediment porewaters. *Mar. Chem.* 58: 203-211.

Cahoon L.B. (1999) The role of benthic microalgae in neritic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 37:47-86.

Callender E. & Hamond D.E. (1982) Nutrient exchange across the sediment water interface in the Potomac River Estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 15: 395-413.

Caffrey J.M. & Miller L.G. (1995) A comparison of two nitrification inhibitors used to measure nitrification rates in estuarine sediments in *FEMS Microbiology Ecology* 17: 213 - 220.

Caffrey J., Harrington N., Solem I. & Ward B. (2003) Biogeochemical processes in a small California estuary. 2 . Nitrification activity, community structure and role in nitrogen budgets. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 248: 27 – 40.

Cammen L.M. (1991) Annual bacterial production in relation to benthic microalgal production and sediment oxygen uptake in an intertidal sandflat and an intertidal mudflat. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 71:13-25.

Carter R. (1988) Coastal environments, Academic press, London, 617 pp

Carrit D.E. & Carpenter J.H. (1966) Recommendation procedure for Winkler analyses of sea water for dissolved oxygen. *J. Mar. Res.* 24: 313–318.

Castel J., Dauvin J.-C. & Glémarec M. (1997) Les conditions générales en Atlantique, Manche et Mer du Nord. *In: Dauvin J.-C. (Ed) Les biocénoses marines et littorales des côtes Atlantique, Manche et Mer de Nord – synthèse, menaces et perspective.* MNH, Paris, p 6-16.

Caudeville E. (2002) Variabilité printanière des flux d'oxygène et de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment en Manche orientale. Mémoire de DESS, *Université de Perpignan*, 52 p.

Chamley H. (1987) Sédimentologie, Dunod (Ed), Paris, 174 p.

Chevaldonné P. & Godfroy A. (1995) Enumeration of microorganisms from deep sea hydrothermal chimney samples. *FEMS Microbiol. Letters* 146: 211-216.

Christaki U. (1995) Régulations trophiques et interactions microbiennes en milieu pélagique, relation avec les métazoaires. Thèse de Doctorat d'Université, *Université d'Aix-Marseille II*, 207 p.

Clavier J., Boucher G. & Garrigue C. (1994) Benthic respiratory and photosynthetic quotients in a tropical lagoon. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie* 317: 937-942.

Conley D.J., Schelske C.L. & Stoermer E.F. (1993) Modification of the biogeochemical cycle of silica with eutrophication. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 101:179-192.

Conley D.J., Stockenberg A., Carman R., Johnstone R.W., Rahm J. & Wulff F. (1997) Sediment-water nutrient fluxes in the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 45: 591-598.

Costanza R., C. Cleveland & Perrings C. (1997) The Development of Ecological Economics. Edward Elgar, Cheltenham, 777 p.

Covelli S., Faganeli J., Horvat M. & Brambati A. (1999) Porewater distribution and benthic flux measurements of mercury and methylmercury in the Gulf of Trieste (northern Adriatic sea). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 48: 415-428.

Cowan J.L. & Boynton W.R. (1996) Sediment-water oxygen and nutrient exchanges along the longitudinal axis of Chesapeake Bay: Seasonal patterns, controlling factors and ecological significance. *Estuaries* 19: 562-580.

Cowan J.L., Pennock J.R. & Boyton W.R. (1996). Seasonal and interannual patterns of sediment water nutrient and oxygen fluxes in Mobile Bay Alabama (USA): regulating factors and ecological significance. *Mar. Prog. Ecol. Ser.* 141: 229-245.

Cypionka H., Widdel F. & Pfennig N. (1985) Survival of sulfatereducing bacteria after oxygen stress, and growth in sulfate-free oxygen- sulfide gradients. *FEMS Microbiol. Ecol.* 31: 39-45.

- D -

Daley R.J. & Hobbie J.E. (1975) Direct counts of aquatic bacteria by modified epifluorescence technique. *Limnol. Oceanogr.* 21: 141-145.

Dauvin J.-C. (2002) Gestion intégrée des zones cotières : outils et perspectives pour la préservation du patrimoine naturel., MNHN (Ed.), Paris, 347 p.

Dauwe B., Middelburg J. & Herman P. (2001) Effect of oxygen on the degradability of organic matter in subtidal and intertidal sediments of the North Sea area. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 215: 13-22.

Day J.W., Hall C.A., Kemp W.M. & Yanez-Arancibia A. (1989) Estuarine ecology, Wiley, New York, 558 pp.

De Beer D. & Sweerts J.P. (1989) Measurement of nitrate gradients with a ion selective microelectrode. *Anal. Chimic. Acta* 219: 351-356.

De Beer D. & Van Den Heuvel J.C. (1988) Response of ammonium-selective minielectrodes based on the neutral carrier nonactin. *Talanta* 35: 728-730.

Deboudt K., Flament P., Weis D., Menessier J.P. & Maquinghen P. (1999) Assessment of pollution aerosols sources above the straits of Dover using lead isotope geochemistry. *Sci. Total Env.* 236: 57-74.

Decho A.W. (2000) Microbial biofilms in intertidal systems: an overview. *Cont. Shelf Res.* 20: 1257-1273

de Jonge V.N. & van Beusekom J.E.E. (1992) Contribution of resuspended microphytobenthos to total phytoplankton in the Ems estuary and its possible role for grazers. *J Sea Res* 30: 91-105

de Jonge V.N. & van Beusekom J.E.E. (1995) Wind and tide-induced resuspension of sediment and microphytobenthos from tidal flats in the Ems estuary. *Limnol Oceanogr* 40: 766-778

Del-Amo Y., Le Pape O., Tréguer P., Quéguiner P., Ménesguen A. & Aminot A. (1997) Impacts of high-nitrate freshwater inputs on macrotidal ecosystems. I. Seasonal evolution of nutrient limitation for the diatom-dominated phytoplankton in the Bay of Brest (France). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 61: 213-224.

Delgado M., de Jonge V.N. & Peletier H. (1991) Experiments on resuspension of natural microphytobenthos populations. *Mar. Biol.* 108:321-328.

Denis L., Alliot E. & Grzebyk D. (1996) Experimental study of microphytobenthos resuspension. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie* 319: 529-535.

Denis L. (1999) Dynamique des flux d'oxygène et de sels nutritifs à l'interface eau-sédiment sur la marge continentale du Golfe du Lion (Méditerranée Nord-occidentale). Thèse de Doctorat d'Université, *Université de la Méditerranée*, 288 p.

Denis L., Grenz C., Alliot E. & Rodier M. (2001) Temporal variability in dissolved inorganic nitrogen fluxes at the sediment-water interface and related annual budget on a continental shelf (NW Mediterranean). *Oceanol. Acta* 24: 85-97.

Denis L. & Grenz C. (2003) Spatial variability in oxygen and nutrient fluxes at the sediment-water Interface on the continental shelf in the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oceanol. Acta* 24: 85-97.

Desroy N. & Denis L. (2004) Influence of spring phytodetritus sedimentation on intertidal macrozoobenthos in the Eastern English Channel. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 270: 41 - 53.

Desroy N., Warembourg C., Dewarumez J.-M. & Dauvin J.-C. (2002) Macrobenthic resources of the shallow soft-bottom sediments in the eastern English Channel and southern North Sea. *ICES J. Mar. Sci.* 60: 120-131.

Devol A. & Christensen J. (1993) Benthic fluxes and nitrogen cycling in sediments of the continental margin of the eastern North Pacific. *J. Mar. Res.* 51, 345-372.

Dewarumez J.M., Davoult D., Prygiel J., Glaçon R. & Richard A. (1988) Macroobenthic communities assemblages in the southern part of the North Sea (French coast). *Coast. Newsletter* 1988: 103-106.

Dewarumez J.M., Deboudt P., Desroy N. & Meur-Férec C. (2002) Patrimoine, particularités et richesse patrimoniale de la Côte d'Opale. In: Dauvin J.-C. (Ed) Gestion intégrée des zones côtières : outils et perspectives pour la préservation du patrimoine naturel. MNHN, Paris : 215-223.

Dewez S., Clabaut P., Vicaire O., Beck C., Chamley H. & Augris C. (1989) Transits sédimentaires résultants aux confins Manche-mer du Nord. *Bulletin de la Société Géologique de France* 5: 1043-1053.

De Wit R. (1995) Measurement of sedimentary gradients of pore waters species, by use of microelectrodes. Calculations of microbial metabolic processes in the sediments. *Oceanis* 21: 287-297.

dos Santos Furtado A.L. & Casper P. (2000) Different methods for extracting bacteria from freshwater sediment and a simple method to measure bacterial production in sediment samples. *J. Microbiol. Meth.* 41: 249-257.

Dollars S.J., Smith S.V., Vink S.M., Obrbski S. & Hollibaugh J.T. (1991) Annual cycle of benthic nutrient fluxes in Tomates Bay, California, and contribution of the benthos to total ecosystem metabolism. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 79: 115-125.

Duarte C.M. & Cebrian J. (1996) The fate of marine autotrophic production. *Limnol. Oceanogr.* 41:1758-1766.

Dutz J., Klein Breteler W.C. & Kramer G. (2005) Inhibition of copepod feeding by exudates and transparent exopolymer particles (TEP) derived from a *Phaeocystis globosa* dominated phytoplankton community. *Harmful Algae* 4: 929-940.

Dye A.H. (1981) A study of benthic oxygen consumption on exposed sandy beaches. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 13: 671-680.

- E -

Easley J.T., Hymel S.N. & Plante C.J. (2005) Temporal patterns of benthic microalgal migration on a semi-protected beach. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64: 486-496.

Ehrenhauss S., Witte U., Janssen F. & Huettel M. (2004) Decomposition of diatoms and nutrient dynamics in permeable North Sea sediments. *Cont. Shelf Res.* 24: 721-737.

Emery K. (1968) Relict sediments on continental shelves of the world. *Am. Ass. Petrol. Geol. Bulletin* 52: 445-464.

Epstein S.S. & Rossel P. (1995) Enumeration of sandy sediment bacteria: search for optimal protocol. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 117: 289-298.

Etcheber H., Relaxans J.C., Beliard M., Weber O., Buscail R. & Heussner S. (1999) Distribution and quality of sedimentary organic matter on the Aquitanian margin (Bay of Biscay). *Deep Sea Res. II* 46: 2249-2288.

- F -

Falkowski P., Scholes R.J., Boyle E., Canadell J., Canfield D., Elser J., Gruber N., Hibbard K., Högberg P., Linder S., Mackenzie F.T., Moore B., Pedersen T., Rosenthal Y., Seitzinger S., Smetacek V. & Steffen W. (2000) The global carbon cycle: a test of our knowledge of earth as a system. *Science* 290: 291-296

Falter J.L. & Sansone F.J. (2000) Hydraulic control of pore water geochemistry within the oxic-suboxic zone of a permeable sediment. *Limnol. Oceanogr.* 45: 550-557.

Fanning K.A., Carder K.L. & Betzer P.R. (1982) Sediment resuspension by coastal waters: a potential mechanism for nutrient recycling on the ocean's margins. *Deep-Sea Res.* 29: 953-963.

Farias L. (2003) Remineralization and accumulation of organic carbon and nitrogen in marine sediments of eutrophic bays: the case of the Bay of Concepcion, Chile. *Est., Coast. Shelf Sci.* 57: 829-841.

Fenchel T., King G.M. & Blackburn T.H. (1998) Bacterial biogeochemistry : The ecophysiology of mineral cycling. Academic Press. 351 p

Feray C. (2000) Nitrification en sédiment d'eau douce : incidence du rejet en station d'épuration sur la dynamique des communautés nitrifiantes. Thèse de doctorat d'université, *Université Lyon I.* 189 p + annexes.

Feuillet-Girard M., Goulean D., Blanchard G. & Joassard L. (1997) Nutrient fluxes on an intertidal mudflat in Marennes-Oleron Bay, and influence of the emersion period. *Aquat. Living Resour.* 10: 49-58.

Flint R.W. & Kamykowsky D. (1984) Benthic nutrient regeneration in south Texas Coastal waters. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 18: 221-230.

Forster S., Glud R.N., Gundersen J.K. & Huettel M. (1999) In situ study of bromide tracer and oxygen flux in coastal sediments. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 49:813-827

Fosset C. & Bianchi M. (1995). Technique de mesures des processus de nitrification en milieu marin. *Oceanis* 21: 261-276.

Froelich P.N., Klinkhammer G.P., Bender M.L., Luedtke N.A., Heath G.R., Cullen D. & Dauphin P. (1979). Early oxydation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic : suboxic diagenesis. *Geochim. Cosmochim. Acta* 43: 1075-1090.

Frontier S., Pichod-Viale D., Leprêtre A., Davoult D. & Luczak C. (2004) Ecosystèmes. Structure, Fonctionnement, Evolution. Dunod (Ed), Paris, 549 pp.

- G -

Gall J.C. (1995) Biofilms et mattes microbiennes. Leur contribution à la sédimentogénèse. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie* 321: 823-835.

Garcés E., Masó M. & Camp J. (1999) A recurrent and localized dinoflagellate bloom in a Mediterranean beach. *J. Plankton Res.* 56:2373-2391.

Garet M.J (1996) Transformation bactérienne de la matière organique dans les sédiments côtiers Relation entre les métabolismes respiratoires et les activités exoprotéolytiques bactériennes. Thèse de doctorat d'université, *Université de Bordeaux II*, 180 p.

Garreau P. (1997) Caractéristiques hydrodynamiques de la Manche. *Oceanis* 23: 1-65.

Gasparini S., Daro M.-H., Antajan E., Tackx M., Rousseau V., Parent J.-Y. & Lancelot C. (2000) Mesozooplankton grazing during the *Phaeocystis globosa* bloom in the southern bight of the North Sea. *J. Sea. Res.* 43: 345-356.

Gattuso J.-P., Dawson N.A., Duarte C.M. & Middelburg J.J. (2005) Patterns of publications effort in coastal biogeochemistry: a bibliometric survey (1971 to 2003). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 294: 9-22.

- Gattuso J.-P., Frankignoulle M. & Wollast R. (1998)** Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 29: 405-434.
- Gazeau F., Smith S.V., Gentili B., Frankignoulle M. & Gattuso J.-P. (2004)** The European coastal zone: characterization and first assessment of ecosystem metabolism. *Est. Coast. Shelf Sci.* 60: 673-694.
- Gentilhomme V. & Lizon F. (1998)** Seasonal cycle of nitrogen and phytoplankton biomass in a well-mixed coastal system (Eastern English Channel). *Hydrobiol.* 361: 191-199.
- Gibbs M., Ross A. & Downes M. (2002)** Nutrient cycling and fluxes in Beatrix Bay, Pelorus Sound, New Zealand. *New Zealand J. Mar. and Fresh. Res.* 36: 675-697.
- Gibson C.E., Stewart B.M. & Gowen R.J. (1997)** A synoptic study of nutrients in the North-West Irish Sea. *Est. Coast. Shelf Sci.* 45:27-38.
- Gilbert F., Bonin P. & Stora G. (1995)** Effect of bioturbation on denitrification in a marine sediment from the West Mediterranean littoral. *Hydrobiol.* 304: 49-58.
- Glud R.N., Forster S. & Huettel M. (1996)** Influence of radial pressure gradients on solute exchange in stirred benthic chambers. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 141: 303-311.
- Golterman H.L. (1995)** Theoretical aspect of the adsorption of ortho-phosphate onto iron-hydroxyde. *Hydrobiol.* 315: 59-65.
- Gómez F. & Souissi S. (sous presse)** Unusual diatoms linked to climatic events in the northern English Channel. *J. Sea Res.*
- Gradinger R. (1996)** Occurrence of an algal bloom under Arctic pack ice. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 131: 301-305.
- Graf G., Schulz R., Peinert R. & Meyer-Reil L.A. (1983)** Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow-water station in the Western Kiel Bight. *Mar. Biol.* 77: 235-246.
- Grant J., Emerson C., Hargrave B.T. & Shortle J.L. (1991)** Benthic oxygen consumption on continental shelves off Eastern Canada. *Cont. Shelf Res.* 11: 1083-1097.
- Grenz C., Cloern J., Hager S.W. & Cole B.E. (2000)** Dynamics of nutrient cycling and related benthic nutrient and oxygen fluxes during a spring phytoplankton bloom in south San Francisco Bay (USA). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 197: 67-80.
- Groffman P., Altabet B., Bohlke M., Butterbach-Bahl K., David M.B., Firestone M., Giblin A.E., Kana T.M., Nielsen L.-P. & Voytek M.A. (2006)** Methods for measuring denitrification: diverse approaches to a difficult problem. *Ecol. Appl.* 16: 2091-2122.
- Grossmann S. & Reichardt W. (1991)** Impact of *Arenicola marina* on bacteria in intertidal sediment. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 77: 85-93.
- Guarini J.-M., Blanchard G.F., Bacher C., Gros P., Riera P., Richard P.L., Gouleau D., Galois R., Prou J. & Sauriau P.-G. (1998)** Dynamics of spatial patterns of microphytobenthic biomass : inferences from a geostatistical analysis of two comprehensive surveys in Marenne-Oléron Bay (France). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 166: 131-141.
- Guarini J.-M., Gros P., Blanchard G.F. & Bacher C. (1999)** La dynamique à court-terme de la biomasse microphytobenthique intertidal: Formalisation mathématique. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie* 322: 363-373.
- Guarini J.M., Cloern J.E., Edmunds J. & Gros P. (2002)** Microphytobenthic potential productivity estimated in three tidal embayments of the San Francisco Bay: a comparative study. *Estuaries* 25: 409-417.

- H -

- Hacquebart P. (2002)** Impact des dépôts de *Phaeocystis* sp. sur le domaine benthique intertidal de la baie de Canche. Mémoire de D.S.R., *Université des Sciences et Technologies de Lille*, 63 p.
- Hall G.H. & Jeffries C. (1984)** The contribution of nitrification in the water column and profundal sediments to the total oxygen deficit of the hypolimnion of a mesotrophic lake (Grasmere, English Lake District) *Microb. Ecol* 10: 37-46.
- Hall P., Hulth S., Hulthe G., Landen A. & Tengberg A. (1996)** Benthic nutrient fluxes on a basin-wide scale in the skagerrak (North-eastern North Sea). *J. Sea Res.* 35: 123-137.
- Hamm C.E. (2000)** Architecture, ecology and biogeochemistry of *Phaeocystis* colonies. *J. Sea Res.* 43: 307-315.
- Hammond D.E., Fuller, C., Harmon D., Hartman B. & Korosec M (1985)** Benthic fluxes in San Francisco Bay. *Hydrobiol.* 129: 69-90.
- Hancock G.J., Webster I.T., Ford P.W. & Moore J. (2000).** Using Ra isotopes to examine transport processes controlling entic fluxes into a shallow estuarine lagoon. *Geochim. Cosmochim. Acta* 64: 3685-3699.
- Hansen K. & Kristensen E. (1997)** Impact of macrofaunal recolonisation on benthic metabolism and nutrient fluxes. *Est. Coast. Shelf Sci.* 45: 613-628
- Hansen L. & Blackburn T. (1992)** Mineralization budgets in sediment microcosms: effect of the infauna and anoxic conditions. *FEMS microbiol. Ecol.* 102: 33-43.
- Harrison W.D., Musgrave D. & Reeburgh W.S. (1983)** A wave-induced transport process in marine sediments. *J. Geophys. Res.* 88: 7617-7622.
- Hausdorff J.M., Purdon P.L., Peng C.K., Ladin Z., Wei J.Y. & Goldberger A.R. (1996)** Fractal dynamics of human gait: stability of long-range correlations in stride interval fluctuation. *J. Appl. Physiol.* 80: 1448-1457.

- Hearn C.J. & Parker I.N. (1989)** Hydrodynamic processes on the Ningaloo coral reef, Western Australia. *Proc. Sixth Int. Coral Reef Symp.* 497-503.
- Hedges J.I., Clark W.A. & Cowie G.L. (1988)** Organic matter sources to the water column and surficial sediments of a marine bay. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1116-1136.
- Helder W. (1989)** Early diagenesis and sediment-water exchange in the Golfe du Lion. In *Eros 2000 (European River Ocean System) Project Workshop Paris 7-9 March 1989*; Martin J.M. & Barth, H. (Eds), 87 p.
- Henry F., Amara R., Courcot L., Lacouture D. & Berthon M.-L. (2004)** Heavy metals in four fish species from the French coast of the Eastern English Channel and Southern Bight of the North Sea. *Environment International* 30: 675-683.
- Hensen C. & Zabel M. (2000)** Early Diagenesis at the Benthic Boundary Layer : Oxygen and Nitrate in Marine Sediment. In Schulz H.D & Zabel M. (Eds) *Marine Geochemistry*: 209-231.
- Herndl G.J., Peduzzi P. & Panuko N. (1989)** Benthic community metabolism and microbial dynamic in the Gulf of Trieste. *Mar. Biol.* 53: 169-178.
- Hervant F., Mathieu J. & Messina G. (1997)** Locomotory, ventilatory and metabolic response of the subterranean *Stenasellus virei* (Crustacea, Isopoda) to severe hypoxia and subsequent recovery. *C. R. Acad. Science*
- Hobbie, J.E., Daley R.J. & Jasper S. (1977)** Use of Nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.* 33: 1225-1228.
- Holme N. & McIntyre A. (1970)** Methods for the study of marine benthos. Blackwell Sc. Pub, Oxford.
- Hou L.J., Liu M., Jiang H.Y., Xu S.Y., Ou D., Liu Q.M. & Zhang B.L. (2003)** Ammonium adsorption by tidal flat surface sediments from the Yangtze estuary. *Env. Geol.* 45: 72-78.
- Hubas C. (2006)** Rôle des communautés microbiennes dans les flux de matière des sédiments meubles intertidaux. Thèse de Doctorat d'université, *Université du Littoral Côte d'Opale*, 253 p.
- Hubas C., Davoult D., Cariou T. & Artigas L.F. (2006)** Factors controlling benthic metabolism during low tide in an intertidal bay along a granulometric gradient (Roscoff Aber Bay, Western English Channel, France). *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 316:53-68.
- Hubas C., Lamy D., Artigas L.F. & Davoult D. (2007)** Seasonal variability of intertidal bacterial metabolism and growth efficiency in an exposed sandy beach during low tide. *Mar. Biol.* 151: 41-52.
- Huettel M. & Gust G. (1992)** Impact of bioroughness on interfacial solute exchange in permeable sediments. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 89: 253-267.
- Huettel M., Ziebis W. & Forster S. (1996)** Flow-induced uptake of particulate matter in permeable sediments. *Limnol. Oceanogr.* 41: 309-322.
- Huettel M., Ziebis W., Forster S. & Luther III G. (1998)** Advective transport affecting metal and nutrient distribution and interfacial fluxes in permeable sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 62: 613-631.
- Huettel M. & Rush A. (2000)** Transport and degradation of phytoplankton in permeable sediments. *Limnol. Oceanogr.* 43: 534-549.
- Huettel M., Røy H., Precht E. & Ehrenhauss S. (2003)** Hydrodynamical impact on biogeochemical processes in aquatic sediments. *Hydrobiol.* 494: 231-236.
- Hulth S., Aller R.C. & Gibert F. (1999)** Coupled anoxic nitrification/manganese reduction in marine sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 63: 49-66.
- Hyacinthe C., Anschutz P., Jouanneau J.-M. & Jorissen F.J. (2001)** Early diagenesis processes in the muddy sediment of the Bay of Biscay. *Mar. Geol.* 177: 111-128.

- I -

- Ifremer (2005)** Le bloom de *Phaeocystis* en Manche orientale. Nuisances socio-économiques et/ou écologiques ? *Direction de l'Environnement et de l'Aménagement Littoral et Direction des Ressources vivantes, IFREMER*. 39 pp.
- Incera M., Cividanes S.P., Lastra M. & Lopez J. (2003)** Temporal and spatial variability of sedimentary organic matter in sandy beaches on the northwest coast of the Iberian Peninsula. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 58: 55-61.

- J -

- Jahnke R.A. (1988)** A simple, reliable, and inexpensive pore-water sampler. *Limnol. Oceanogr.* 33: 483-487.
- Jahnke R.A. & Chistiansen M.B. (1989)** A free-vehicle benthic chamber instrument for sea floor studies. *Deep Sea Res.* 36: 625-637.
- Jahnke R.A., Nelson J.R., Marinelli R.L. & Eckman J.E. (2000)** Benthic flux of biogenic elements on the southeastern US continental shelf: influence of pore water advective transport and benthic microalgae. *Cont. Shelf Res.* 20: 109-127.
- Jahnke R., Richards M., Nelson J., Robertson J., Rao A. & Jahnke D. (2005)** Organic matter remineralization and porewater exchange rates in permeable South Atlantic Bight continental shelf sediments. *Cont. Shelf Res.* 25: 1433-1452.

- Janssen F., Faerber P., Huettel M., Meyer V. & Witte U. (2005)** Pore-water advection and solute fluxes in permeable marine sediment: Calibration and performance of the novel benthic chamber system Sandy. *Limnol. Oceanogr.* 50: 768-778.
- Jeffrey S.W. & Wright S.W. (1994)** Photosynthetic pigments in the Haptophyta in Green JC, Leadbeater B. (Eds) *The Haptophyta Algae. Systematic Association Special Volume.* Clarendon Press, Oxford, p 11-132.
- Jenkins M. & Kemp M. (1984)** The coupling of nitrification and denitrification in two estuarine sediment. *Limn. Oceanogr.* 29: 609-619.
- Jensen K., Sloth N., Risgaard-Petersen N. & Revbesch N. (1994)** Estimation of nitrification and denitrification from microprofiles of oxygen and nitrate in model sediment systems. *Appl. Env. Microbiol.* 60: 2094-2100.
- Jensen K., Jensen M. & Kristensen E. (1996)** Nitrification and denitrification in Wadden Sea sediments (Konigshafen, Island of Sylt, Germany) as measured by nitrogen isotope pairing and isotope dilution. *Aq. Microb. Ecol* 11: 181-191.
- Jickells T.D. & Rae J.E. (1997)** Biogeochemistry of intertidal sediments. Cambridge University Press, Cambridge, 193 pp.
- Joint I. & Pomeroy A. (1992)** Phytoplankton biomass and production in the Southern North Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 99: 169-182.
- Jones J.G. (1974)** Some observations on direct counts of freshwater bacteria obtained with a fluorescence microscope. *Limnol. Oceanogr.* 19: 540-543.
- Jones M. (1969)** Phytoplankton studies in the Menai Strait. PhD Thesis, *University of Wales, Bangor*, 183 p.
- Jorgensen B.B. (1983)** Processes at the sediment-water interface. In *The major biogeochemical cycles and their interactions*, Bolin, B. & Cook R.B. (Eds), Wiley and sons, New York, 477-509.
- Jorgensen B.B. (1996)** On Material flux in the sediment, Eutrophication in coastal marine ecosystems Vol 52, USA, American Geophysical Union, 115-135.

- K -

- Kelly J.R. & Nixon S. (1984)** Experimental studies of the effect of organic deposition on the metabolism of a coastal marine bottom community. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 17: 157-169.
- Kerner M. & Gramm H. (1995)** Changes in oxygen consumption at the sediment-water interface formed by settling seston from the Elbe estuary. *Limnol. Oceanogr.* 40: 544-555.
- King P., Kennedy H., Newton P.P., Jickells T.D., Brand T., Calvert S., Cauwet G., Etcheber H., Head B., Khripounoff A., Manighetti B. & Miquel J.C. (1998)** Analysis of total and organic carbon and total nitrogen in settling oceanic particles and a marine sediment: an interlaboratory comparison. *Mar. Chem.* 60: 203-216.
- Kim D.-H., Matsuda O. & Yamamoto T. (1996)** Nitrification, denitrification and Nitrate reduction rates in the sediment of Hiroshima Bay, Japan *J. of Oceanogr.* 53: 317- 324.
- Kjørboe T., Grossart H.-P., Ploug H. & Tang K. (2002)** Mechanisms and rates of bacterial colonization of sinking aggregates. *Appl. Environ. Microbiol.* 68: 3996-4006.
- Koike I. & Hattori A. (1978)** Simultaneous determination of nitrification and nitrate reduction in coastal sediment by an 15N dilution technique. *Appl. Environ. Microbiol.* 35: 853-857.
- Kolmogorov A.N. (1941)** The local structure of turbulence in incompressible viscous fluid for very large Reynold's numbers. *Dokl. Acad. Nauk. SSSR* 30: 299-303.
- Koop K., Boynton R., Wulff F. & Carman R. (1990)** Sediment-water oxygen and nutrient exchanges along a depth gradient in the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 63: 65-77.
- Koop-Jacobsen K. & Gibblins A. (2002)** Tidal Flushing of Ammonium From Intertidal Salt Marsh Sediments: The Relative Importance of Adsorbed Ammonium. *Biol. Bull.* 203: 258-259.
- Koroleff F. (1969)** Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *International Council of The Exploration of The Sea* 9: 1-6.
- Kristensen E., Jensen M.H. & Aller R.C. (1991)** Direct measurement of dissolved inorganic nitrogen exchange and denitrification in individual polychaete (*Nereis virens*) burrows. *J. Mar. Res.* 49: 355-377.
- Kuwaie T., Kamio K., Inoue T., Miyoshi E. & Uchiyama Y. (2006)** Oxygen exchange flux between sediment and water in an intertidal sandflat, measured in situ by the eddy-correlation method. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 307: 59-68.
- Kuwaie T., Kibe E. & Nakamura Y. (2003)** Effect of emersion and immersion on the porewater nutrient dynamics of an intertidal sandflat in Tokyo Bay. *Est. Coast. Shelf Sci.* 57: 929-940.

- L -

- Laane R.W., Groneveld G., de Vries A., van Bennekom J. & Sydow S. (1993)** Nutrients (P, N, Si) in estuary : seasonal and year-to-year variation and fluxes to the North Sea. *Oceanol. Acta* 16: 607-616.
- Laima M. (1991)** Ammonium pools in marine sediments. PhD dissertation, *University of Aarhus*, 208 pp.

- Laima M. (1992)** Extraction and seasonal variation of NH₄⁺ pools in differnts types of coastal marine sediments. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 82: 75-84.
- Lafite R., Shimwell S., Grochowski N., Dupont J.P., Nash L., Salomon J.-C., Cabioch L., Collins M. & Gao S. (2000)** Suspended particulate matter fluxes through the Straits of Dover, English Channel: observations and modelling. *Oceanol. Acta* 23: 687-699.
- Lamy D. (2006)** Dynamique bactérienne en Manche orientale -Relation avec les poussées de *Phaeocystis globosa*. Thèse de Doctorat, *Université du Littoral Côte d'Opale*, 385 pp.
- Lamy D., Artigas L.-F., Jauzein C., Lizon F. & Cornille V. (2006)** Coastal bacterial viability and production in the eastern English Channel : A case study during a *Phaeocystis globosa* bloom. *J. Sea Res.* 56: 227-238.
- Lancelot C., Billen G., Sournia T., Weisse T., Coljin F., Davis A. & Wassman P. (1987)** *Phaeocystis* bloom and nutrient enrichment in the continental coastal zones of the North Sea. *Ambio* 16: 38-46.
- Lancelot C., Wassmann P. & Barth H. (2004)** Ecology of *Phaeocystis*-dominated ecosystems. *J. Mar. Systems* 5: 1-4.
- Lancelot C. (1995)** The mucilage phenomenon in the continental coastal waters of the North Sea. *Scie Tot. Env.* 165: 83-102.
- Lancelot C. & Rousseau V. (1994)** The Haptophyte Algae. Ecology of *Phaeocystis*: the key role of colony forms. In: Green J.C. and Leadbeater B.S.C (eds.). Oxford, 229-245.
- Lastra R., de La Huz A., Sánchez-Mata I.F., Rodil K., Aerts S., Beloso S. & López J. (2006)** Ecology of exposed sandy beaches in northern Spain: Environmental factors controlling macrofauna communities. *J. Sea Res.* 55: 128-140.
- Lee S.H., Kang Y.C. & Furhman L. (1995).** Imperfect retention of natural bacterioplankton cells by glass fibers filters. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 119 285-290
- Lerat Y., Lassere P. & Le Corre P. (1990)** Seasonal changes in pore water concentrations of nutrients and their diffusive fluxes at the water-sediment interface. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 135: 135-160.
- Lesen A. (2006)** Sediment organic matter composition and dynamics in San Francisco Bay, California, USA: Seasonal variation and interactions between water column chlorophyll and the benthos. *Est. Coast. Shelf Sci.* 66: 501-512.
- Lesieur M. (1994)** La turbulence. Presse Universitaire de Grenoble (Eds), Grenoble, 248 p.
- Li Y.H. & Gregory S. (1974)** Diffusion of ions in seawater and in deep-sea sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 38: 703-714.
- Li M.Z. & Amos C.L. (1999)** Field observation of bedforms and sediment transport threshold of fine sand under combined waves and currents. *Mar. Geol.* 158: 147-160.
- Llewellyn C.A. & Gibbs S.W. (2000)** Intra-class variability in the carbon, pigment and biomineral content of prymnesiophytes and diatoms. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 144: 265-283.
- Lohse L., Malschart J., Slomp W., Helder W. & Van Raaphorst W. (1993)** Nitrogen cycling in North Sea sediments : interaction of denitrification and nitrification in offshore and coastal areas. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 101: 283-296.
- Lohse L., Kloosterhuis R., Van Raaphorst W. & Helder W. (1996)** Denitrification rates in continental shelf sediments of the North Sea : acetylene block technique vs. isotope pairing. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 132: 169-179.
- Loquet N., Rybarczyk H. & Elkaim B. (2000)** Echanges de sels nutritifs entre la zone côtière et un système estuarien intertidal: la baie de Somme (Manche, France). *Oceanol. Acta* 23: 47-64.
- Lorenzen C.J. (1967)** Determination of chlorophyll and pheo-pigments: Spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.* 12: 343-346.
- Luther III G.W., Brendel P.J., Lewis B.L., Sundby B., Lefrancois L., Silverberg N. & Nuzzio D. (1998)** Oxygen, manganese, iron, iodide, and sulfide distributions in pore waters of marine sediments measured simultaneously with a solid state voltammetric microelectrode. *Limnol. Oceanogr.* 43: 325-333.

- M -

- MacIntyre A.D., Munro A.L.S. & Steele J.H. (1970)** Energy flow in a sand ecosystem. In: Steele J.H. (Ed) Marine food chains. Oliver and Boyd, Edinburgh, pp 19-31.
- MacIntyre H.L. & Cullen J.J. (1995)** Fine-scale vertical resolution of chlorophyll and photosynthetic parameters in shallow-water benthos. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 122: 227-237.
- Mackin J.E. & Aller R.C. (1984)** Ammonium adsorption in marine sediments. *Limnol. Oceanogr.* 29: 250-257.
- MacLachlan A. (1989)** Water filtration by dissipative beaches. *Limnol. Oceanogr.* 34:774-780
- MacLachlan A. & Turner I. (1994)** The Interstitial Environment of Sandy Beaches. *Mar. Ecol.-Publ. Stn. Zool. Napoli* 15:177-211.
- MacLachlan A., De Ruyck A.M. & Hacking N. (1996)** Community structure on sandy beaches: pattern of richness and zonation in relation to tide range and latitude. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 69: 451-467.
- Mac Lusky D.S., Briche N., Desprez M., Duhamel S., Rybarczyk H. & Elkaim B. (1996)** The benthic production of the baie of Somme, France. Biology and Ecology of Shallow Coastal Waters, 28 EMBS Symposium. Olsen & Olsen (Eds) : 225-231.
- Malan D.E. & McLachlan A. (1991)** In situ benthic oxygen fluxes in a nearshore coastal marine system: a new approach to quantify the effect of wave action. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 73: 69-81.

- Malcom & Sivyer (1999)** Nutrient recycling in intertidal sediments *In: Jickells & Rae : Biogeochemistry of intertidal sediments.* Cambridge University Press, Cambridge, p 59-84.
- Marinelli R.L. (1994)** Effect of polychaetes on silicate dynamics and fluxes in sediments : Importance of species, animal activity and polychaetes effects on benthic diatoms. *J. Mar. Res.* 50 : 745-779.
- Marinelli R.L. & Boudreau B.P. (1996)** An experimental and modeling study of pH and related solutes in an irrigated anoxic coastal sediment. *J. Mar. Res.* 54: 936-966.
- Marinelli R.L. & Woodin S.A. (2002)** Experimental evidence for linkages between infaunal recruitment, disturbance, and sediment surface chemistry. *Limnol. Oceanogr.* 47: 221-229.
- Manheim F.T., Dwight L. & Belastock R.A. (1974)** Porosity, density, grain density, and related physical properties of sediments from the Red Sea Drill Cores. *In Initial reports of the deep-sea drilling project, Whitmarsh R.B. , Wesser O.E. & Ross, DA. (Eds), US Government Printing Office , 887-907.*
- Martin W.M., Bender M., Leinen M., Orchardo J. & Isern A. (1991)** Benthic organic carbon degradation and biogenic silica dissolution in the central equatorial Pacific. *Deep Sea Res.* 38 :1481-116.
- Mauvais J.L., Bassoullet P., Loizeau V., Monbet Y. & Morin, J. (1995)** Synthèse des connaissances sur l'estuaire de la Seine. *IFREMER.* 129 pp + annexes.
- Mermillod-Blondin F., François-Carcaillet F. & Rosenberg R. (2005)** Biodiversity of benthic invertebrates and organic matter processing in shallow marine sediments: an experimental study. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 315: 187-209.
- Meyer-Reil L.A., Dawson R., Liebezeit G. & Tiedge H. (1977)** Fluctuations and Interactions of bacterial activity in sandy beach sediments and overlying waters. *Mar. Biol.* 48: 161-173.
- Meyer-Reil L.A. (1994)** Microbial life in sedimentary biofilm : the challenge to microbial ecologists. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 112: 303-311.
- Michaud E., Desrosiers G., Mermillod-Blondin F., Sundby B. & Stora S. (2005)** The functional group approach to bioturbation: The effects of bio-diffusers and gallery-diffusers of the *M. bathica* community on sediment oxygen uptake. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 326: 77-85.
- Middelburg J.J. (1993)** Turbidities provide a unique opportunity to study diagenetic processes. *Geol. Mijnbouw* 72: 15-21.
- Middelburg J.J., Vlug P. & van der Nat F.J (1993)** Organic matter mineralization in marine systems. *Glob. Planet. Changes* 8: 47-58.
- Middelburg J.J., Duarte C.M., Gattuso J.-P. (2005)** Respiration in coastal benthic communities. *In: del Giorgio P.A. & Williams P.J. (Eds), Respiration in aquatic ecosystems, Oxford University Press, pp 206-224.*
- Migné A., Spilmont N. & 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). *Cont. Shelf Res.* 24: 1437-1449.
- Miron G. & Kristensen E. (1993)** Factors influencing the distribution of nereid polychaetes: the sulfide aspect. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 93: 143-153.
- Moestrup O. (1979)** Identification by electron microscopy of marine nanoplankton from New Zealand, including the description of four new species. *New Zealand J. Bot.* 17: 61-95.
- Morse J.W. & Morin J. (2005)** Ammonium interaction with coastal marine sediments: influence of redox conditions on K*. *Mar. Chem.* 95: 107-112.
- Morin J. & Morse J.W. (1999)** Ammonium release from resuspended sediments in the Laguna Madre estuary. *Mar. Chem.* 39: 283-296.
- Mortimer R.J., Davey J.T., Krom M.D., Wartson P.G., Frickers P.E. & Clifton R.J. (1999)** The effect of macrofauna on porewater profiles and nutrient fluxes in the intertidal zone of the Humber estuary. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 48: 683-699.
- Mullin J.B. & Riley J.P. (1955)** The colorimetric determination of silicate with special reference to sea and natural waters. *Analytica Chimica acta* 12: 162-176.
- Murphy J. & Riley J.P. (1962)** A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica acta* 27: 31-36.
- Murray C.N. & Riley J.P. (1969)** The solubility of gases in distilled water and sea-water. II. Oxygen. *Deep Sea Research* 16: 311-320.

- N -

- Nakamura Y., Satoh H., Okabe S. & Watanabe Y. (2004)** Photosynthesis in sediments determined at high spatial resolution by use of microelectrodes. *Wat. Res.* 38: 2440-2448.
- Nealson K.H. & Stahl D.A. (1997)** Microorganisms and biogeochemical cycles: What can we learn from layered microbial communities. *In: Banfield J.H. & Nealson K.H. (Eds.), Geomicrobiology: Interactions Between Microbes and Minerals. Mineralogical Society of America Reviews in Mineralogy* 35. Washington pp. 1-34.
- Nishio T., Koike I. & Hattori A. (1983)** Estimates of denitrification and nitrification in coastal and estuarine sediments. *Appl. Environ. Microbiol* 45: 444-450.

Nuccio C., Mellillo C., Massui L. & Innamorati M. (2003) Phytoplankton abundance community structure and diversity in the eutrophicated ortebello lagoon (Tuscany) from 1995 and to 2001. *Oceanol. Acta* 26: 15-25.

- O -

Okobukhov A.M. (1941) Spectral energy distribution in a turbulent flow. *Dokl. Acad. Nauk. SSSR*, 32: 22-24.

Orbi A. & Salomon J.-C. (1988) Dynamique de marée dans le golfe normand-breton. *Oceanol. Acta* 11: 55-65.

Osinga R., Kop A., Duineved G., Prins R. & Van Duyl F. (1995) Benthic mineralization at two locations in the southern North Sea. *J. Sea Res.* 36: 181-191.

Overnell J., Edwards A., Grantham B.E., Harvey S.M., Jones K.J., Leftley J.W. & Smallman D. (1995) Sediment-water column coupling fate of the spring phytoplankton bloom in Loch Linnhe, a scottish Fjordic Loch. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 41: 1-19.

- P -

Pamatmat M.M. (1965) A continuous-flow apparatus for measuring metabolism of benthic communities. *Limnol. Oceanogr.* 10: 486-489.

Pardal M.A., Marques J., Metelo I., Lillebo A. & Flint M. (2000) Impact of eutrophication on the life cycle, population dynamics and production of *Amphitoe valida* (Amphipoda) along an estuarine gradient. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 196: 207-290.

Peperzak L., Colijn F., Vrieling E.G., Gieskes W.W.C. & Peeters J.C.H. (2000) Observations of flagellates in colonies of *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae): a hypothesis for their position in the life cycle. *J. Plankton Res.* 22: 2181-2203.

Peñuelas J. & Estiarte M. (1998) Can elevated CO₂ affect secondary metabolism and ecosystem function. *TRENDS Ecol. Evol.* 13 :20-24.

Pérès J.-M. (1961) Océanographie biologique et biologie Marine. Presses universitaires de France (Eds), Paris 541 pp.

Petersen C.G. (1913) Evaluation of the Sea: The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. *Rep. Danish Biol. Stat.* 21: 1-42.

Pingree R.D. & Maddock L. (1977) Tidal residuals in the English Channel. *J. of the Mar. Biol. Ass. UK* 57: 339-354.

Pomeroy L.R. (1959) Algal productivity in salt marshes of Georgia. *Limnol. Oceanogr.* 4: 386-397.

Porter K.G. & Feig Y.S. (1980) The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 25: 943-948.

Prastka K.E. & Jickells S.J. (1995) Sediment/water exchange of phosphorus at two intertidal sites on the Great Ouse estuary, S.E. England. *Neth. J. Aquat. Ecol* 28: 397-403.

Precht E. & Huettel M. (2003) Advective pore water exchange driven by surface gravity waves and its ecological implications. *Limnol. Oceanogr.* 48: 1674-1684.

Precht E., Franke U., Polerecky L. & Huettel M. (2004) Oxygen dynamics in permeable sediments with wave-driven pore water exchange. *Limnol. Oceanogr.* 49:693-705.

- R -

Rabouille C., Denis L., Dedieu K., Stora G., Lansard B. & Grenz C. (2003) Oxygen demand in coastal marine sediments: comparing in situ microelectrodes and laboratory core incubation. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 28: 49-69.

Raffaelli D. & Hawkins C.M. (1999) Intertidal ecology. Kluwer academic publishers (Eds) pp 356.

Rahm L., Conley D.J., Sanden P., Wulff F. & Stalnacke P. (1996) Time series analysis of nutrient inputs to the Baltic Sea and changing DSi/DIN ratio. *Mar. Prog. Ecol. Ser.* 130: 221-228.

Ramsay A.J. (1984) Extraction of bacteria from soil: efficiency of shaking or ultrasonication as indicated by direct counts. *Soil Biol. Bioch.* 16: 475-481.

Rao A., McCarthy M.J., Gardner W. & Jahnke R. (2007) Respiration and denitrification in permeable continental shelf deposits on the South Atlantic Bight: Rates of carbon and nitrogen cycling from sediment column experiments. *Cont. Shelf Res.* 27: 1801-1819.

Rasheed M., Badran M. & Huettel M. (2003) Influence of sediment permeability and mineral composition on organic matter degradation in three sediment from the Gulf of Aqaba. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57: 369-384.

Reimers C., Stecher H., Taghon G., Fuller C., Huettel M., Rusch A., Ryckelynck N. & Wild C. (2004) In situ measurements of advective solute transport in permeable shelf sands. *Cont. Shelf Res.* 24:183-201.

Redfield A.C., Ketchum B.H. & Richards F.A. (1963) The influence of organisms on the composition of sea-water *In: The Sea*. Hill, M.N. (Eds). Interscience, New York. Vol. 2 : 26-77.

Revbesch N.P., Jorgensen B.B. & Brix O. (1981) Primary production of microalgae in sediment measured by oxygen microprofile. *Limnol. Oceanogr.* 26: 717-730.

- Revbesh N.P. (1989).** An oxygen microsensor with a gard electrode. *Limnol. Oceanogr.* 28: 749-756.
- Riaux-Gobin C. (1997)** Le microphytobentos *In: Dauvin J.-C. (Ed) Les biocénoses marines et littorales des côtes Atlantique, Manche et Mer de Nord – synthèse, menaces et perspective.* MNH, Paris : 103-111.
- Richardson L.F. (1922)** Weather prediction by numerical processes. Cambridge University Press (republished by Dover, New York, 1965), 420 pp.
- Rickert D. (2000)** Dissolution kinetics of biogenic silica in marine environments. *In: Reports on Polar Research* 351.
- Riedl R.J. (1971)** How much seawater passes through sandy beaches ? *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 56:923-946.
- Riedl R.J., Huang N. & Machan R. (1972)** The subtidal pump: Mechanism of interstitial water exchange by wave action. *Mar. Biol.* 13: 210-221.
- Riedl R.J. & Machan R. (1972)** Hydrodynamic patterns in lotic intertidal sands and their bioclimatological implications. *Mar. Biol.* 13: 179-209.
- Riegman R., Colijn F., Malschaert, J.P., Kloosterhuis T. & Cadee G.C. (1990)** Assessment of growth rate limiting nutrients in the North Sea by the use of nutrient-uptake kinetics. *Neth. J. Sea Res.* 26: 53-60.
- Riegman R., Noordeloos A.M. & Cadee G.C. (1992)** *Phaeocystis* blooms and eutrophication of the continental coastal zones of the North Sea. *Mar. Biol.* 112: 479-484.
- Riegman R. & Van Boekel W. (1996)** The ecophysiology of *Phaeocystis globosa*: a review. *J. Sea Res.* 5: 235-242.
- Riegman R., Steward G.F. & Azam F. (2000)** Dynamics of bacterial community composition and activity during a mesocosm diatom bloom. *Appl. Environ. Microbiol.* 66: 578-587.
- Riggs S.R., Snyder A., Hine A. & Mearns L. (1996)** Hardbottom morphology and relationship to the geologic framework. *J. Sediment Res. A.* 66: 830-846.
- Riou S.A. (1999)** Cycle de l'azote à l'interface eau-sédiment dans le Bassin d'Arcachon: rôle des bactéries dans les processus de pertes en azote (nitrification-dénitrification). Thèse de doctorat, *Université de Bordeaux I*, 234 p.
- Rocha C. (1998)** Rhythmic ammonium regeneration and flushing in intertidal sediment of the Sado estuary. *Limnol. Oceanogr.* 43: 823-831.
- Rocha C. (2000)** Density-driven convection during flooding of warm, permeable intertidal sediments: the ecological importance of the convective turnover pump. *J. Sea Res.* 43: 1-14.
- Rocha C. & Cabral A.P. (1998)** The influence of tidal action on porewater nitrate concentration and dynamics in intertidal sediment of the Sado estuary. *Estuaries* 21: 635-645.
- Rosenfeld J. (1979)** Ammonium adsorption in nearshore anoxic sediments. *Limnol. Oceanogr.* 24: 356-364.
- Rousseau V., Becquevort S., Parent J.-Y., Gasparini S., Daro M.-H., Tackx M. & Lancelot C. (2000)** Trophic efficiency of the planktonic food web in a coastal ecosystem dominated by *Phaeocystis* colonies. *J. Sea Res.* 43: 357-372.
- Rowe G.T., Clifford C.H., Smith K.L. & Hamilton P.L. (1975)** Benthic nutrient regeneration and its coupling to primary productivity in coastal waters. *Nature* 255: 215-217.
- Rowe G.T., Boland G.S., Phoel W.C., Anderson R.F. & Biscaye P.E. (1994)** Deep Sea floor respiration as an indication of lateral input of biogenic detritus from continental margins. *Deep Sea Res.* 41: 657-668.
- Rusch A. & Huettel M. (2000)** Advective particle transport into permeable sediments - evidence from experiments in an intertidal sandflat. *Limnol. Oceanogr.* 45: 525-533.
- Rusch A., Huettel M. & Forster S. (2000)** Particle organic matter in permeable marine sands – Dynamics in time and depth. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 51: 399-414.
- Rysgaard S., Christensen P.B. & Nielsen L.P. (1995)** Seasonal variation in nitrification and denitrification in estuarine sediment colonized by benthic microalgae and bioturbating infauna. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 126: 111-121.

- S -

- Salomon J.C. & Breton M. (1993)** An atlas of long-term currents in the Channel. *Oceanol. Acta* 16: 449-455.
- Salvat B. (1967)** La macrofaune carcinologique endogée des sédiments meubles intertidaux (Tanaïdés, Isopodes et Amphipodes), éthologie, bionomie et cycle biologique. Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle, Série A Zoologie, Tome XLV, Editions du Museum, Paris.
- Santschi P., Hohener P., Benoit G. & Buchholtz-ten brink M. (1990)** Chemical processes at the sediment-water interface. *Mar. Chem.* 30: 269-315.
- Savant S.A., Rieble D.D. & Thibodeaux L.J. (1987)** Convective transport within stable river sediments. *Water Resour. Res.* 23: 1763-1768.
- Schallenberg M. & Kalff J. (1993)** The ecology of sediment bacteria in lakes and comparaisons with other aquatic ecosystems. *Ecology* 74: 1214-1249.
- Schapira M. (2005)** Dynamique spatio-temporelle de *Phaeocystis globosa* en Manche orientale : effets de la turbulence et des apports sporadiques en sels nutritifs. Thèse de doctorat d'université, *Université des Sciences et Techniques de Lille*, 228 pp.
- Schapira M., Seuront L. & Gentilhomme V. (2006)** Effects of small-scale turbulence on *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae) growth and life-cycle. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 335: 27-38.
- Scherrer B. (1984)** Biostatistique. Gaetan Morin (Ed), 851 p .

- Schink D. R. & Guinasso N. L. (1977)** Modelling the influence of bioturbation and other processes on calcium carbonate dissolution. In *The fate of fossil fuel CO₂ in the oceans*. (ed. N. R. Anderson and A. Malahoff), pp. 375-399. Plenum.
- Schlüter M. & Rickert D. (1998)** Effect of pH on the measurement of biogenic silica. *Mar. Chem.* 63: 81-92.
- Schwinghamer P., Hargrave B., Peer D. & Hawkins C.M. (1986)** Partitioning of production and respiration among size group of organisms in an intertidal benthic community. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 31: 131-142.
- Sedrati M. (2002)** Analyse des courants tidaux sur un estran macrotidal : Baie de Wissant, Pas-de-Calais, Nord de la France. Mémoire de DEA, *Université du Littoral Côte d'Opale*, 51p.
- Seródio J. & Catarino F. (1999)** Fortnightly light and temperature variability in estuarine intertidal sediments and implications for microphytobenthos primary productivity. *Aquat Ecol* 33: 235-241.
- Seuront L. & Schmitt F.G. (2005)** Multiscaling statistical procedures for the exploration of biophysical couplings in intermittent turbulence. Part II. Applications. *Deep-Sea Res. II* 52: 1325-1343.
- Shum K.T. (1992)** Wave-induced advective transport below a rippled Water-Sediment Interface. *J. Geophys. Res. Oceans* 97: 789-808.
- Shum K.T. & Sundby B. (1996)** Organic matter processing in continental shelf sediments—The subtidal pump revisited. *Mar. Chem.* 53: 81-87.
- Sloth N., Noelsen L. & Blackburn T. (1992)** Measurement of nitrification in sediments cores using acetylene inhibition. *Limnol. Oceanogr.* 37: 1108-1112.
- Smith S.V. & Hollibaugh J.T. (1993)** Coastal metabolism and the oceanic organic carbon balance. *Rev. Geophysics* 31: 75-89.
- Smorzewsky W. & Schmidt E.L. (1991)** Numbers, activities and diversity of autotrophic ammonia-oxidizing autotrophic bacteria in a freshwater eutrophic lake sediment. *Can. J. Microb.* 37: 828-833.
- Soetaert K., Herman P.M.J. & Middelburg J.J. (1996)** A model of early diagenesis processes from the shelf to abyssal depths. *Geochim. Cosmochim. Acta* 60: 1019-1040.
- Spilmont N. (2004)** Métabolisme benthique intertidal en milieu marin et estuarien : mesures in situ de la production et de la respiration, variabilité spatio-temporelle et bilans. Thèse de doctorat d'université, *Université du Littoral Côte d'Opale*, 344 p.
- Spilmont N., Migné A., Lefebvre A., Artigas L.F., Rauch M. & Davoult D. (2005)** Temporal variability of intertidal benthic metabolism under emersed conditions in an exposed sandy beach (Wimereux, eastern English Channel, France). *J. Sea Res.* 53: 161-167.
- Sthal L.J. (2003)** Microphytobenthos, their extracellular polymeric substances, and the morphogenesis of intertidal sediments. *Geomicrob. J.* 20: 463-478.
- Strickland J. D. & Parsons T. R. (1972)** A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Resour. Board Can.* 167: 1-31.
- Sundback K., Miles A., Hulth S., Pihl L., Engstrom P., Selanders E. & Svenson A. (2003)** Importance of benthic nutrient regeneration during initiation of algal blooms in shallow bays. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 246: 115-126.
- Sundby B., Gobeil N., Silverberg N. & Mucci A. (1992)** The phosphorus cycle in coastal marine sediment. *Limnol. Oceanogr.* 37: 1129-1145.
- Sverdrup H.U., Johnson M.W. & Fmeming R.H. (1962)** The Oceans: their physics, chemistry and general biology. Englewoods Cliffs, NJ Prentice Hall.

- T -

- Tahey T.M., Duineveld G.C., Berghuis E.M. & Helder W. (1994)** Relation between sediment-water fluxes of oxygen and silicate and faunal abundance at continental shelf, slope and deep water stations in the Northwest Mediterranean. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 104: 119-130.
- Thauer R.K., Jungermann K. & Decker K. (1977)** Energy conservation in chemotrophic anaerobic bacteria. *Bacterial Reviews* 41: 100-180.
- Thibodeaux L. J. & Boyle J. D. (1987)** Bedform-generated convective transport in bottom sediment. *Nature* 325: 341-343.
- Thomson J., Wallace H.E., Colley S. & Toole J. (1990)** Authigenic uranium in Atlantic sediments of the last glacial stage - a diagenetic phenomenon. *Earth. Plan. Sci. Letters* 98: 222-232.
- Tokunaga T., Matsunaga N. & Takahashi A. (2007)** NH₄⁺ adsorption characteristics of tidal flats along the Kumamoto coast of Ariake Sea. *J. Coast. Res.* 50: 879-883.
- Tomassone R. (1989)** Comment interpréter les résultats d'une régression linéaire ? Rapport de l'Institut Technique des Céréales et des Fourages (ITCF). 56 pp.
- Torréton J.P. (1991)** Importance des bactéries hétérotrophes aérobies dans une lagune tropicale. Biomasse, production et exportation. Thèse de doctorat d'université, *Université d'Aix-Marseille II*, 246 pp.
- Treguer P. & Le Corre P. (1975)** Manuel d'analyse des sels nutritifs dans l'eau de mer (utilisation de l'autoanalyseur Technicon II). *Université de Bretagne Occidentale*, 110 pp.

- Trimmer M., Gowen R.J., Stewart B.M. & Nedwell D.B. (1999)** The spring bloom and its impact on benthic mineralisation rates in western Irish Sea sediments. *Mar. Prog. Ecol. Ser.* 185: 37-46.
- Trowbridge J. & Elgar S. (2001)** Turbulence measurements in the surf zone. *J. Physical Oceanogr.* 31: 2403-2416.
- Tsang D.C.Y. & Susuki I. (1982)** Cytochrome c-554 as a possible donor in the hydroxylation of ammonia in *Nitrosomonas europaea*. *Can. J. Microbiol.* 60: 1018-1024.
- Tungaraza C., Rousseau V., Brion N., Lancelot C., Gichuki, J., Baeyens W. & Goyens L. (2003)** Contrasting nitrogen uptake by diatom and *Phaeocystis*-dominated phytoplankton assemblages in the North Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 292: 19-41.

- U -

- Ulmann W.J. & Aller R.C. (1982)** Diffusion coefficients in nearshore marine sediment. *Limnol. Oceanogr.* 27: 552-556.
- Unesco (1998)** Environment and development in coastal regions and in small islands. (<http://www.unesco.org/csi>)
- Usui T., Koike I. & Ogura N. (2001)** N₂O production, nitrification and denitrification in an estuarine sediment. *Est Coast. Shelf Sci.* 52: 769-781.

- V -

- Van Benneken A.J., Gieskes W.W.C. & Tijssen S.B. (1975)** Eutrophication of Dutch coastal waters. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B Biol. Sci.* 189: 359-374.
- Vance-Harris C. & Ingall E. (2005)** Denitrification pathways and rates in the sandy sediments of the Georgia continental shelf, USA. *Geochemical transaction* 6: 12-22.
- Van Dam G., Ozmidov R., Korotenko K. & Suijlen J. (1999)** Spectral structure of horizontal water movements in shallow seas with special reference to the North Sea, as related to the dispersion of dissolved matter. *J. Mar. Syst.* 21: 207-228.
- Van der Loeff M.M.R. (1981)** Wave effects on sediment water exchange in a submerged sand bed. *Neth. J. Sea Res.* 15: 100-112.
- Van Duyl F., Raaphorst W. & Koop A. (1993)** Benthic bacterial production and nutrient sediment-water exchange in sandy North Sea sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 100: 85-95.
- Van Es F.B. (1982)** Community metabolism of intertidal flats in the Ems-Dollard Estuary. *Mar Biol* 66: 95-108.
- Van Wambeke F. (1988)** Numération et taille des bactéries au moyen de l'analyse d'image couplée à l'épifluorescence. *Ann. Inst. Pasteur/ Microbiologie* 139: 261-272.
- Varela M. & Penas E. (1985)** Primary production of benthic microalgae in an intertidal sandflat of the Ria de Arosa, NW Spain. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 25: 111-119.
- Veldhuis M.J.W., Colijn F. & Venekamp L.A.H. (1986)** The spring bloom of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in Dutch coastal waters. *Neth. J. Sea Res.* 20 :37-48.
- Velji M.I. & Albright L.J. (1986)** Microscopic enumeration of attached marine bacteria of seawater, marine sediment, fecal matter and kelp blade samples following pyrophosphate and ultrasound treatments. *Can. J. Microbiol.* 32:121-126.
- Vidal M. & Morgui J.A. (2000)** Close and delayed benthic-pelagic coupling in coastal ecosystems: the role of physical constraints. *Hydrobiol.* 429: 105-113.
- Viollier E., Rabouille C., Apitz S.E., Breuer E., Chaillou G., Dedieu K., Furukawa Y., Grenz C., Hall P., Janssen F., Morford J.L., Poggiale J.-C., Roberts S., Shimmield T., Taillefer M., Tengberg A., Wenzhofer F. & Witte U. (2003)** Benthic biogeochemistry: state of the art technologies and guidelines for the future of in situ survey. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 286: 5-31.

- W -

- Walbusser G. & Marinelli R. (2006)** Macrofaunal modification of porewater advection: The role of species function, species interaction, and kinetics. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 311: 217-231.
- Webb J.E. & Theodor J. (1968)** Irrigation of submerged marine sands through wave action. *Nature* 220: 682-683.
- Webster I.T. & Taylor J.H. (1992)** Rotational dispersion in porous media due to fluctuating flows. *Water Res. Res.* 28: 109-119.
- Wirtz K.W. (2003)** Control of biogeochemical cycling by mobility and metabolic strategies of microbes in the sediments: an integrated model study. *FEMS Microbiol. Ecol.* 1557: 1-12.
- Wiese W. & Rheinheimer G. (1978)** Scanning electron microscopy and epifluorescence investigation of bacterial colonization of marine sand sediments. *Microb. Ecol.* 4: 175-188.
- Weisse T., & Scheffel-Moser U. (1990)** Growth and grazing loss rates in single-celled *Phaeocystis* sp.

(Prymnesiophyceae). *Mar. Biol* 106: 153-15.

Wollast R. (1974) The silica problem in *The Sea* vol. 5 Goldberg E.D. (Ed), Wiley, New York, pp 359-392.

Wollast R. (1991) The coastal organic carbon cycle: fluxes, sources and sinks. *In: Mantoura R.F.C, Martin J.-M. & Wollast R. (Eds), Ocean margin processes in global change, Wiley & Sons , New York, pp 469.*

Woods E.D., Armstrong F.A. & Richards F.A. (1967) Determination of nitrate in sea water by cadmium copper reduction to nitrite. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 47: 23-31.

- Y -

Yonn W.B. & Rosson R.A. (1990) Improved method of enumeration of attached surface bacteria for study of fluctuation in the abundance of attached and free-living bacteria in response to diel variation in seawater turbidity. *Appl. Env. Microbiol.* 56: 595-600.

- Z -

Zingone A., Chrétiennot-Dinet M.J., Lange M. & Medlin L. (1999) Morphological and genetic characterization of *Phaeocystis cordata* and *P. jahnii* (Prymnesiophyceae), two new species from the Mediterranean Sea. *J. Phycology* 35: 1322-1337.

LISTE DES FIGURES

Chapitre 1

Figure I-1 : Flux annuels (en Gt C.an⁻¹) et stocks estimés (en Gt C) de carbone en 2000 (Sources GIEC- Groupement International d'Expert sur le Climat).

Figure I-2 : Transformations de l'azote à proximité de l'interface eau-sédiment (d'après Bonin, 2000).

Figure I-3 : Cycle global de la silice (les chiffres indiquent les flux annuels en Gt de silice ; d'après Rickert, 2000). On remarque la faiblesse des voies d'apports de silice ainsi que les possibilités de transformations minérales qui renforcent l'importance du recyclage sédimentaire de cet élément.

Figure I-4 : Représentation schématique de la distribution des composés dissous majeurs dans les sédiments lacustres et marins (d'après Nealson & Sthal, 1997). Cette distribution reflète la séquence de réactions des principaux oxydants dans la colonne sédimentaire (oxygène > nitrate > oxydes de Mn > oxydes de Fe > sulfates).

Figure I-5 : Présentation des différentes échelles spatiales et temporelles interagissant sur le fonctionnement de la zone intertidale (d'après Malcom & Sivyer, 1999).

Figure I-6 : Répartition des sédiments perméables à l'échelle mondiale (d'après Emery, 1968). Ces sédiments apparaissent en noir sur le liseré côtier.

Figure I-7 : Processus de transport dominant (advection, diffusion et bioturbation) en fonction de la perméabilité et de la profondeur du sédiment (d'après Huettel et al., 2003).

Figure I-8 : Section d'un sédiment perméable dont l'eau interstitielle a été colorée à la rhodamine. (Photos M. Huettel, d'après Huettel et al., 1996). Le sédiment est soumis à un courant léger générant une advection rapide du traceur (qui se répartit initialement à l'horizontale).

Chapitre 2

Figure II-1 : Localisation de la zone d'étude.

Figure II-2 : Contexte climatique de la Manche Orientale.

A) Evolution annuelle des températures mensuelles (données Météo France).

B) Rose des vents calculée sur la période 1986/1995 au Cap Gris Nez (d'après Deboudt et al., 1999).

Figure II-3 : Représentation schématique du fleuve côtier (d'après Brylinski et al., 1991).

Figure II-4 : Représentation schématique de la zonation verticale d'un estran sableux selon le modèle de Salvat (1967) (d'après Spilmont, 2004).

Figure II-5 : Taxonomie de *Phaeocystis globosa* et clichés microscopiques.

A) cellules isolées en microscopie électronique montrant la présence de deux flagelles et d'un haptonème caractéristique de la classe (d'après Antajan et al., 2004).

B) et C) formes solitaire et coloniale observées en microscopie optique (source : <http://www.biol.tsukuba.ac.jp>).

Figure II-6 : Cycle de vie de *P. globosa* proposé par Peperzak et al. (2000), adapté d'après Schapira (2005).

Figure II-7 : Dépôts de mousse le long de la digue de Wimereux, juin 2004 (Photos M. Schapira).

Figure II-8 : Détail du système de fixation hermétique de la plaque supérieure sur le haut de la carotte.

A) Coupe longitudinale du tube de prélèvement (modifié d'après Denis, 1999).

B) Photographie du système de fermeture (Photo L. Denis).

Figure II-9 : Dispositif expérimental d'incubation (d'après Denis & Grenz, 2001).

A) Représentation schématique du dispositif d'incubation.

B) Vue d'ensemble (Photo M. Rauch).

Figure II-10 : Dispositif de mesure de microprofils d'oxygène.

A) Photographie du dispositif de mesure complet.

B) Schéma des différents éléments du dispositif.

C) Interface du logiciel Profix®.

Figure II-11 : Les différentes étapes de la nitrifications (d'après Feray, 2000).

Figure II-12 : Exemple d'évolution temporelle de la concentration en ammonium au cours d'une incubation. La flèche noire indique l'injection d'eau saturée en acétylène dans la carotte.

Figure II-13 : Photographies de suspensions de sédiments colorées au DAPI réalisées sans traitement préalable (A) et après un traitement visant à séparer les microorganismes de leur support (B). Les bactéries apparaissent en bleu du fait de la coloration de leur ADN par le DAPI tandis que la matière organique apparaît en jaune.

Figure II-14 : Abondances bactériennes mesurées après l'application de différents traitements visant à la séparation des bactéries de leur support (voir le détail des traitements dans le texte).

Chapitre 3

Figure III-1 : Flux totaux d'oxygène mesurés en baie de Canche le long d'un transect côte/large au cours de l'efflorescence printanière de 2002 (d'après Caudeville, 2002).

Figure III-2 : Localisation des différentes stations échantillonnées durant les campagnes de mars et mai 2003.

Figure III-3 : Répartition des différentes fractions granulométriques (selon la classification de Chamley, 1987) dans les sédiments superficiels des stations échantillonnées.

Figure III-4 : Profils moyens de porosité (abscisses) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) pour les sédiments échantillonnés au cours des campagnes de mars et mai 2003.

Figure III-5 : Profils moyens de carbone (noir) et d'azote organique (blanc) en fonction de la profondeur. Noter la différence d'échelles entre les stations sableuses (W et SC) et les stations estuariennes (ES et EM).

Figure III-6 : Valeurs moyennes des demandes benthiques en oxygène (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés au cours des campagnes de prélèvement de mars 2003 (gris) et mai 2003 (blanc). Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-7 : Valeurs moyennes des flux totaux d'ammonium (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés au cours des campagnes de prélèvement de mars 2003 (gris) et mai 2003 (blanc). Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-8 : Valeurs moyennes des flux totaux de nitrates (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés au cours des campagnes de prélèvement de mars 2003 (gris) et mai 2003 (blanc). Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-9 : Valeurs moyennes des flux totaux de nitrites (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés au cours des campagnes de prélèvement de mars 2003 (gris) et mai 2003 (blanc). Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-10 : Valeurs moyennes des flux totaux de phosphates (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés au cours des campagnes de prélèvement de mars 2003 (gris) et mai 2003 (blanc). Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-11 : Valeurs moyennes des flux totaux de silicates (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés au cours des campagnes de prélèvement de mars 2003 (gris) et mai 2003 (blanc). Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-12 : Représentation schématique des différentes formes de profils de concentrations mesurés dans les eaux interstitielles des sédiments marins en fonction de la profondeur (d'après Chailloux, 2003).

Figure III-13 :

A) Profils de concentrations d'oxygène (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) en fonction de la profondeur (ordonnées, en mm) mesurés au cours des échantillonnages de mars (gris) et mai (blanc) 2003. Les écart-types ne sont pas représentés par souci de lisibilité.

B) Flux diffusifs calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-14 :

A) Profils de concentrations d'ammonium (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) mesurés au cours des échantillonnages de mars (gris) et mai (blanc) 2003. Les écart-types ne sont pas représentés par souci de lisibilité.

B) Flux diffusifs calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-15 :

A) Profils de concentrations de nitrates (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) mesurés au cours des échantillonnages de mars (gris) et mai (blanc) 2003. Les écart-types ne sont pas représentés par souci de lisibilité.

B) Flux diffusifs calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-16 :

A) Profils de concentrations de nitrites (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) mesurés au cours des échantillonnages de mars (gris) et mai (blanc) 2003. Les écart-types ne sont pas représentés par souci de lisibilité.

B) Flux diffusifs calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-17 :

A) Profils de concentrations de phosphates (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) mesurés au cours des échantillonnages de mars (gris) et mai (blanc) 2003. Les écart-types ne sont pas représentés par souci de lisibilité.

B) Flux diffusifs calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-18 :

A) Profils de concentrations de silicates (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) mesurés au cours des échantillonnages de mars (gris) et mai (blanc) 2003. Les écart-types ne sont pas représentés par souci de lisibilité.

B) Flux diffusifs calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-19 : Relation entre les biomasses bactériennes (A), de Macrofaune (B) et l'intensité des processus de minéralisation.

Figure III-20 : Demande Benthique en Oxygène et flux totaux d'ammonium en fonction de la biomasse de macrofaune pour la station Sainte-Cécile. Les équations des régressions linéaires ainsi que les coefficients de détermination sont également indiqués.

Figure III-21 : Représentation schématique des processus de minéralisation à la station Wimereux lors des deux campagnes d'échantillonnage (PON : Azote organique particulaire, DON : Azote organique dissous). Les flèches représentent les flux des différents sels nutritifs exprimés en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

Figure III-22 : Représentation schématique des processus de minéralisation aux stations estuariennes lors des deux campagnes d'échantillonnage. (PON : Azote organique particulaire, DON : Azote organique dissous). Les flèches représentent les flux des différents sels nutritifs exprimés en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

Figure III-24 : Evolution des bilans d'azote entre mars et mai 2003 (t N. mois^{-1}). Les stocks marins de DIN, les apports atmosphériques et fluviaux sont donnés dans Boulard et al. (2006) et les besoins en azote du phytoplancton sont dérivés des données de productions primaires de Lamy et al. (2006).

Figure III-25 : Evolution conjointe du carbone organique et de la chlorophylle a (triangle blanc, données du suivi SOMLIT) au cours du printemps 2005. Le contenu en carbone organique des stations W (carré noir) et SC (rond noir) se lit sur l'axe des abscisses de gauche tandis que le contenu en carbone organique de la station EM (rond blanc) se lit sur l'axe des abscisses à droite.

Figure III-26 : Valeurs moyennes des demandes benthiques en oxygène (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurées au cours des campagnes de prélèvement du printemps 2005. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-27 : Valeurs moyennes des flux totaux d'ammonium (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurées au cours des campagnes de prélèvement du printemps 2005. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-28 : Valeurs moyennes des flux totaux de nitrates (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurées au cours des campagnes de prélèvement du printemps 2005. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-29 : Valeurs moyennes des taux de nitrification (en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurées au cours des campagnes de prélèvement du printemps 2005. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure III-30 : Comparaison entre les taux de nitrification mesurés par la technique de blocage à l'acétylène et les taux de nitrification estimés à partir de la stœchiométrie des réactions. L'équation de la droite de régression linéaire est précisée.

Figure III-31 : Représentation schématique du cycle de l'azote au sein des sédiments superficiels des stations Wimereux et Estuary Mud. Le processus d'ammonification est considéré comme étant la somme des flux d'ammonium et de nitrification tandis que la dénitrification est considérée comme la somme des flux de nitrates et de nitrification (Caffrey et al., 2003). Tous les flux sont exprimés en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

Figure III-32 : Profils d'oxygène (rouge) et de nitrates (vert) mesurés à l'état d'équilibre à l'aide de micro électrodes dans des carottes sédimentaires sans (A) et après (B) ajout de 300 μmol d'ammonium. La distribution et l'amplitude des activités de nitrification (jaune) et de dénitrification (gris) sont également présentées. La ligne en pointillés indique la limite de la zone oxiq. Adapté d'après Jensen et al. (1993).

Chapitre 4

Figure IV-1 : Evolution saisonnière de la température mesurée dans l'eau de l'estran de Wimereux au cours du suivi 2004/2006.

Figure IV-2 : Evolution saisonnière de la concentration en oxygène dissous mesurée dans l'eau surnageante des carottes. Les valeurs reportées correspondent aux moyennes des quatre carottes prélevées (les barres verticales représentent l'écart-type).

Figure IV-3 : Evolution temporelle des concentrations en sels nutritifs (ammonium, nitrates, nitrites, phosphates et silicates) mesuré dans l'eau surnageante des carottes au cours du suivi 2004/2006. Les valeurs reportées correspondent aux moyennes des quatre carottes prélevées (les barres verticales représentent l'écart-type).

Figure IV-4 : Evolution temporelle des rapports N/P et N/Si au sein de la masse d'eau surplombant l'estran. Les pointillés marquent le rapport N/P théorique de Redfield (N/P = 16).

Figure IV-5 : Evolution temporelle du pourcentage de particules fines de l'estran sableux de Wimereux (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

Figure IV-6 : Evolution de la porosité dans les sédiments superficiels de Wimereux.

A) Profil de porosité moyen obtenu avec l'ensemble des données.

B) Evolution temporelle de la porosité de surface au cours du suivi 2004/2006 (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

Figure IV-7 : Evolution de la matière organique dans les sédiments de Wimereux au cours du suivi 2004/2006.

A) Evolution du carbone organique.

B) Evolution de l'azote organique.

C) Relation entre ces deux paramètres (les points blancs correspondent aux périodes de dépôt de mousse sur l'estran) et comparaison au rapport de Redfield (106/16).

Figure IV-8 : Evolution temporelle du rapport molaire C/N. La ligne en pointillé indique le rapport théorique déduit des équations de Redfield.

Figure IV-9 : Evolutions conjointes de la température de l'eau (pointillé) et de l'abondance bactérienne à l'interface eau-sédiment (trait plein, moyenne \pm écart-type).

Figure IV-10 : Présentation des différents morphotypes bactériens.

A) Composition moyenne de la communauté bactérienne.

B) Evolution temporelle de la proportion de cellules en division.

Figure IV-11 : Evolution temporelle de la densité de la macrofaune dans les sédiments de la plage de Wimereux. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure IV-12 : Evolution temporelle de la biomasse de la macrofaune dans les sédiments de la plage de Wimereux. Les barres verticales représentent l'écart-type.

Figure IV-13 : Evolution temporelle de la demande benthique en oxygène moyenne (+/- Ecart-type) des sédiments de Wimereux au cours du suivi 2004/2006 (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

Figure IV-14 : Evolution temporelle des flux moyens d'ammonium (+/- Ecart-type) des sédiments de Wimereux au cours du suivi 2004/2006 (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

Figure IV-15 : Evolution temporelle des flux moyens de nitrates (+/- Ecart-type) des sédiments de Wimereux au cours du suivi 2004/2006 (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

Figure IV-16 : Evolution temporelle des flux moyens de nitrites (+/- Ecart-type) des sédiments de Wimereux au cours du suivi 2004/2006 (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

Figure IV-17 : Evolution temporelle des flux moyens de phosphates (+/- Ecart-type) des sédiments de Wimereux au cours du suivi 2004/2006 (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

Figure IV-18 : Evolution temporelle des flux moyens de silicates (+/- Ecart-type) des sédiments de Wimereux au cours du suivi 2004/2006 (en grisé, période de dépôts phytodétritiques).

Figure IV-19 : Profils moyens de concentrations en ammonium et nitrates (abscisse, en $\mu\text{mol.l}^{-1}$) en fonction de la profondeur (ordonnées, en cm) mesurés lors d'épisodes de dépôt de mousse (noir) et sur l'ensemble des autres dates (blanc). Les barres horizontales représentent l'écart-type.

Figure IV-20 : Flux diffusifs d'ammonium (A) et de nitrates (B) calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle durant le suivi 2004/2005. Les barres verticales représentent l'écart-type. (nd : no data).

Figure IV-21 : Flux diffusifs de silicates calculés à partir des profils de concentrations dans l'eau interstitielle durant le suivi 2004/2005. Les barres verticales représentent l'écart-type. (nd : no data).

Figure IV-22 : Evolution de la vitesse moyenne du vent (en m.s^{-1}) dans la zone de Boulogne-sur-mer au cours des hivers 2004 (trait plein) et 2005 (trait discontinu)(données METEO France).

Figure IV-23 : Températures atmosphériques moyennes mensuelles ($^{\circ}\text{C}$, courbe noire) et précipitations mensuelles totales (mm, barres grises) au cours des années 2004 et 2005 sur la zone de Boulogne-sur-mer (données METEO France).

Figure IV-24 : Relation entre la masse de carbone minéralisée et les biomasses bactériennes (A) et de macrofaune (B).

Figure IV-25 : Evolution temporelle des taux estimés de nitrification (cercles noirs) et dénitrification (cercles blancs) dans les sédiments superficiels de Wimereux au cours du suivi 2004/2005.

Figure IV-26 : Synthèse de la dynamique annuelle des concentrations en substances dissoutes (cercles noirs) ainsi que des principaux flux benthiques (cercles blanc): Oxygène (A), Ammonium (B) et Nitrate (C). Les pointillés indiquent les différentes saisons.

Chapitre 5

Figure V-1 : Présentation du dispositif expérimental de mesure des concentrations en oxygène.

- A) Schéma du dispositif
- B) Photographie du système de mesure complet au laboratoire.
- C) Photographie des microélectrodes à oxygène avant et après leur insertion dans les sédiments superficiels.

Figure V-2 : Méthodologie de positionnement des microélectrodes. La réalisation d'un profil vertical (en bleu) permet de venir vérifier la profondeur exacte des microélectrodes in situ.

Figure V-3 : Localisation du site étudié sur le haut de plage de Cassy.

Figure V-4 : Evolution des concentrations d'oxygène dans les sédiments superficiels de la plage de Cassy au cours de la journée du 09 mars 2005. Les électrodes sont insérées respectivement à 1 mm (bleu) et 3 mm (rose) de profondeur. Le marégramme permet de suivre l'évolution du cycle de marée.

Figure V-5 : Evolution des concentrations d'oxygène dans les sédiments superficiels de la plage de Wimereux au cours de la journée du 16 septembre 2005. La flèche bleue indique l'arrivée de la marée sur le dispositif de mesure. Les électrodes sont insérées respectivement à 1 mm (bleu) et 3 mm (rose) de profondeur. Le marégramme permet de suivre l'évolution du cycle de marée.

Figure V-6 : Evolution des concentrations d'oxygène dans les sédiments superficiels de la plage de Cassy entre le 17 et le 19 mai 2006. Les électrodes sont insérées respectivement à 2 mm (bleu), 4 mm (rose) et 7 mm (vert) de profondeur. Le marégramme permet de suivre l'évolution du cycle de marée. Les encadrés précisent des périodes clefs du cycle de marée qui seront plus détaillées par la suite à savoir les périodes d'émersion diurnes (A), les périodes d'émersion nocturnes (B) et les périodes d'arrivée de la marée sur le système de mesures (C).

Figure V-7 : Evolution des concentrations d'oxygène dissous dans les sédiments superficiels au cours de la nuit du 16 au 17 mai 2007. Les électrodes sont insérées respectivement à 2 mm (bleu), 4 mm (rose) et 7 mm (vert) de profondeur.

Figure V-8 : Evolution des concentrations d'oxygène dissous dans les sédiments superficiels au cours de la journée du 17 mai 2007. Les électrodes sont insérées respectivement à 2 mm (bleu), 4 mm (rose) et 7 mm (vert) de profondeur.

Figure V-9 : Evolution des concentrations d'oxygène dissous dans les sédiments superficiels au cours des journées du 17 (A) et 18 (B) mai 2007. Les électrodes sont insérées respectivement à 2 mm (bleu), 4 mm (rose) et 7 mm (vert) de profondeur. Les flèches bleues indiquent l'inondation du dispositif de mesure par la marée montante.

Figure V-10 : Ces deux profils verticaux d'oxygène réalisés avant l'arrivée de l'eau (8 h 05, en bleu) et à l'immersion (10 h 50, en rose) illustrent la remontée des eaux profondes.

Figure V-11 : Illustration des effets du courant de fond sur les flux de substances dissoutes. (d'après Precht & Huettel, 2004)

- A) Schéma théorique de l'effet de la nature du courant sur les flux.
- B) Répartition 2D des concentrations en oxygène obtenu avec de optodes sous conditions de courant alternatif faible et constant.

Figure V-12 : Exemple de traitement des données par le modèle Profile (profil réalisé le 17/05/06, 14h37).

- A) Profil observé (rond) et ajustement du modèle (trait plein).
- B) Taux de production ou de respiration estimés.

Figure V-13 : Evolution des profils d'oxygène au cours de la journée du 18-05-07. Dès le début de la matinée, on peut observer une forte production microphytobentique (10 h 37, profil rose) qui culmine aux alentours de midi (12 h 07, profil bleu). Ces processus cessent après 15 h (15 h 27, profil vert) puis on assiste à la migration vers la profondeur de la zone de gradient d'oxygène (16 h 57, profil rouge) pour obtenir un profil uniforme sur toute la colonne sédimentaire en fin de journée (18 h 57, profil gris).

Figure V-14 : Evolution conjointe de la production primaire nette (blanc) et de l'intensité lumineuse (noir) au niveau du haut de plage de Cassy (17/05/06).

Figure V-15 : Evolution du flux diffusif d'oxygène au cours du cycle de marée sur le site de Wimereux pour la journée du 15 septembre 2005. La flèche bleue indique l'arrivée de la marée. Les traits rouges indiquent les flux diffusifs moyens calculés avant et après l'arrivée de la marée.

Figure V-16 : Représentation schématique d'une cascade d'énergie des grandes vers les petites échelles (spatiales ou temporelles) (d'après Schapira, 2006).

Figure V-17 : Résultats de l'analyse spectrale effectuée sur les concentrations en oxygène à l'immersion. La courbe rose présente les données de l'électrode A (1 mm de profondeur) et la courbe bleue celles de l'électrode B (3 mm de profondeur).

Figure V-18 : spectre d'énergie de la vitesse de l'eau au cours de l'immersion au niveau de la zone de déferlement de l'estran de Wimereux (données F. Schmitt). La plage de fréquence du forçage est figurée (traits plein) ainsi que les pentes de $-5/3$ caractéristiques de la turbulence (pointillés)

Figure V-19 : Superposition des spectres d'énergie obtenus pour les concentrations en oxygène (courbes bleues et roses) et la vitesse du courant (courbe verte). Notez que la zone d'action du forçage hydrodynamique sur la vitesse de l'eau correspond au changement de structuration du signal des électrodes à oxygène.

Figure V-20 : Marégramme du site de Wimereux pour les journées des 10 et 11 août 2006. La ligne pointillée représente le niveau bathymétrique du point retenu pour la réalisation des profils verticaux tandis que les flèches symbolisent les différents profils réalisés au cours de la journée (les profils sont réalisés à la moitié du flot (profil A), juste après l'immersion du point de mesure (profil B), lors de l'étape de marée haute (profil C), juste après le retrait de l'eau (profil D) et à la moitié du jusant (profil E). L'alternance jour/nuit est également figurée sur le schéma.

Figure V-21 : Evolution des différents paramètres hydrobiologiques (M.E.S., température et concentration en Chlorophylle a) au cours des journées des 10 et 11 août 2006. Le marégramme est également présenté.

Figure V-22 : Evolution des concentrations en composés dissous dans la masse d'eau surplombant l'estran (ammonium, phosphates et silicates) au cours des journées des 08 et 09 août 2007. Le marégramme est également présenté.

Figure V-23 : Evolution des profils verticaux en composés dissous au cours du cycle de marée. Les profils sont réalisés lors de l'étape de basse mer (en noir, profil A), juste après l'immersion du point de mesure (en bleu, profil B), lors de l'étape de marée haute (en marron, profil C), juste après le retrait de l'eau (en rouge, profil D) et lors de l'étape de marée basse suivant (en vert, profil E).

Figure V-24 : Relations entre la hauteur d'eau (en m, données SHOM) et les différents paramètres mesurés : Température, M.E.S., Concentrations en Chlorophylle a, en ammonium, en phosphates et en silicates. Les coefficients de corrélations de Pearson sont également indiqués.

Figure V-25 : Variations des concentrations en ammonium au cours du cycle de marée à différentes profondeurs. La période d'inondation de notre point de mesure est figurée en grisé.

Figure V-26 : Schéma théorique de circulation de l'eau dans un sédiment perméable au cours du cycle de marée (d'après Billerbeck, 2006).

Chapitre 6

Figure VI-1 : Comparaison entre les différents flux benthiques (ordonnés, en $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) mesurés à Wimereux au cours du suivi 2004/2006 (blanc) et en baie du Mont Saint-Michel au cours des campagnes PNEC (gris).

Figure VI-2 : Relation entre le taux de reminéralisation du carbone organique et la profondeur dans l'océan mondial (d'après Accornero et al., 2003). Les symboles rouges et bleus replacent les taux de minéralisation mesurés pour les vases et les sables respectivement en zones intertidale et subtidale proche (rond, :Manche Orientale (intertidal); carré : Baie du mont Saint Michel ; triangle : Manche Orientale (subtidal) ; losange : Baie de Seine).

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre 1

Tableau I-I : Voies d'oxydation de la matière organique établie selon Froelich et al. (1979) dans les sédiments marins et calcul de l'énergie libre standard pour une mole de carbone organique (d'après Thauer et al., 1977 ; Fenchel et al., 1998).

Tableau I-II : Tableau récapitulatif précisant la chronologie des différentes études.

Chapitre 2

Tableau II-I : Débits moyens annuels (en $m^3 \cdot s^{-1}$) et longueur (en km) des principaux fleuves rencontrés dans la zone d'étude. La Seine est ajoutée à titre de comparaison.

Tableau II-II : Coefficients de diffusion moléculaire pour une température de 0 °C (D_0) et coefficients caractéristiques (a) utilisés pour le calcul des flux diffusifs. Les valeurs proposées sont issues de Boudreau (1997) pour les espèces azotées et les phosphates, de Soetaert et al. (1996) pour l'oxygène et recalculés d'après Schink & Guinasso (1977) et Denis (1999) pour les silicates. **Tableau II-III :** Chronologie de la manipulation de détermination de l'activité nitrifiante des sédiments superficiels. Les croix correspondent à un prélèvement de 120 ml d'eau surnageante.

Chapitre 3

Tableau III-I : Dates, heures et conditions marégraphiques des différents prélèvements.

Tableau III-II : Caractéristiques sédimentaires des sédiments superficiels. La porosité, le pourcentage de carbone organique ainsi que le rapport atomique C/N sont également indiqués.

Tableau III-III : Synthèse des tests non-paramétriques appliqués aux données de flux totaux. Les croix indiquent une différence significative ($P < 0,05$).

Tableau III-IV : Caractéristiques biologiques des différentes stations. Les abondances et biomasses bactériennes ainsi que les biomasses et densités de la macrofaune récoltées au cours des mois de mars et mai 2003 sont indiquées.

Tableau III-V : Nombre d'espèces, dominances moyennes et biomasses (en mg PSLC. m^{-2}) recensées sur les sites d'études lors des deux campagnes de prélèvement.

Tableau III-VI : Principales espèces macrobenthiques récoltées au niveau des stations échantillonnées. (+ indique les espèces les plus abondantes, les espèces restantes sont seulement présentes à des densités de 1 à 3 individus par 0,28 m^2).

Tableau III-VII : Coefficients de corrélation de Pearson entre les différents paramètres : Flux totaux (Tot xx), Flux diffusifs (Diff xx), Biomasse de macrofaune (MacF), biomasse bactérienne (Bact), ainsi que différents paramètres sédimentaires (pelite %, Total Organic Carbon: TOC). Les coefficients significatifs à $P < 0,05$ apparaissent en gras.

Tableau III-VIII : Coefficient de corrélation de Pearson calculé entre les différents paramètres (MacF : biomasse de macrofaune, Bact : biomasse bactérienne, Tot xx : flux totaux, OC : carbone organique). Les coefficients significatifs à $P < 0,05$ apparaissent en gras.

A) Totalité des stations et des dates ($n = 32$)

B) Station SC lors du mois de mars ($n = 4$)

Tableau III-IX : Température, concentrations d'ammonium et de nitrates au sein de la colonne d'eau.

Tableau III-X : Bilan des processus de production primaire et de respiration pour la zone intertidale de Manche Orientale. Les données de respiration et production microphytobentique à l'émergence proviennent des travaux de Spilmont et al. (2005) et Migné et al. (2004) respectivement pour les substrats sableux et vaseux. La production primaire pélagique à été estimée d'après Lizon et al. (unpub. data).

Tableau III-XI : Caractéristiques sédimentaires des sédiments superficiels étudiés au cours du printemps 2005. La porosité, le pourcentage de carbone organique ainsi que le rapport atomique C/N sont également indiqués.

Tableau III-XII : Coordonnées des stations et dates des campagnes d'échantillonnages menées au cours du printemps 2005.

Chapitre 4

Tableau IV-I : Chronologie du suivi temporel. Ce tableau indique outre le numéro du prélèvement et sa date, le nombre de carottes placées en incubation, les dates pour lesquelles le tracé de profils de concentration a été effectué ainsi que celles pour lesquelles les biomasses bactériennes ont été mesurées.

Tableau IV-II : Synthèse descriptive de la composition de la communauté macrobenthique du haut de plage de Wimereux. Pour chaque espèce déterminée, les abondances et biomasses moyennes ainsi que leur importance relative sont mentionnées.

Tableau IV-III : Coefficients de corrélation de Pearson ($n=30$) calculés entre les flux totaux de sels nutritifs et différents paramètres ($C_{\text{eau fond}}$, concentrations de l'eau de fond en sels nutritifs ; Temp, température de l'eau ; C_{org} , carbone organique ; B_{Bact} , biomasse bactérienne ; B_{Macro} , biomasse de macrofaune). Les coefficients significatifs ($P<0,05$) sont indiqués en gras.

Tableau IV-IV : Régression linéaire multiple entre les principaux flux de substances dissoutes (oxygène, ammonium, nitrates et silicates) et les concentrations de l'eau de fond (C_{fond}), la température (Temp), le contenu en carbone organique (C_{org}), la biomasse bactérienne (BB) et la biomasse de macrofaune (B_{mac}). Cst = constante, C_i et $std C_i$ = coefficient et coefficient standardisé (indique la contribution de la variable), p = probabilité associée. Les croix indiquent les variables les plus pertinentes. La dernière ligne (Modèle) indique la probabilité et le coefficient de détermination de la régression utilisant toutes les variables. Les valeurs en gras sont significatives.

Tableau IV-V : Comparaison entre les flux totaux mesurés par incubation de carotte et les flux diffusifs calculés à partir des gradients de concentrations dans l'eau interstitielle (tous les flux sont exprimés en $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$).

Chapitre 5

Tableau V-I : Déroulement général du programme Bental. Outre les dates et lieux des différentes campagnes sont résumés dans ce tableau les conditions météorologiques des campagnes (coefficient de marée en début et fin de mission ainsi que la vitesse maximale du vent) et la quantité de données recueillies (nombre d'électrodes déployées et durée totale d'enregistrement acquise).

Tableau V-II : Comparaison de la gamme de variation des concentrations en composés dissous à l'échelle du cycle de marée (Δ marée, en $\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$) et à l'échelle annuelle (Δ annuelle, en $\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$).

Chapitre 6

Tableau VI-I : Comparaison des coefficients de corrélation de Pearson calculés à Cherruex ($n=12$) et à Wimereux ($n=30$) entre les flux totaux de sels nutritifs et différents paramètres ($C_{\text{eau fond}}$, concentrations de l'eau de fond en sels nutritifs ; Temp, température de l'eau). Les coefficients significatifs ($P<0,05$) sont indiqués en gras.