



HAL
open science

**Biogéochimie sédimentaire en milieu côtier :
micro-environnements et micro-habitats Nouvelles
approches analytiques et expérimentales**

Édouard Metzger

► **To cite this version:**

Édouard Metzger. Biogéochimie sédimentaire en milieu côtier : micro-environnements et micro-habitats Nouvelles approches analytiques et expérimentales. Géochimie. Université d'Angers, 2017. tel-02483146

HAL Id: tel-02483146

<https://hal.science/tel-02483146>

Submitted on 8 Mar 2022

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

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

2017

Habilitation à Diriger des Recherches
Géosciences

Biogéochimie sédimentaire en milieu côtier : micro-environnements et micro-habitats

Nouvelles approches analytiques et expérimentales

Metzger Édouard |
UMR CNRS 6112 LPG-BIAF
Bio-Indicateurs Actuels et Fossiles |

Membres du jury
Jorissen/Frans | Tuteur
Anschutz/Pierre | Rapporteur
Gilbert/Franck | Rapporteur
Middelburg/Jack | Rapporteur
Guyot/François | Examineur

Soutenu publiquement le :
1^{er} septembre 2017

REMERCIEMENTS

Merci beaucoup à...

Frans Jorissen et Emmanuelle Geslin pour leur confiance, leur accueil et leur amitié.

George Luther que j'ai lâché en plein post-doc et qui a malgré cela tout fait pour que cette transition soit la plus douce possible.

Christine Barras, Clémentine Griveaud et Meryem Mojtahid qui dès mon arrivée à Angers m'ont fait découvrir la vie étudiante Angevine.

Les BIAFins et les BIAFines de toutes générations pour leur bonne humeur et leur amitié.

Aurélia Mouret venue partager le port du drapeau de la géochimie au BIAF et aussi plusieurs bouteilles.

Bruno Deflandre qui est mon ange gardien depuis quinze ans déjà.

Didier Jézéquel et Eric Viollier qui le sont depuis un peu plus de temps encore.

Pierre Anschutz, le plus angevin des bordelais, qui m'a fait connaître au BIAF et qui ne rate aucune occasion de m'aider à grandir en tant que scientifique.

Marc Benedetti qui a gardé mes capsules de café dans son bureau au LGE pendant des années pour que je m'y sente toujours chez moi.

Sambasiva Patchineelam, directeur de thèse devenu ami, et Satya pour leur accueil, leur tendresse qui ont tissé un lien supplémentaire avec mes racines.

Les thésards devenus docteurs que m'ont fait travailler comme un âne pendant les derniers mois de leur thèse. Mais je crois que c'est réciproque. Popo, Dewi, Floflo et Aubinou, les traditionnels DADTDD me manquent.

Patrick Launeau, pour ta disponibilité à faire de la nouvelle science malgré ton immense activité pour faire de l'OSUNA une opportunité pour ses membres.

Les collègues Nantais pour leur accueil et leurs sidérants trips intersidéraux.

Christophe Rabouille, Antoine Grémare, Olivier Radakovitch, Pascal Lecroart, Bruno Jesus, Laurent Barillé, Valérie Mesnage, Christine Dupuy, Catherine Landesman, Thierry Lebeau, Michael Stachowitch, Wilson Machado, de m'avoir embarqué dans leurs propres aventures.

Les collègues que j'ai croisés dans cette vie d'aventurier, comme Mustafa, voguant dans les eaux parfois brumeuses de sa propre odysée et avec qui football, musique et philosophie deviennent des rives accueillantes de quiétude intellectuelle.

Tous les autres qui donnent autant pour faire progresser la science malgré les turbulences du 21^{ème} siècle.

Franck Gilbert, François Guyot et Jack Middelburg qui avec Pierre Anschutz et Frans Jorissen ont eu la gentillesse de me donner un peu de leur temps estival.

Les collègues de l'Université d'Angers, enseignants-chercheurs, personnels techniques et administratifs qui font vivre ce lieu d'échange merveilleux qui, malgré les efforts de nos gouvernements successifs pour l'empêcher, reste une fontaine de jouvence permanente grâce à la curiosité des étudiants, bizarrement de plus en plus jeunes, merci à eux aussi...

Charli, Bibiche, Louloute et Migule, Gloria et Roberto, Daniela, Sylvain, Basile et Lucien, ma famille en France à laquelle je peux ajouter Caroline, Alexis, Bruno et ceux qui partagent leurs vies.

La bande du dub qui a éclaté aux quatre coins de France

Ceux que je n'ai pas cités mais que je porte dans mon cœur et que je ne vois plus à cause du temps et de l'espace et de ces foutus principes de la thermodynamique, merde à l'expansion de l'Univers !

MCsoleil, qui illumine mon univers de son sourire, et qui traverse toutes les tempêtes pour son homme et son bébé. Ma boussole, mon phare, mon port, ma femme, je t'aime

Sommaire

AVANT-PROPOS

THEMES DE RECHERCHE

1. Développements méthodologiques à haute résolution

- 1.1. Nouvelles applications en électrochimie
 - 1.1.1. Applications in situ en milieu dynamique
 - 1.1.2. Applications aux métabolismes des foraminifères
- 1.2. Couplage colorimétrie/ techniques de gel/ imagerie hyperspectrale
 - 1.2.1. Distribution verticale de l'alcalinité à échelle millimétrique dans des sédiments côtiers
 - 1.2.2. Développement d'une sonde combi-née Fe/P dissous en 2 dimensions et à résolution sub-millimétrique pour l'étude des eaux interstitielles
 - 1.2.3. Sonde combinée $\text{NO}_2^-/\text{NO}_3^-$ en 2 dimensions et à haute résolution spatiale
 - 1.2.4. Calcul des taux de réaction à haute résolution spatiale en 2 dimensions
- 1.3. Articles présentés dans cette section en annexe intermédiaire

2. Survie en hypoxie/anoxie et métabolismes alternatifs chez les foraminifères benthiques

- 2.1. Approches expérimentales
 - 2.1.1. In situ
 - 2.1.2. Ex situ
 - 2.2. Approches écologiques
 - 2.2.1. Echelle millimétrique et CTG
 - 2.2.2. Le cas d'*Eggerella scabra*
 - 2.3. Articles présentés dans cette section en annexe intermédiaire
- #### 3. Processus biogéochimiques benthiques en milieu dynamique : conditions transitoires
- 3.1. Processus hydrosédimentaires
 - 3.1.1. Focusing de la matière organique dans les canyons sous-marins
 - 3.1.2. Influence des cycles hydrologiques sur les vasières côtières et estuariennes
 - 3.1.3. Influence des cycles tidaux sur la dynamique des espèces majeures en milieu perméable
 - 3.2. Influence de la bioturbation sur la remobilisation des espèces redox
 - 3.2.1. Couplage de Fe et P : apports de la modélisation en 2 dimensions pour la compréhension du recyclage benthique et interne au sédiment
 - 3.2.2. Espèces azotées : dynamique des processus redox à travers les interfaces et existence de microniches
 - 3.2.3. Rôle de *H. diversicolor* dans le recyclage du manganèse
 - 3.2.4. Foraminifères et sédiments anoxiques : la faute à pas de chance ?
 - 3.3. Influence de la rhizosphère sur les processus diagénétiques en milieu intertidal
 - 3.3.1. Couplage sédimentaire de Fe, P et S dans un herbier de zostères en croissance
 - 3.3.2. Influence des herbiers sur les flux benthiques et quelques considérations sur la représentativité des mesures et des calculs de flux
 - 3.3.3. Ecologie des foraminifères : microhabitats et contribution dans le cycle du carbone
 - 3.4. Articles présentés dans cette section en annexe intermédiaire

PROJET DE RECHERCHE

1. Transferts continent-océan

- 1.1. Zone d'influence de l'estuaire de la Loire
 - 1.1.1. Projets en cours ou non encore valorisés
 - 1.1.2. Projet de projet ANR LEPIROMAN : Loire estuary phosphorus, iron and manganese cycling
- 1.2. Milieux lagunaires et mangroves
 - 1.2.1. Thau
 - 1.2.2. Berre
 - 1.2.3. Gradient Latitudinal et gradient d'impact anthropique dans les mangroves brésiliennes

2. Micro-environnements

- 2.1. Réactions diagénétiques secondaires
 - 2.1.1. Couplage/découplage Fe-P-S

- 2.1.2. Bioturbation et flux
- 2.1.3. Couplage azote/manganèse
- 2.2. Microhabitats et rôle des foraminifères sur les cycles géochimiques
 - 2.2.1. Survie en anoxie
 - 2.2.2. Métabolisme des foraminifères agglutinés

CONCLUSION

BIBLIOGRAPHIE

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Avant-propos

Quel est le bon moment pour passer son habilitation à diriger des recherches (HDR) ? Autrement dit, comment fait-on pour savoir quand un début de carrière scientifique peut être reconnu pour son « haut niveau scientifique et son caractère original dans un domaine de la science », ainsi que pour son « aptitude à maîtriser une stratégie de recherche dans un domaine scientifique suffisamment large » et « sa capacité à encadrer de jeunes chercheurs » ? Une liste de publications et un taux de citations, malgré l'éclosion d'une société du « quantitatif », semblent être de maigres indicateurs pour résumer une première partie de carrière scientifique. La réponse peut se trouver dans les motivations qui me poussent à me présenter devant mes pairs, pour un examen supplémentaire. La première motivation est celle de la liberté relative qu'offre l'HDR à un scientifique lorsqu'il peut proposer un sujet de thèse à son école doctorale, lorsqu'il porte une proposition de projet aux différentes agences de moyens, etc... Ensuite vient la possibilité de passer les qualifications et saisir une opportunité de devenir Professeur des Universités. Mais, sincèrement, ma principale motivation est la possibilité de continuer à développer les thématiques autour de la biogéochimie benthique au sein du LPG-BIAF. Lors de mon arrivée à Angers (février 2007), le BIAF était constitué uniquement de spécialistes des foraminifères planctoniques et benthiques. Frans Jorissen, directeur de l'unité d'accueil à l'époque, a eu le courage d'élargir le champ de compétences des chercheurs de son équipe en publiant un profil de géochimiste dès que l'occasion s'est présentée. Quelques années après ma nomination, le laboratoire a décidé de renforcer la Géochimie en recrutant un deuxième enseignant-chercheur en. La capacité de travail a donc doublé et naturellement,

certaines thématiques de recherches concernant assez peu l'écologie des foraminifères ou la calibration des proxies paléocéanographiques ont émergé. Cependant, les outils et connaissances développées alors ont aussi permis de confirmer l'importance des foraminifères dans les cycles biogéochimiques marins. Pour permettre une meilleure diffusion de nos connaissances sur le rôle non négligeable de ce groupe d'organismes dans les environnements marins et côtiers en particulier, et donc une meilleure visibilité auprès de nos tutelles et agences de moyens, il apparaît nécessaire après dix ans à l'Université d'Angers de prendre la responsabilité de l'animation de certains thèmes scientifiques et donc d'obtenir le diplôme qui est en adéquation.

Donc me voici devant mes pairs avec mon bilan et mes propositions de thématiques scientifiques à poursuivre ou à initier pour un examen qui sera, je l'espère, l'occasion d'échanger et d'apprendre encore. Le bilan de mes recherches est organisé sous forme de 3 thèmes. Un premier thème centré autour d'enjeux analytiques associés à la nécessité de décrire l'environnement sédimentaire à haute résolution spatiale et temporelle. La deuxième partie expose ma contribution à la compréhension des mécanismes de survie des foraminifères benthiques en milieu appauvri en oxygène. Enfin la troisième partie concerne les processus biogéochimiques dans des environnements où la dynamique spatiale ou temporelle impacte les processus biogéochimiques à l'interface eau sédiment et donc la capacité de celui-ci à recycler ou archiver les flux de matière sédimentaire. Chaque thème est introduit et se finit par une ouverture qui est reprise dans la deuxième partie du manuscrit. Les publications auxquelles j'ai contribué sont insérées en annexe de chacun des

thèmes pour faciliter la consultation. A la suite vient le « projet de recherche » qui est organisé différemment avec une première partie qui liste des problématiques de recherche associées à des environnements marins particuliers que j'aimerais étudier. La deuxième partie de ce projet est plus centrée autour de problématiques qui peuvent être communes à tous les environnements marins côtiers ou de transition. Enfin la conclusion n'en est pas vraiment une car l'exercice de l'HDR est me semble-t-il un simple passage. Cette monographie est à la fois illustrée par des figures emblématiques de certaines études auxquelles j'ai participé mais aussi de figures tirées de la littérature qui ont posé les paradigmes à partir desquels les projets scientifiques et leurs hypothèses se sont construits.

Cet exercice est pris comme un bilan personnel et la littérature citée n'est pas exhaustive des inspirations ayant construit toutes les études auxquelles j'ai participé. Je renvoi ainsi le lecteur curieux à la littérature citée dans chaque article scientifique présenté en annexe de ce document.

Thèmes de Recherche

Thèmes de recherche

1. Développements méthodologiques à haute résolution

La biogéochimie sédimentaire a connu une révolution lorsque l'on a pu décrire à échelle millimétrique les gradients chimiques très intenses qui définissent ces environnements très contrastés dans leurs premiers centimètres. Jusque dans les années 80, la bonne définition des compartiments redox du sédiment, en particulier les zones oxic, suboxic et anoxic (ou dysoxic) n'étaient décrites que pour les milieux océaniques ouverts (Froelich et al., 1979). En zone côtière et littorale le sédiment pouvait être considéré comme globalement anoxique jusqu'à l'avènement des techniques électrochimiques et électroniques permettant la fabrication de microélectrodes et la mesure de pico ampères (Revsbech, 1989). Aujourd'hui, des méthodes optiques permettent la description en deux dimensions de la phase dissoute du sédiment. Les méthodes basées sur les rayonnements radioactifs ou sur les techniques d'excitation atomiques permettent la cartographie élémentaire ou isotopique de la phase solide du sédiment et même de l'occurrence de certains groupes fonctionnels moléculaires améliorant la description de la spéciation chimique des éléments. Ma formation scientifique repose notamment sur des solides bases en Chimie analytique. Le cursus en Sciences de la Terre avec la spécialisation en Géochimie à l'Université Denis Diderot Paris 7 et à l'Institut de physique du Globe de Paris (IPGP) a pour marque de fabrique cet ancrage solide dans le développement de techniques analytiques de pointe. C'est dans cette lignée que mon travail de DEA puis de doctorat dans le Laboratoire de Géochimie des

Eaux (LGE-IPGP) s'est inscrit, avec la mise en œuvre de techniques assez peu répandues dans la communauté scientifique de l'époque comme les microélectrodes, les peepers à dialyse (Hesslein, 1976) ou les peepers gels DET (Davison et al., 1991) et DGT (Davison and Zhang, 1994), ainsi que des techniques de spéciation chimique destinées à analyser les métaux traces en électrochimie (DP-ASV sur goutte et film de mercure). Mon post-doctorat à l'Université du Delaware, dans le *College of Marine Studies* a renforcé mes compétences en



Figure 1 Microélectrodes Hg/Au : à gauche, électrode en PEEK pour des mesures temporelles ; à droite, des électrodes en verre pour profilage (Luther III et al., 2008). L'électrode de gauche à un diamètre de 3 mm.

électrochimie et dans la fabrication et l'utilisation de microélectrodes voltammétriques à amalgame Hg/Au (**Brendel and Luther, 1995**, Figure 1).

Par conséquent, il apparaît logique que le premier thème exposé dans ce manuscrit concerne le développement de nouvelles applications ou approches expérimentales basées sur des techniques d'analyse chimique des eaux interstitielles à haute résolution spatiale (50-1000 μm) et/ou temporelles (s-mn).

1.1. Nouvelles applications en électrochimie

1.1.1. Applications in situ en milieu dynamique

a) L'East Pacific Rise

La forte dynamique de certains processus géochimiques génère à l'interface entre réservoirs des conditions transitoires où certaines lois d'équilibre ne s'appliquent pas selon l'échelle spatiale ou temporelle étudiée. L'utilisation de microélectrodes voltammétriques à amalgame Hg/Au (Brendel and Luther, 1995, Figure 1) dans des zones hydrothermales telles que l'East Pacific Rise a permis de mettre en évidence pour la première fois

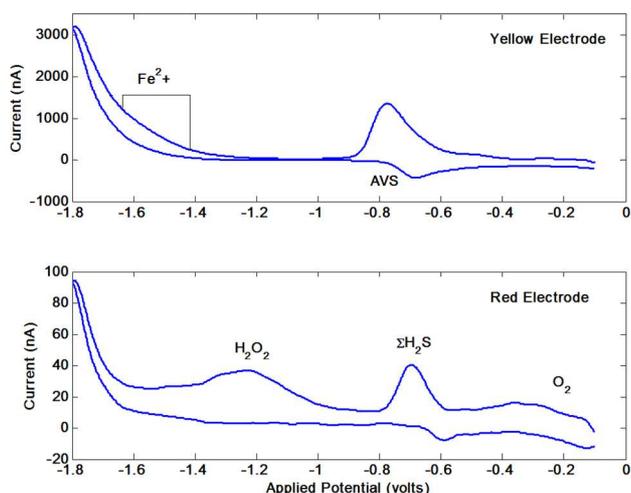


Figure 2 Exemples de voltammogrammes provenant d'un déploiement de mai 2008 à la sortie d'un écoulement diffus dans la dorsale Est-Pacifique (Moore et al., pers. com.)

la coexistence de différentes espèces réduites du soufre avec l'oxygène dans un milieu naturel (Moore et al., 2009, Figure 2). Il s'agit de zones de diffusion d'eaux hydrothermales « froides » (60°C à la sortie) contenant des concentrations millimolaires de sulfure dont la cinétique d'oxydation semble suffisamment lente pour que dans un même voltammogramme la vague de O_2 et celle de HS^- puissent être enregistrées (Figure 2).

Ceci a permis d'établir des corrélations entre température et teneur en sulfures et oxygène pour des températures proches entre 2 et 15°C (Figure 3, **Nees et al., 2008**) que des échantillons discrets ne

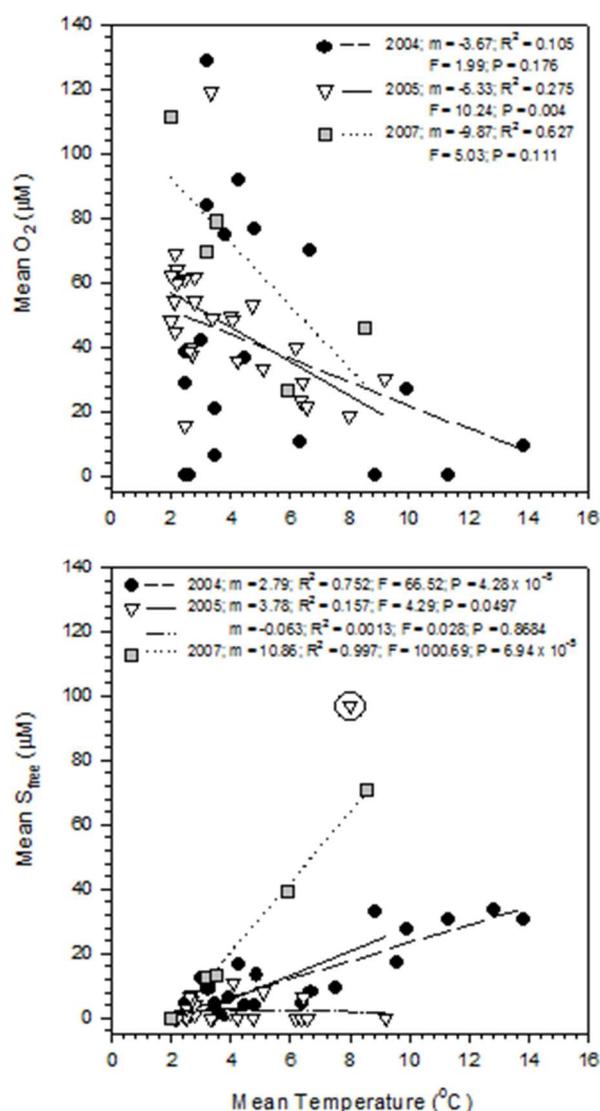


Figure 3 Oxygène et sulfure libre en fonction de la température pour différentes missions océanographiques dans le site EPR 9°05N (**Nees et al., 2008**)



Figure 4 Sonde voltammétrique Analytical Instruments à la base d'une colonie de *Tevnia sp.* dans une zone d'efflux hydrothermaux au site EPR 9°50'N prise en janvier 2007. crédit photo : Woods Hole Institute.

permettraient pas. En effet entre l'échantillonnage et l'analyse, il faut remonter la bouteille sur 2500 mètres, ce qui prend une à deux heures et permet l'équilibre chimique à l'intérieur. Ce qui se traduit par l'oxydation des sulfures par l'oxygène jusqu'à épuisement d'un des deux réactifs. Les différentes pentes présentés dans les graphiques sont attribuées à l'intensité variable de l'hydrothermalisme dans l'East Pacific Rise (EPR) 9°50'N. En effet après l'éruption volcanique de 2006, les efflux de sulfures libres ont connu un regain de vigueur dans cette zone de la dorsale. La bonne description de ces gradients a permis de caractériser les habitats de différents organismes fixés de ce type d'environnement. Nous avons pu mettre en évidence que les bivalves toléraient moins d'importants flux de sulfures que les vers tubicoles (Figure 4).

Dans ce type de contexte, où les gradients thermiques sont très importants entre l'eau de mer à 2°C à 2500 m de profondeur et la source hydrothermale (jusqu'à 400°C), il est important de bien connaître l'influence de la température sur la sensibilité des instruments de mesure. La première partie de mon post-doctorat à Lewes, Delaware a été consacré à cela. Les résultats expérimentaux obtenus (Figure 5) ont permis de montrer que la sensibilité de la microélectrode dépendait de la

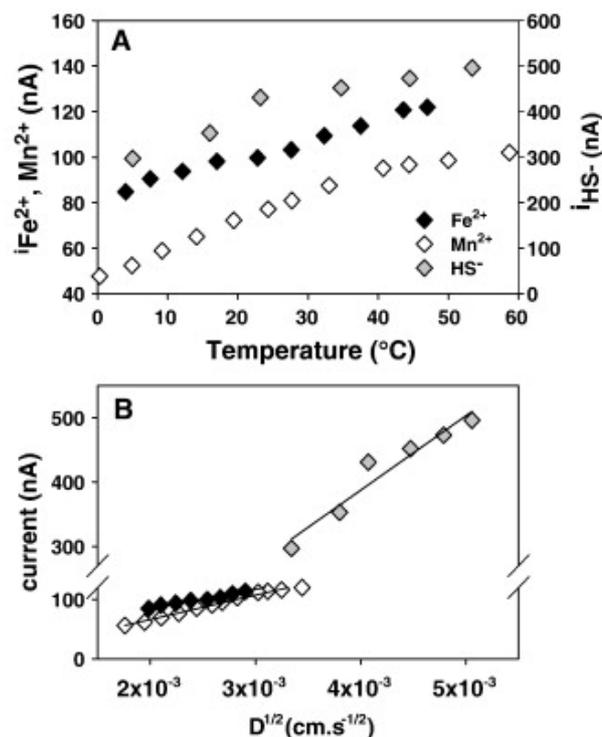


Figure 5 Variation du courant en fonction de la température pour des solutions d'eau de mer contenant 140 μM de HS⁻, 480 μM de Mn(II) et 900 μM de Fe(II). (B) courant en fonction de la racine carrée du coefficient de diffusion pour les mêmes solutions (**Luther III et al., 2008**).

racine carrée du coefficient de diffusion de l'espèce considérée comme le prévoit la théorie, ce qui permet une correction à posteriori (**Luther III et al., 2008**).

b) Applications en milieu intertidal

L'intérêt des techniques permettant l'analyse des principales espèces redox de l'environnement à haute résolution spatiale et temporelle ouvre un champ d'application très vaste qui a été passé en revue dans l'article sus-cité (**Luther III et al., 2008**). Ainsi, la seconde partie de mon post doctorat a été consacrée à l'influence de la végétation sur les cycles du manganèse et du fer dans les eaux saumâtres des marais de la Chesapeake Bay (Figure 6, **Ma et al., 2008**) et le début de mon travail à Angers sur l'influence de la pompe tidale sur le devenir de ces espèces redox dans les plages sableuses du Bassin d'Arcachon (**Delgard et al.,**



Figure 6 Jug Bay (Chesapeake, Maryland, août 2006).

2012). Le travail réalisé dans la Chesapeake Bay, dans les marais de Jug Bay (Figure 6) a permis de mettre en évidence le rôle de la végétation sur l'oxygénation du sédiment constituant des microenvironnements (Figure 7, panneau inférieur). Cette végétation se décompose principalement par méthanogenèse dont le méthane produit est un important contributeur à l'effet de serre. Cependant, ici, une grande partie du méthane produit est réoxydée en CO_2 par les oxydes de fer et de manganèse présents en grande quantité dans le sédiment. Ceci a pour résultat, la remobilisation dans les eaux interstitielles d'espèces chimiques comme Fe(II) et Mn(II) qui vont se réoxyder à leur tour, dans le sédiment pour le fer (présence de Fe(III) libre à partir de 3 cm de profondeur, panneau supérieur), et près de la surface pour le manganèse. En effet, à cause des faibles teneurs en sulfate des eaux de la partie amont de la Chesapeake Bay, la sulfato-réduction est limitée, favorisant à la fois la méthanogenèse mais aussi la préservation des oxydes métalliques particuliers qui à leur tour sont de bons pièges pour le méthane. Ce travail illustre la

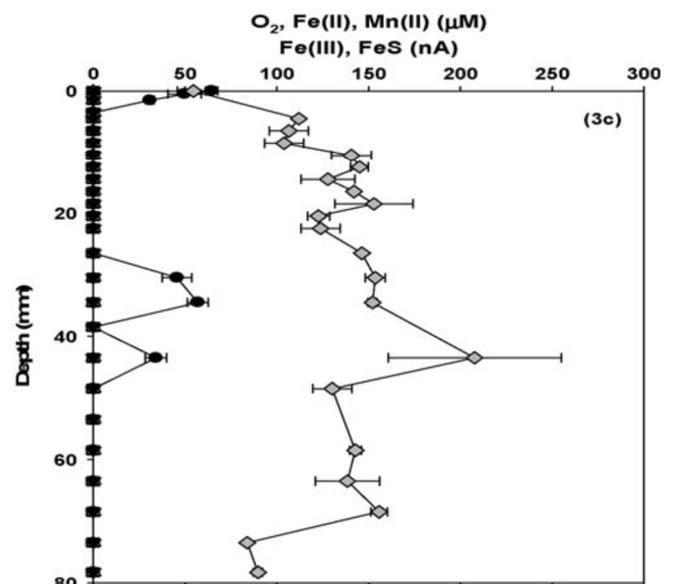
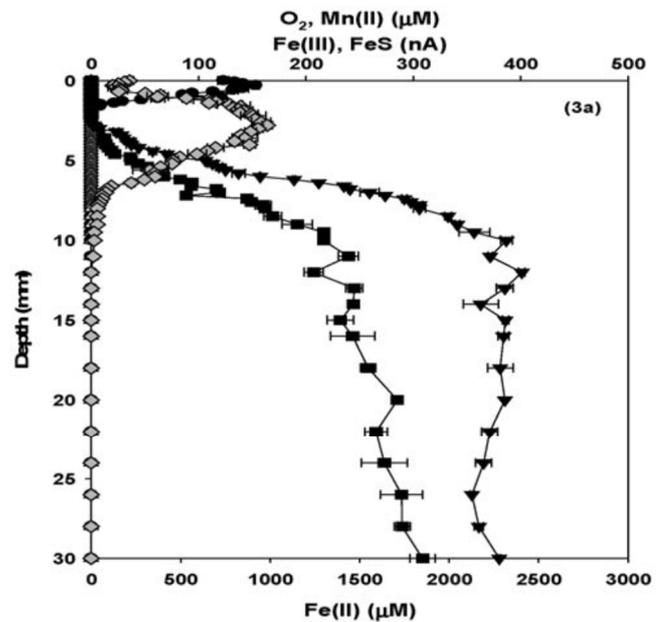


Figure 7 Distribution verticale des espèces redox labiles dans les sédiments de la Baie de Jug, Chesapeake. Losanges Mn(II) , triangles noirs Fe(II) , carrés noirs Fe(III) , ronds noirs O_2 . Les deux graphiques présentent des sites éloignés de quelques mètres le long d'un ponton. En dessous le site le plus proche de la rive, en haut celui qui est dans le marais (Ma et al., 2008).

complexité des processus de minéralisation de la matière organique dans les sols et sédiment à cause des nombreuses rétroactions à échelle centimétrique rendant difficiles les estimations de flux en fonction des différents scénarii de réchauffement climatique. L'étude réalisée dans le bassin d'Arcachon, sur la plage de Cassy, dans le cadre de l'ANR Protidal,



Figure 8 Dispositif déployé à Cassy, Bassin d'Arcachon pour le profilage et la mesure en temporelle d'espèces redox labiles en voltammétrie avec une électrode Hg/Au ((crédit photo : Bruno Deflandre).

portée par Pierre Anschutz (EPOC-Bordeaux) a permis d'examiner les effets des cycles de marée dans les sédiments perméables en fond de bassin sur les espèces redox majeures. L'originalité de cette étude (**Delgard et al., 2012**), a été de coupler les approches de haute résolution spatiales et temporelles. Nous avons ainsi ajouté à l'approche méthodologique mise en œuvre dans la Chesapeake Bay, une approche temporelle avec des électrodes positionnées à des niveaux fixes (6 électrodes) espacés en fonction de la position des interfaces redox supposées. Ainsi, une électrode en sub-surface permettait de suivre la dynamique de l'oxygène et celle des métaux réduits alors que des électrodes situées à 87 et 107 mm de profondeur permettaient de suivre la dynamique des sulfures libres ou associés au fer (Figure 8). Nous avons ainsi mis en œuvre les deux types d'électrodes à amalgame Au/Hg présentés Figure 1 : l'électrode en verre pour le profilage, l'électrode en PEEK pour les séries temporelles. Les résultats majeurs de cette étude publiée dans *Hydrobiologia* seront présentés dans la section 3.1.3.

1.1.2. Applications aux métabolismes des foraminifères

A une autre échelle spatiale, celle des micro-organismes unicellulaires, la miniaturisation des instruments de mesure permet depuis une quinzaine

d'années la mesure directe de l'intensité des métabolismes pour bactéries, ciliés et autres organismes de la méiofaune (par exemple, Lombard et al., 2009). Cela constitue une bonne alternative (et/ou un complément) aux mesures de métabolisme plus classiques basées sur le fractionnement isotopique des composés azotés et carbonés (par exemple, Lopez, 1979).

Les foraminifères benthiques, protistes eucaryotes protégés par une coquille, ont souvent été négligés dans les bilans métaboliques, de biomasse et dans leur rôle dans les cycles biogéochimiques alors qu'ils composent un compartiment important de la méiofaune. Cela peut être lié à leur utilisation historique comme indicateur biostratigraphique par les géologues mais aussi, par le fait qu'il s'agit de protistes, considérés par les « méiofaunistes » comme de la microfaune et par les spécialistes des microorganismes comme trop gros. Pourtant, depuis dix ans et le travail pionnier de Nils Risgaard-Petersen et collaborateurs (Risgaard-Petersen et al., 2006), les foraminifères ne cessent de montrer que leur ubiquité est liée à une certaine plasticité évolutive où certains dénitrifient, d'autres ont des symbiontes, d'autres ont recours à la kleptoplastidie. Ainsi, de nombreux mécanismes restent à découvrir et leur rôle dans les cycles biogéochimiques à évaluer.

Une des approches développées récemment pour mettre en évidence certains métabolismes et plus précisément, de quantifier leur intensité, a été l'utilisation de microchambres d'incubation où 1 à 10 individus sont analysés de manière assez originale. Contrairement aux techniques d'incubation classiques en chambre fermée, où il s'agit de suivre la consommation d'un accepteur d'électrons (ex : O₂) ou l'enrichissement d'un produit du métabolisme (ex : CO₂), ici la chambre reste ouverte et la quantification des flux entrant ou sortant se fait sur

la base de la première loi de Fick, donc de la quantification du gradient chimique entre le foraminifère et son environnement proche (Høglund et al., 2008). En effet, la faible taille des foraminifères et la grande variabilité des biovolumes impliquent une approche individuelle et non par communauté ou par groupe. Grâce à des microélectrodes dont le diamètre est inférieur ou égal à 50 µm, une bonne description d'un gradient chimique est possible sur moins d'un millimètre (Figure 9).

Cette approche, a permis aux chercheurs de l'Université d'Aarhus de mettre en évidence que les foraminifères contribuaient pour plus de 80% à la

dénitrification dans le sédiment de la zone d'upwelling du Pérou. Une collaboration franco-danoise entamée entre Angers et Aarhus a permis de commencer une étude systématique de la contribution des foraminifères à la dénitrification benthique montrant l'extrême variété d'espèces capables d'un tel métabolisme et l'extrême variabilité d'habitats ou ces espèces pouvaient jouer un rôle significatif (Piña-Ochoa et al., 2010). J'ai intégré cette collaboration fructueuse par le co-encadrement avec Emmanuelle Geslin de Dewi Langlet en master 1 au printemps 2009 où nous essayions de transférer la technique au BIAF. Ces travaux ont montré dans un premier temps que

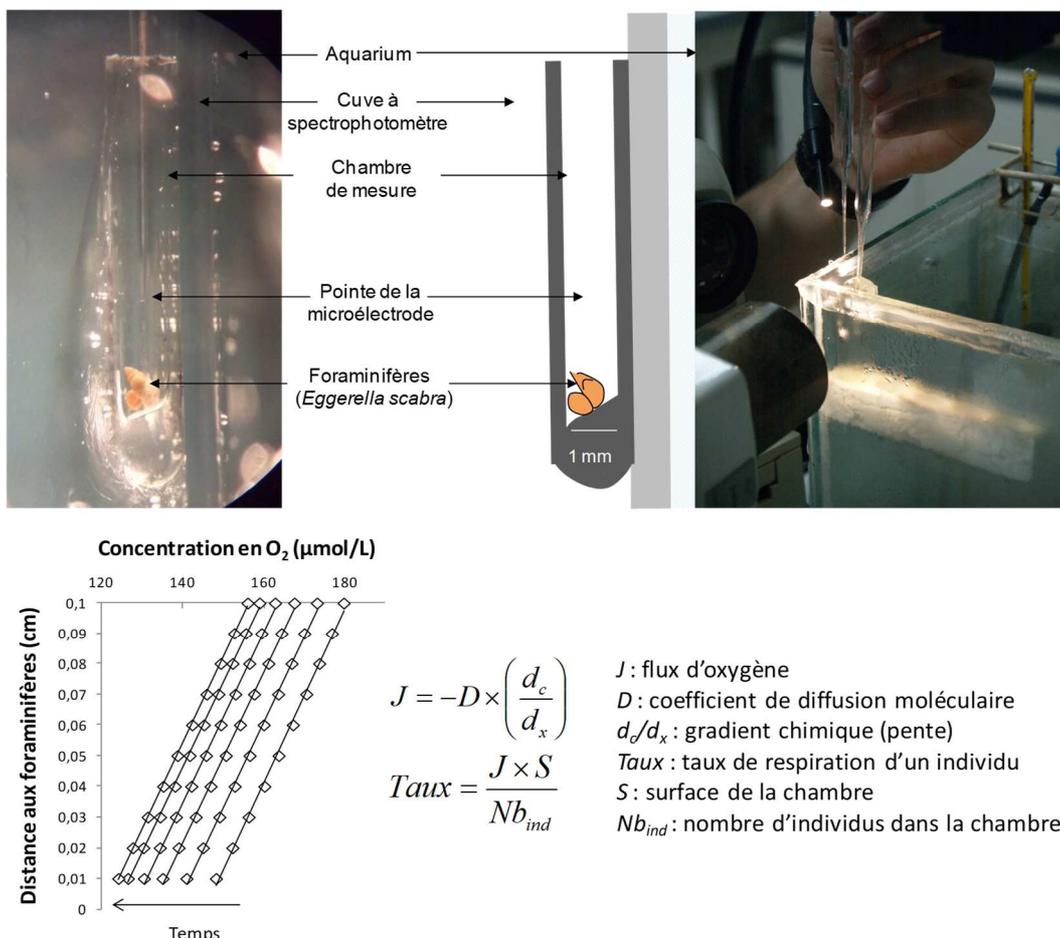


Figure 9 Expérience de mesure du taux de consommation d'oxygène pour 5 individus de *Eggerella scabra* (thèse Dewi Langlet, 2013). En haut à gauche photo et schéma de la microchambre avec une électrode de 100 µm de diamètre à l'intérieur. En haut à droite, aquarium thermostaté équipé de deux loupes binoculaires horizontales placées perpendiculairement pour permettre l'insertion de l'électrode dans la micro-chambre. En bas à gauche : quelques profils permettant d'après la loi de Fick énoncée au centre de calculer un flux d'oxygène puis un taux de respiration.

malgré la capacité de *Ammonia tepida* de survivre à de longues périodes d'anoxie, elle n'était pas capable de dénitrifier. Ce résultat a été confirmé par les travaux de thèse de Dewi Langlet et Florian Cesbron, que j'ai co-encadrés, pour des spécimens de la mer Adriatique et du bassin d'Arcachon. Parallèlement, la même approche systématique a été entreprise pour quantifier la contribution des foraminifères benthiques à la respiration aérobie. Le travail mené par Emmanuelle Geslin où mon rôle a consisté à mesurer le taux de respiration de certaines espèces et à compiler les données de flux diffusif d'oxygène de la littérature a permis de mettre en évidence qu'en milieu côtier et sur le plateau océanique du Golfe de Gascogne et de Méditerranée, la contribution des foraminifères à la respiration benthique ne dépassait pas 1,5%. Cependant, dans le compartiment de la méiofaune, les foraminifères restent parmi les principaux contributeurs (**Geslin et al., 2011**). Nous avons continué cet effort de systématisation et des travaux récents ont permis de montrer que dans les herbiers de zostères du bassin d'Arcachon la contribution des foraminifères à la consommation d'oxygène benthique peut atteindre 7% (**Cesbron et al., 2016**), les plaçant probablement parmi les principaux consommateurs d'oxygène de la faune benthique dans ce contexte. Le rôle des foraminifères benthiques dans les cycles biogéochimiques est rendu plus complexe par leur faculté à séquestrer des chloroplastes de diatomées dont l'activité photosynthétique semble perdurer chez le foraminifère dans le temps malgré la digestion du reste de l'organisme de l'algue (kleptoplastidie). Les travaux pionniers de Lopez dans ce domaine ont permis de mettre en évidence la production de carbone organique par *Nonium germanicum* (*Haynesina germanica*), *Elphidium excavatum* et *Elphidium williamsoni* à partir d'une approche isotopique (Lopez, 1979). L'augmentation

des projets portant sur l'écologie des foraminifères benthiques en milieu côtier au sein du LPG-BIAF a permis la mise en évidence du caractère systématique de la kleptoplastidie chez *H. germanica*. Dans les herbiers du bassin d'Arcachon, la production d'oxygène peut être équivalente à la respiration suggérant l'importance de ce processus métabolique sur l'écologie des foraminifères (Cesbron et al., in press). Des travaux plus spécifiques ont permis de préciser la durée de l'efficacité de ces chloroplastes pour *H. germanica* et *A. tepida* en fonction de l'intensité de la lumière à laquelle ils étaient exposés. Alors que pour *H. germanica*, les chloroplastes peuvent rester fonctionnels jusqu'à 2 semaines environ, pour *A. tepida*, au bout de 1 ou 2 jours, ils sont inopérants et finissent à court terme par être digérés (**Jauffrais et al., 2016**).

Ces nouvelles techniques ouvrent des perspectives inédites pour découvrir et quantifier de nouveaux chemins métaboliques pour des organismes unicellulaires tels que les foraminifères.

1.2. Couplage colorimétrie/ techniques de gel/ imagerie hyperspectrale

L'essentiel des applications présentées jusqu'à présent utilisent une approche basée sur la bonne description de gradients chimiques verticaux ou sur la variabilité temporelle en un point fixe de la composition chimique de l'eau interstitielle. Cependant, nombreux milieux, notamment ceux déjà présentés ici, montrent une variabilité latérale très importante. Celle-ci peut être appréhendée par la multiplication des profils verticaux mais cela nécessite des moyens techniques importants (donc rarement disponibles ou réalisables) et nécessitent un temps bien trop important de mesure. Par exemple, un profil de pH sur 10 cm à une résolution

de 200 µm nécessite 2 à 3 heures de mesure. La même chose pour un profil réalisé avec une électrode voltammétrique. Depuis une vingtaine d'années, trois grands types de techniques ont émergé pour réaliser des images de la distribution de certains analytes de l'eau interstitielle (Santner et al., 2015). Il s'agit de techniques basées sur les DET (Diffusive Equilibration in Thin-fims), les DGT (Diffusive Gradients in Thin-films) et les optodes planaires. Les DET et DGT sont des techniques de gel qui, basées sur les propriétés de diffusion des composés dissous, permettent d'échantillonner in situ l'eau interstitielle sur de faibles volumes et donc à haute résolution spatiale (Davison et al., 1991; Davison and Zhang, 1994). La particularité des DGT est de fixer grâce à une résine certains composés ciblés, historiquement les métaux divalents avec la Chelex 100. Cette propriété de fixation a été mise à

profit pour enrichir in situ le gel de composés à l'état de trace comme le nickel, le cadmium ou le plomb et a aussi permis de réaliser les premières cartographies sur résine de ces composés métalliques (Davison et al., 1997; Warnken et al., 2004). Les optodes planaires sont basées sur la photoluminescence de certains composés dissous comme l'oxygène (Glud et al., 1996).

Le savoir-faire en matière de DET et DGT au LGE a commencé à se développer à l'occasion du DEA de Caroline Simonucci et de mon doctorat en 2000. Le LGE, sous l'impulsion de Didier Jézéquel, a été parmi les laboratoires pionniers en France dans la maîtrise des techniques de gel avec les collègues du laboratoire ELICO à Lille. Nous avons été les premiers à coupler la spectrophotométrie et les DET pour obtenir la distribution en 2D du fer dissous (**Jézéquel et al., 2007**, Figure 10). Depuis mon recrutement au BIAF, nous avons continué, à travers différents projets (PROTIDAL, IZOFLEX, RS2E-OSUNA, COSELMAR, MANGA-2D), nos collaborations sur le développement de nouvelles applications des techniques de colorimétrie sur gel qui seront exposées maintenant.

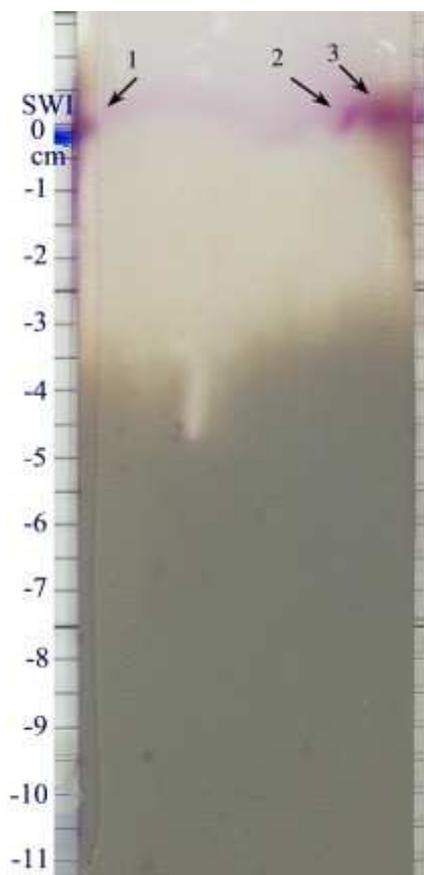


Figure 10 distribution spatiale du fer dissous (magenta) et du sulfure d'hydrogène (gris) dans un sédiment de l'étang de Thau (**Jézéquel et al., 2007**).

1.2.1. Distribution verticale de l'alcalinité à échelle millimétrique dans des sédiments côtiers

Il s'agissait ici de transposer la technique colorimétrique développée par Michard et collaborateurs (Podda and Michard, 1994; Sarazin et al., 1999) de la cuve spectrophotométrique au gel DET. L'intérêt était de pouvoir générer des profils d'alcalinité à l'interface eau sédiment à une résolution millimétrique de manière à se rapprocher des échelles induites par les gradients redox intenses d'un milieu enrichi en matière organique par l'activité ostréicole comme le bassin de Thau (Souchu et al., 1998). Ce travail a démarré pendant ma thèse de doctorat et a fait l'objet d'une première

soumission infructueuse dans *Limnology and Oceanography : methods*. La principale critique était alors le manque de contrôles suffisants. Ce qui impliquait de nouvelles manipulations que je n'avais pas le temps d'entreprendre en fin de thèse. Cela a été réalisé en 2005 pendant mon année d'ATER à l'Université Denis Diderot Paris 7. Malheureusement, l'enchaînement post-doc prise de poste MCF m'a empêché de resoumettre l'article avant 2012 après une première séance de rédaction en février 2008 et une autre été 2012. Ainsi l'article a été soumis avec succès dans *Water Research* (**Metzger et al., 2013**). La technique a été appliquée dans différents projets alors en cours (RS2E-OSUNA, « Hypoxia in the Adriatics project »). Lors des missions réalisées à l'étang de Thau (avril 2002 et mai 2003), nous avons pu montrer que l'hypoxie dans les eaux de fond du bassin induisait un enrichissement en sulfure et une augmentation de l'alcalinité de cette couche stratifiée. Nous avons aussi mis en évidence la

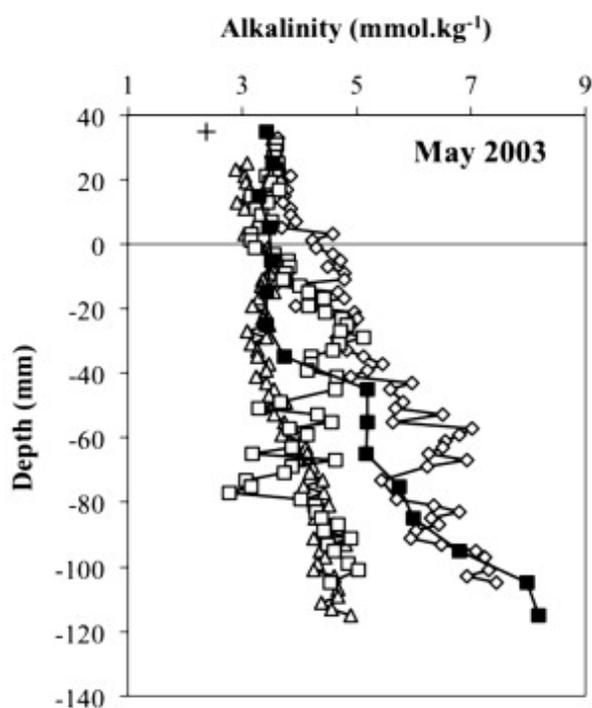


Figure 11 Profils d'alcalinité sur DET (symboles blancs) de mai 2003 dans une zone conchylicole de l'étang de Thau comparés à un profil de peeper classique (losanges blancs) d'août 2002 (**Metzger et al., 2007, 2013**).

grande hétérogénéité latérale des gradients de sulfure et d'alcalinité (Figure 11), suggérant le grand intérêt des études à haute résolution en 2 dimensions pour mieux évaluer les flux benthiques pour des espèces sensibles aux conditions redox alors que les conditions physico-chimiques sont transitoires, dans ce cas précis, à cause de la stratification de la colonne d'eau et de l'intensification de la bioirrigation (Dedieu et al., 2007; Duport et al., 2007; Schmidt et al., 2007).

Peu de temps après la publication de la méthode, celle-ci a été transposée en 2 dimensions par un équipe Australienne (Bennett et al., 2015). En plus de la transposition en 2D, qui est finalement assez facilement réalisable, l'étude de William Bennett et collaborateurs apporte une idée originale pour améliorer la sensibilité des mesures densitométriques. Le scanner qui permet l'acquisition de l'image compose pour chaque pixel une couleur avec 3 bandes spectrales (rouge, vert et bleu : RGB). Classiquement, la bande qui donne la meilleure sensibilité est retenue pour la calibration, le vert pour l'alcalinité. Ici, William Bennet et collaborateurs utilisent une intensité composite avec 150% du signal vert et 50% du signal bleu, ce qui permet de minimiser le signal du bruit de fond (gel et réactif) et maximiser le signal de l'agent coloré améliorant la sensibilité sans diminution de l'étendue de mesurage.

1.2.2. Développement d'une sonde combinée Fe/P dissous en 2 dimensions et à résolution sub-millimétrique pour l'étude des eaux interstitielles

A partir de 2007, sous l'impulsion de Didier Jézéquel (LGE) et avec Bruno Deflandre (LGE puis EPOC), nous avons commencé à travailler sur la transposition de la méthode colorimétrique pour les orthophosphates vers les DET 2D. Ce travail a fait l'objet d'une première communication scientifique

lors de la DGT conference de 2009 en Sardaigne et a connu un écho très favorable. Malheureusement, la distance (Bordeaux-Angers-Paris) et la faible disponibilité des Maîtres de Conférences que nous sommes a empêché une publication rapide de la méthode qui a finalement été publiée par l'équipe de Peter Teasdale en Australie (Pagès et al., 2011).

Une autre raison qui explique notre lenteur venait de l'ambition de proposer une sonde qui permet d'analyser simultanément fer et phosphore dissous.

En effet, les interactions entre ces deux éléments dans les sédiments sont nombreuses et la mobilité du phosphore dépend grandement de celle du fer (Anschutz et al., 1998; Mortimer, 1971). Anaïs Pagès et collaborateurs ont combiné les deux chimies en superposant deux couches de gel sur la sonde et en traitant séparément les deux gels. Bien que permettant une approche multiélémentaire, la méthode possède de nombreux inconvénients ; cela demande de nombreuses manipulations de gels relativement fragiles multipliant les risques de perte d'intégrité de l'image et les risques de contaminations diverses ; ces nombreuses manipulations peuvent déformer les gels et empêcher une parfaite superposition des images pour les différents analytes empêchant des études de corrélation à haute résolution. Ainsi, nous explorons l'idée d'utiliser un réactif colorimétrique unique sensible au fer et au phosphore dissous. Cela n'a pas posé de difficulté. La difficulté principale reposait sur l'extrême sensibilité de la méthode de Briggs au pH et à la quantité de molybdate du réactif. L'adjonction de ferrozine n'altérerait en rien la réaction. Par contre, nos développements buttaient sur la manière de déconvoluer les couleurs magenta (fer) et bleue (phosphore) à cause de la faible résolution spectrale du composé formé entre les orthophosphates et le molybdate dont la

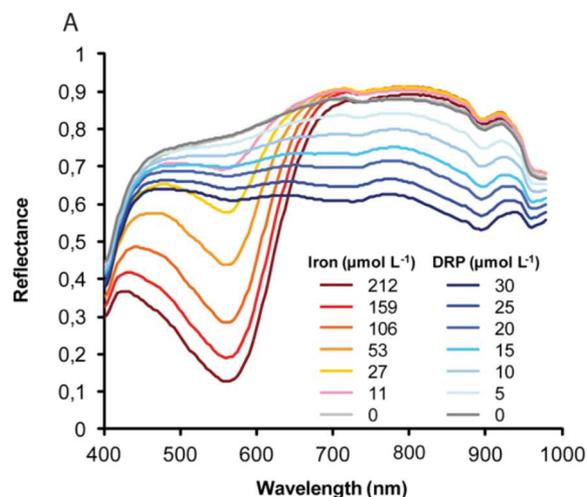


Figure 12 Dissolved iron and DRP standards reflectance in the visible-infrared domain acquired by hyperspectral imaging (Cesbron et al., 2014).

contribution s'étale sur presque tout le spectre visible (Figure 12, spectres bleus).

Le déblocage de ce verrou est venu par le rapprochement du BIAF avec Le LPGN, d'abord à travers la création de l'OSUNA en 2010 puis par la fusion des deux unités de recherche en 2012. En effet, lors d'une présentation de Patrick Launeau sur l'utilisation de l'analyse spectrale pour déterminer la composition pigmentaire du sédiment m'est venue l'idée que ce type d'analyse permettrait de déconvoluer les contribution du fer et du phosphore sur nos images de gel car ce type de caméra permet pour chaque pixel d'obtenir un spectre visible complet avec une résolution de quelques nanomètres comme le montre la Figure 12. A partir de l'acquisition d'une bonne image spectrale, il a fallu trouver le meilleur traitement pour reconstituer à la fois le signal du bruit de fond (gel, support, ...), de la contribution du complexe ferrozine-fer et du complexe phosphate-molybdate. Ainsi, chaque pixel est interprété comme étant le mélange intime de trois pôles purs. Ainsi, chaque pôle peut être simplement obtenu en divisant son spectre moyen par le spectre du bruit de fond sans utiliser des calculs de transfert radiatifs complexes. Ce travail a fait l'objet d'une publication dans le journal

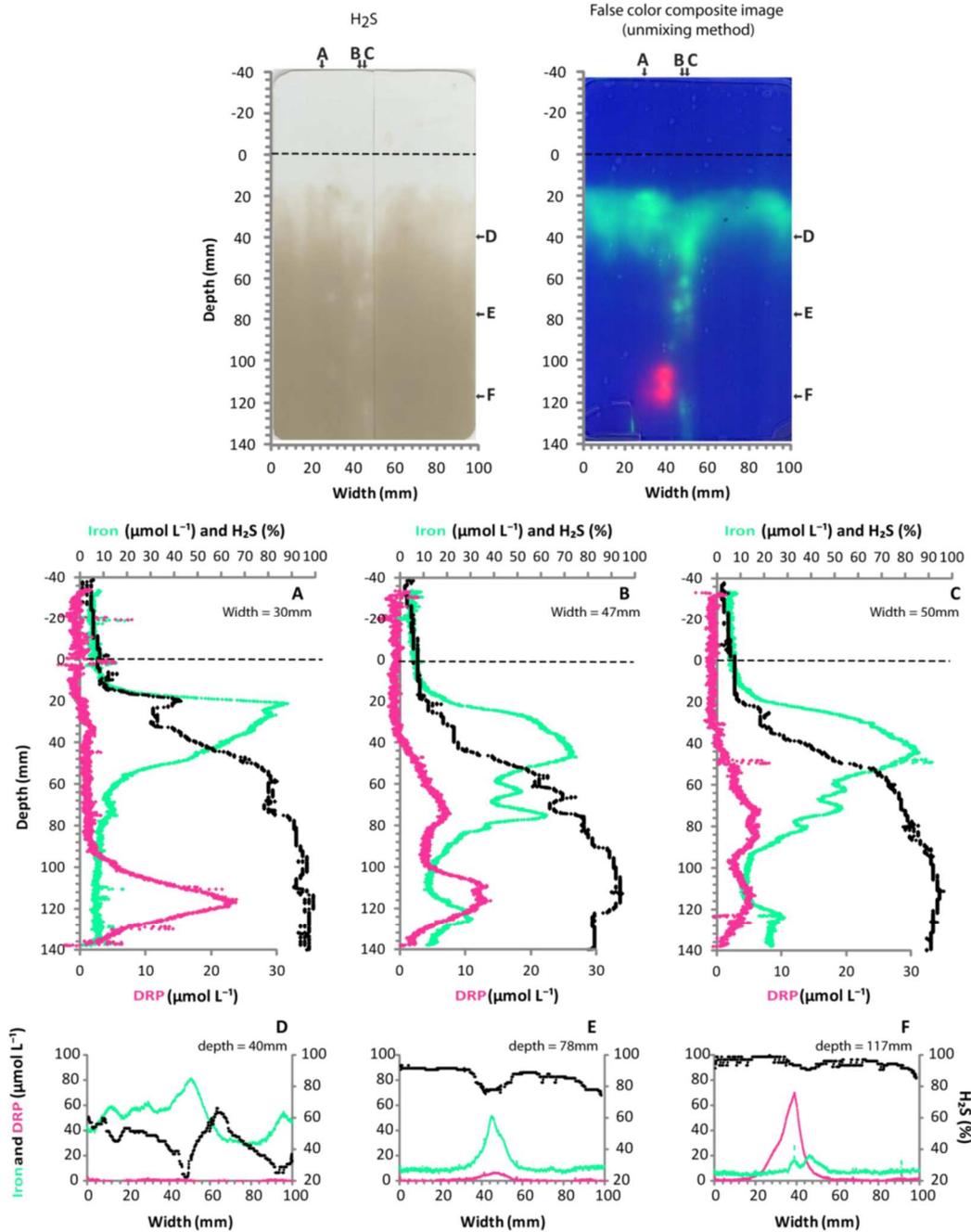


Figure 13 Gel DET/DGT-2D déployé dans un herbier de zostères de la vasière de Germanan, bassin d'Arcachon. En haut à gauche, distribution de H₂S. En haut à droite, distribution de Fe (bleu cyan) et P (rose) après traitement informatique. Les panneaux du bas montrent des profils verticaux et horizontaux extraits des images du haut (Cesbron et al., 2014).

Environment Science and Technology (Cesbron et al., 2014) constituant ainsi la première publication entre membres Nantais et Angevins de la nouvelle UMR 6112 LPG. Les résultats présentés Figure 13 montrent l'extrême hétérogénéité du sédiment d'une vasière d'Arcachon colonisée par des herbiers. On peut noter les interactions fortes entre H₂S et Fer dissous sur la couche correspondant à la rhizosphère

de *Zostera noltei*. On peut aussi noter le découplage entre fer et phosphore dissous. Le phosphore éventuellement remobilisé par la réduction bactérienne des oxydes de fer est probablement aussitôt assimilé par les plantes dans la rhizosphère alors qu'en profondeur, dans les zones d'accumulation de phosphore dissous, la source semble être la matière organique minéralisée par

sulfatoréduction. Ici chaque image correspond à plusieurs centaines de milliers de pixels représentant autant de mesures de fer et de phosphore. Cependant, il est difficile d'évaluer la vraie résolution spatiale de ce type de technique du fait de la possible relaxation des gradients chimiques par diffusion après post-traitement du gel. Une partie de cette difficulté a été contournée par la congélation des gels sondes entre échantillonnage et analyse. Il s'agit de l'autre grande nouveauté apportée par cette étude. Malgré cela, la cinétique des réactions colorimétriques constitue une limitation difficile à contourner. Alors que la réaction colorimétrique du fer est extrêmement rapide (moins de 2 minutes à température ambiante pour une sonde DET), celle des phosphates est plus lente et nécessite 15 mn environ pour que la réaction soit complète. Pendant ce temps-là, les analytes présents dans le gel diffusent ce qui résulte dans l'effacement progressif des hétérogénéités du milieu interstitiel. Cette problématique a été développée dans la littérature (Harper et al., 1997; **Jézéquel et al., 2007**) mais pas d'étude modélisant les données d'une expérience de cinétique n'a été réalisée jusqu'en 2016. Par conséquent, la localisation des hotspots géochimiques peut se faire à la précision du pixel (i.e. 250 μm) mais la description des gradients chimiques se fait plutôt à l'échelle millimétrique. Ceci étant dit, les techniques conventionnelles qui discrétisent des échantillons d'eau interstitielle (découpage/centrifugation, extraction à l'aide de bougies poreuses, dialyseurs, ...) ont la limitation de mélanger un volume d'eau qui peut représenter aussi plusieurs micro-environnements dont les conditions redox ou acido-basiques peuvent être très contrastées. L'approche DGT peut permettre de concilier la non discrétisation des échantillons et la non rétrodiffusion des analytes au sein du gel lors du post-traitement. Cependant, d'autres difficultés

existent et notamment l'influence de la résine fixatrice sur l'environnement proche de la sonde. En effet, si le flux de l'analyte vers le gel est plus important que la rééquilibration du milieu interstitiel par le transport (diffusion ou advection) ou par la thermodynamique (désorption ou dissolution), l'état stationnaire pendant le déploiement ne sera pas respecté et le milieu extérieur à la sonde va s'appauvrir empêchant toute conversion de flux vers la résine en concentration dans l'eau interstitielle. La performance de la résine est aussi une limitation pour certains analytes.

1.2.3. Sonde combinée $\text{NO}_2^-/\text{NO}_3^-$ en 2 dimensions et à haute résolution spatiale

Le couplage colorimétrie/gel/imagerie hyperspectrale constitue ainsi un outil prometteur pour coupler certaines techniques colorimétriques à condition que celles-ci soient compatibles chimiquement. Par exemple, il paraît illusoire de combiner l'analyse de l'ammonium à celle du phosphore sur une unique sonde car les méthodes colorimétriques classiques nécessitent des conditions acido-basiques radicalement différentes pour avoir lieu ($\text{pH} > 11$ pour l'ammonium et < 2 pour le phosphore). Cependant, nitrite/fer, alcalinité/fer sont, par exemple, envisageables.

Une autre combinaison a été tout de suite envisagée : nitrite et nitrate. Historiquement, l'analyse de nitrate dans les eaux marines se fait par colorimétrie sur la base de la méthode de Griess. Mais celle-ci est sensible uniquement au nitrite. Il est alors nécessaire de passer par une étape de réduction du nitrate en nitrite. Pour une application sur gel, il faut que l'agent réducteur soit en solution. L'utilisation du chlorure de vanadium a été réussie avec succès en cuve (García-Robledo et al., 2014; Schnetger and Lehnert, 2014) et a donc été envisagée pour une transposition de la méthode sur

gel. La difficulté ici résidait sur la cinétique de la réduction de nitrate en nitrite qui peut prendre plusieurs heures à température ambiante. Notre travail a consisté d'une part, à optimiser cette cinétique en jouant sur la concentration de l'agent réducteur et sur la température de la réaction. Comme discuté plus haut, augmenter la température peut accélérer la cinétique des réactions, mais elle augmente aussi la vitesse de diffusion des analytes accélérant la relaxation des zones d'enrichissement. Ainsi, il a fallu trouver un compromis acceptable pour avoir un temps et une température suffisants pour quantifier le nitrate sans trop perdre en résolution spatiale. L'option prise implique un rendement de réduction qui n'est pas total et qui nécessite donc une quantification. Cela n'est possible que par l'utilisation de la caméra hyperspectrale qui permet de déconvoluer sur le même gel, les contributions relatives à la réflectance du gel et son support, du produit coloré et du chlorure de vanadium (**Metzger et al., 2016**).

La Figure 14 montre la distribution de nitrite et nitrate en 2 dimensions sur un gel déployé dans le sédiment de la vasière des Brillantes (estuaire de la Loire, projet RS2S-OSUNA). Le post traitement dure

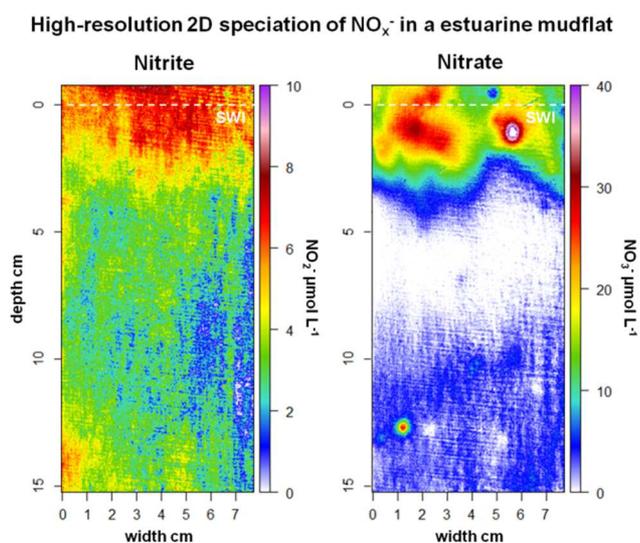


Figure 14 distribution en 2D de nitrite et nitrate dans un sédiment de vasière de l'estuaire de la Loire (**Metzger et al., 2016**)

30mn avec une étape de réduction à 50°C, la relaxation est évidente. Pour cet article, nous avons tenté de modéliser la relaxation d'un pic afin d'estimer la résolution spatiale la plus raisonnable à envisager. Cependant, nous avons maximisé la relaxation dans la mesure où nous n'avons pas tenu compte d'une propriété importante du complexe formé par nitrite et le réactif de Griess qu'est sa faible vitesse de diffusion rendant la diffusion du composé coloré négligeable dans le temps de l'expérience.

Donc, pour mieux modéliser la relaxation du signal en fonction des conditions expérimentales de la mesure (50°C, 30mn, ...), il faut tenir compte de la transformation de nitrate en nitrite en cours d'expérience et donc coupler au modèle de transport un modèle cinétique. Ceci permettra de revenir à la résolution de l'image acquise.

1.2.4. Calcul des taux de réaction à haute résolution spatiale en 2 dimensions

Ainsi, les progrès futurs concernant les couplages colorimétrie DET résident dans une meilleure modélisation des processus de transport-réaction dans le gel. Mais une fois la fidélité des distributions à haute résolution assurée, que fait-on avec des milliers de pixels de données ? Comment utiliser ces bases de données importantes pour faire de la quantification de processus biogéochimiques ? Il apparaît dommageable d'obtenir une représentation en 2D d'un ou plusieurs composés pour le réduire à un profil vertical comme présenté Figure 13. Ceci dépasse le cas des gels 2D. Les optodes planaires, qui permettent l'acquisition de données 2D avec en plus la possibilité d'acquérir des séries temporelles grâce à la réversibilité des processus à la base de ce type de sonde fluorométrique, imposent un défi encore plus important en terme de gestion de calcul de grosses bases de données.

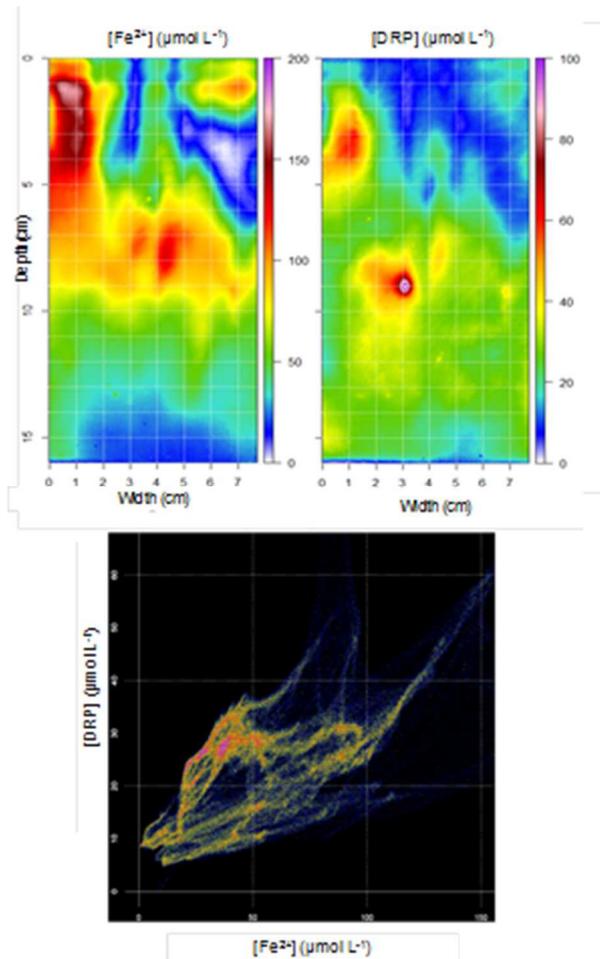


Figure 15 distribution en 2D de fer et phosphore et représentation de [DRP] vs. [Fe] (thèse Thibault de Chanvalon, 2016).

Dans le cadre de la thèse d'Aubin Thibault de Chanvalon, nous avons commencé à explorer la possibilité de transposer en 2D le type de modèle de calcul proposé par Peter Berg et collaborateurs qui permet l'obtention de taux de réactions (production ou consommation d'un analyte particulier) en fonction de la profondeur à partir d'un profil de

concentration dans les eaux interstitielles (Berg et al., 1998). Aubin a commencé par essayer d'appliquer les codes de calcul publiés par les collègues du NIOZ aux Pays-Bas fonctionnant sur R (Soetaert and Meysman, 2012) aux données de fer obtenues avec des gels DET-2D déployés dans la vasière des Brillantes de l'estuaire de la Loire. Malheureusement l'approche statistique proposé dans ces modèles, qui est similaire à celle de Peter Berg et collaborateurs appliquée à un jeu de données de plusieurs centaines de milliers de valeurs demandait des temps de calculs extrêmement longs (plus d'une semaine avec un jeu de données déjà dégradé en résolution). Nous avons profité d'un colloque à Liège (GHER Colloquium, Mai 2014) pour rencontrer Filip Meysman et exposer nos données, nos problématiques et surtout nos difficultés. Cette rencontre a été très fructueuse puisqu'Aubin a été invité quelques semaines au NIOZ à Yerseke pour travailler sur ses données et pour participer à des expériences en laboratoire sur les bactéries à câble avec nos techniques de gel DET-2D.

Face à la quantité de données constituée par chaque image, une nouvelle approche a été proposée par Filip Meysman pour obtenir une cartographie en 2D de taux de production/consommation à une résolution spatiale relativement fine. Justement, une partie de la procédure allait consister à déterminer mathématiquement, la bonne résolution qui permet

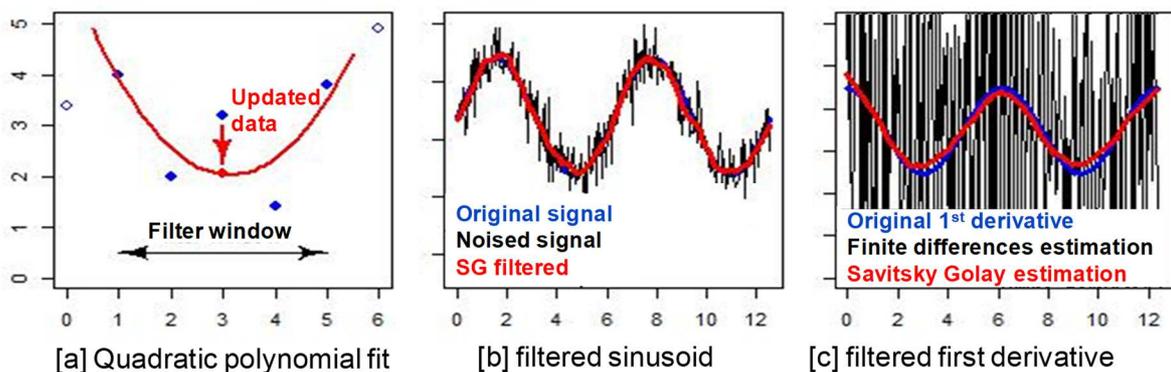


Figure 16 Procédure de traitement des données type Savitsky-Golay (thèse Thibault de Chanvalon, 2016)

de s'affranchir d'un maximum de bruit en perdant un minimum d'information. Ensuite, plutôt que d'utiliser une approche de type « Berg », qui consiste à essayer de trouver le polynôme qui va le mieux décrire une courbe de concentration en fonction de X, puis en fonction de Y, il s'agira de travailler sur des points mobiles et d'essayer de modéliser au mieux le polynôme qui passe par ce point et par ses voisins proches. Ceci permet ensuite, par le calcul de la dérivée à ce point en X et en Y de déterminer les gradients chimiques en ces deux dimensions et donc de remonter au flux et au taux de réaction en fonction de chacune de ces deux dimensions par un calcul de différences finies. La procédure est décrite en détail dans l'article publié dans Marine Chemistry (**Thibault de Chanvalon et al., 2017**) et résumée dans le carton ci-contre (Figure 16).

Si nous réalisons un graphique de la concentration de phosphore dissous en fonction du fer dissous pour l'ensemble des données obtenues par un gel DET-2D, on obtient des résultats difficiles à interpréter où il est très difficile de dégager une corrélation globale (Figure 15). Si nous appliquons la procédure de Savitsky-Golay à ce jeu de données nous obtenons la distribution des taux de réaction pour ces analytes représentée Figure 17.

La représentation des taux de réaction du phosphore en fonction des taux de réaction du fer semble montrer une relation plus évidente entre la réactivité de ces deux analytes avec un coefficient directeur global proche de 0,2 qui correspond au rapport entre P/Fe dans les extractions de ces éléments avec une solution d'ascorbate de sodium dans les premiers 4 cm de sédiment dans la vasière des Brillantes (**Thibault de Chanvalon et al., 2016b**). Les points de forte production indiqués dans la figure montrent des rapports P/Fe plus importants suggérant une

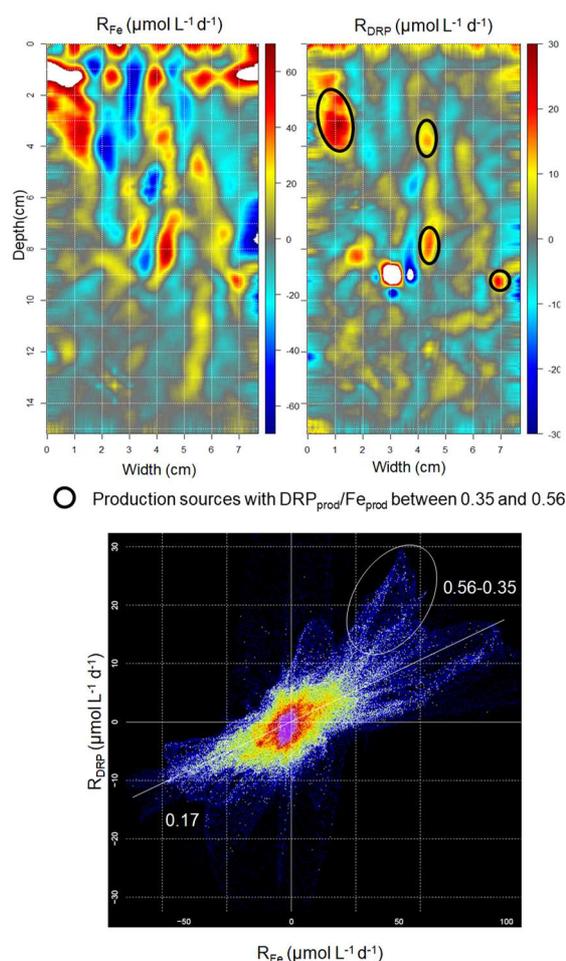


Figure 17 distribution des taux de réaction pour le fer et le phosphore dissous et représentation de R_{DRP} vs. R_{Fe} (thèse Thibault de Chanvalon, 2016)

contribution de la matière organique à la production de phosphore dissous.

Ce type d'approche est aussi applicable en une dimension comme alternative au modèle de Berg et al. (1998), qui propose la compartimentation d'un profil en différentes zones dont le taux de réaction serait fixe, alors qu'ici, à chaque profondeur correspond un taux de réaction. Ainsi, nous avons appliqué la procédure publiée pour des données 2D à des profils réalisés à partir de sondes DET classiques déployées dans la vasière de Brillantes (**Thibault de Chanvalon et al., 2016b**). Mais nous reviendrons plus tard sur ces applications dans ce manuscrit.

1.3. Articles présentés dans cette section en annexe intermédiaire

- Nees, H.A., Moore, T.S., Mullaugh, K.M., Holyoke, R.R., Janzen, C.P., Ma, S., Metzger, E., Waite, T.J., Yücel, M., Lutz, R.A., 2008. Hydrothermal vent mussel habitat chemistry, pre-and post-eruption at 9 50'North on the East Pacific Rise. *J. Shellfish Res.* 27, 169–175.
- Luther III, G.W., Glazer, B.T., Ma, S., Trouwborst, R.E., Moore, T.S., Metzger, E., Kraiyya, C., Waite, T.J., Druschel, G., Sundby, B., 2008. Use of voltammetric solid-state (micro) electrodes for studying biogeochemical processes: Laboratory measurements to real time measurements with an in situ electrochemical analyzer (ISEA). *Mar. Chem.* 108, 221–235.
- Ma, S., Luther III, G.W., Keller, J., Madison, A.S., Metzger, E., Emerson, D., Megonigal, J.P., 2008. Solid-State Au/Hg Microelectrode for the Investigation of Fe and Mn Cycling in a Freshwater Wetland: Implications for Methane Production. *Electroanalysis* 20, 233–239.
- Geslin, E., Risgaard-Petersen, N., Lombard, F., Metzger, E., Langlet, D., Jorissen, F., 2011. Oxygen respiration rates of benthic foraminifera as measured with oxygen microsensors. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 396, 108–114.
- Metzger, E., Viollier, E., Simonucci, C., Prévot, F., Langlet, D., Jézéquel, D., 2013. Millimeter-scale alkalinity measurement in marine sediment using DET probes and colorimetric determination. *Water Res.* 47, 5575–5583.
- Cesbron, F., Metzger, E., Launeau, P., Deflandre, B., Delgard, M.-L., Thibault de Chanvalon, A., Geslin, E., Anschutz, P., Jézéquel, D., 2014. Simultaneous 2D Imaging of Dissolved Iron and Reactive Phosphorus in Sediment Porewaters by Thin-Film and Hyperspectral Methods. *Environ. Sci. Technol.* 48, 2816–2826.
- Metzger, E., Thibault de Chanvalon, A., Cesbron, F., Barbe, A., Launeau, P., Jézéquel, D., Mouret, A., 2016. Simultaneous Nitrite/Nitrate Imagery at Millimeter Scale through the Water–Sediment Interface. *Environ. Sci. Technol.* 50, 8818–8195.
- Thibault de Chanvalon, A., Metzger, E., Mouret, A., Knoery, J., Geslin, E., Meysman, F.J.R., 2017. Two dimensional mapping of iron release in marine sediments at submillimetre scale. *Mar. Chem.* 191, 34–49.

2. Survie en hypoxie/anoxie et métabolismes alternatifs chez les foraminifères benthiques

Les phénomènes d'eutrophisation des eaux côtières et le réchauffement climatique concourent pour favoriser les phénomènes d'hypoxie sévère dans différentes régions du Globe. Les scientifiques montrent une augmentation importante des « Deadzones » à partir des années 70 (Diaz and Rosenberg, 2008) avec le danger que cela engendre pour les espèces plus vulnérables que sont les espèces benthiques fixées comme les bivalves ou spongiaires. Les foraminifères benthiques qui par leur diversité spécifique, écologique, par leur forte densité, par leur cycle de vie relativement court et par la conservation de leur coquille dans les enregistrements fossilifères, sont considérés comme bons marqueurs paléoenvironnementaux et bon bio-indicateurs. Etudier leur réponse écologique et physiologique au stress oxygène est donc un champ d'investigation nécessaire à la bonne interprétation des enregistrements fossiles. Les travaux pionniers de Frans Jorissen en Adriatique ont permis de mieux définir le concept de microhabitat de manière quantitative et de proposer la teneur en oxygène et le flux de carbone organique particulaire comme principaux facteurs contrôlant la dynamique spatiale (voire temporelle) de ces microhabitats. Ainsi a été défini le modèle conceptuel Trox-model (Figure 18, Jorissen et al., 1995). Le modèle prédit une corrélation positive entre disponibilité en nourriture et la profondeur des microhabitats dans des environnements oligotrophes et une corrélation négative lorsque le milieu est eutrophe et que la pénétration d'oxygène très limitée (quelques mm) ne permet pas le développement d'un microhabitat vers la profondeur.

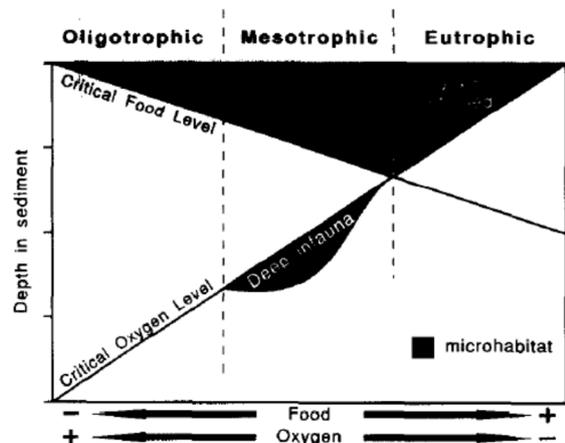


Figure 18 Trox-model expliquant la profondeur de présence de foraminifères vivant dans le sédiment (zones en noir) en termes de quantité de nourriture disponible et de concentration en oxygène (Jorissen et al., 1995).

Le modèle prédit l'occurrence de microhabitats profonds dans des environnements mésotrophiques où certaines espèces sont capables de vivre dans des environnements suboxiques (où l'oxygène n'est pas détecté), suggérant des mécanismes adaptatifs à ces environnements quasiment dépourvus d'oxygène.

Ces mécanismes ont fait l'objet de beaucoup de discussion autour de plusieurs hypothèses comme la migration verticale temporaire, la projection de pseudopodes vers la zone oxygène, la présence de symbiontes et la possibilité d'utiliser d'autres accepteurs d'électrons pour respirer la matière organique. Sans rentrer dans une discussion détaillée, toutes ces hypothèses ont été plus ou moins vérifiées expérimentalement et sont utilisées par certaines espèces dans certains contextes (Kitazato and Bernhard, 2014).

Cela souligne que la bonne description des microhabitats nécessite aussi une bonne description des conditions physico-chimiques prévalant dans chaque microhabitat supposé. Ainsi, à partir des

travaux de Frans Jorissen et collaborateurs, l'analyse standard de l'écologie des foraminifères passe nécessairement par la description de la chimie du sédiment avec comme paramètres indispensables l'oxygène dissous et le carbone organique particulaire (lire, par exemple, les reviews de Van der Zwaan et al., 1999; Murray, 2001). D'autres travaux ont montré qu'un autre facteur très important dans le contrôle des microhabitats est la concentration en sulfures libres dans les eaux interstitielles car les foraminifères tolèrent peu leur présence (Moodley et al., 1998). Ces observations montrent également l'importance de bien décrire la distribution des sulfures libres dans les eaux interstitielles. Cela permet aussi de proposer une définition de la compartimentation du sédiment en termes géochimiques qui pourrait correspondre aux micro-habitats définis par les spécialistes de l'écologie des foraminifères. Ainsi, la zone oxique correspond à la couche superficielle de sédiment où l'oxygène est détecté et utilisé principalement comme accepteur d'électron. La zone anoxique, où les sulfures libres sont détectés et où la sulfato-réduction est le processus de dégradation de la matière organique dominant. Entre ces deux couches, la couche suboxique, où aucune de ces espèces n'est détectée et où dominent les processus métaboliques impliquant le nitrate et les oxydes métalliques comme accepteurs d'électrons.

De cette manière, le microhabitat de surface ou épipélique correspondrait à la zone oxique, le microhabitat profond ou endopélique correspondrait à la zone suboxique et la couche sans foraminifères vivants à la zone anoxique. Dans ce cadre, il devient indispensable d'étudier plus en détail ces correspondances et, en particulier si la présence de sulfures constitue vraiment une limite pour les foraminifères. Il est aussi nécessaire de mieux connaître les mécanismes de survie en suboxie et/ou

en anoxie, voire de réviser la notion de survie, si un métabolisme anaérobie est plus avantageux énergétiquement ou écologiquement. Ainsi, la question de la croissance et de la reproduction en suboxie ou anoxie se pose.

Cette problématique générale représente un axe de recherche majeur au BIAF auquel je me suis impliqué avec enthousiasme depuis presque dix ans. A travers des approches expérimentales et écologiques, nous avons essayé de répondre à certaines de ces questions.

2.1. Approches expérimentales

Le BIAF est reconnu internationalement pour son expertise dans les expériences d'incubation de foraminifères dans certaines conditions environnementales qu'on appelle abusivement dans la communauté la « culture de foraminifères ». Sous l'impulsion d'Emmanuelle Geslin qui depuis 2003 développe cette expertise à Angers, nous avons pu créer et asseoir cette bonne réputation. Ainsi la thèse de Christine Barras a permis pour la première fois de calibrer expérimentalement la courbe isotopique de l'oxygène en fonction de la température (Barras et al., 2010). Nous avons aussi pu montrer l'influence des effets ontogéniques sur le rapport Na/Ca qui bruite la courbe de calibration de ce rapport élémentaire en fonction de la salinité et de la température posant ici quelques bases de réflexion sur l'importance des processus d'incorporation de l'eau de mer et de la biominéralisation du test calcaire (Diz et al., 2012).

2.1.1. In situ

Ceci et les travaux de Frans Jorissen sur l'écologie des foraminifères en Adriatique nous ont permis d'intégrer le projet Autrichien « Low dissolved oxygen events in the Northern Adriatic: in situ

experimental insight into benthic response before, during and post-anoxia », porté par Michael Stachowitch, qui visait à étudier la réponse de la méiofaune à une privation d'oxygène induite expérimentalement et in situ dans le Golfe de Trieste à Piran (Slovénie). Ce projet a été le cœur de la thèse de doctorat de Dewi Langlet, soutenue en 2014, encadrée par Frans Jorissen, Emmanuelle Geslin et moi-même.

Depuis quelques années Michael Stachowitsch et ses collaborateurs de l'Université de Vienne et de la station marine de Piran avait mis au point avec Unisense une unité expérimentale autonome permettant de générer et monitorer l'anoxie in situ sur une période d'une semaine : EAGU (Riedel et al., 2008). Il s'agit d'une chambre benthique équipée d'un appareil photo et ses éclairages ainsi que d'un dispositif de 4 sondes ampérométriques permettant de mesurer en continu la concentration en oxygène et en sulfures dans la chambre reliées à un

datalogger, le tout branché à une batterie d'une dizaine de jours d'autonomie (Figure 19).

Les travaux précédents de l'équipe viennoise se concentraient sur l'analyse comportementale de la mégafaune et de la macrofaune en fonction de la privation d'oxygène sur la base d'images acquises avec une fréquence de 10 secondes. Pour étudier la méiofaune, qui est en partie endopélique, il fallait aller vers la profondeur donc réaliser la collecte de carottes de quelques centimètres en début et fin d'expérience. Autant, les premières expériences se focalisaient sur des colonies à la riche diversité spécifique de la mégafaune, autant les expériences qui nous concernaient visaient des zones sans macrofaune apparente pour limiter l'hétérogénéité latérale qui pourrait brouiller la comparaison de données issues d'une série temporelle. Dans un premier temps la durée d'une semaine a été envisagée pour l'expérience sur la méiofaune mais une première expérience réalisée en août 2009 n'a pas montré de variation significative des effectifs après quelques jours d'anoxie (données non publiées). Nous avons donc envisagé en été 2010 une expérience à long terme avec une première chambre équipée du système EAGU qui resterait jusqu'à épuisement de la batterie (9 jours), une deuxième chambre qui resterait 1 mois, une

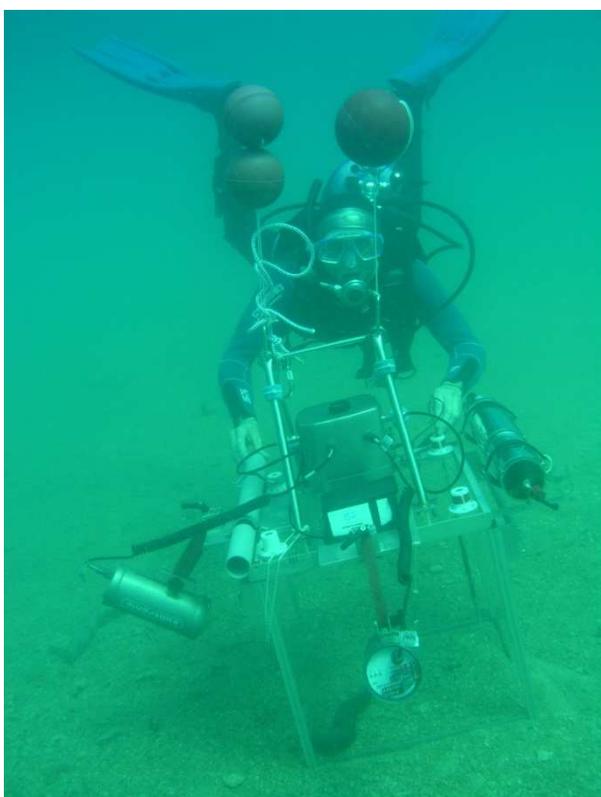


Figure 19 Experimental Anoxia Generating Unit (EAGU), projet « Anoxia and Benthic Diversity ». Crédit photo: Mickael Stachowitsch.

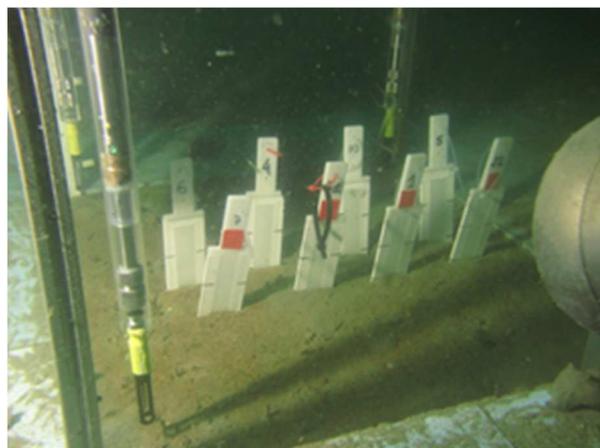


Figure 20 DET déployées dans la chambre équipée de EAGU, 1 semaine après début de l'incubation.

troisième chambre, 2 mois et une dernière chambre, 10 mois.

Chaque chambre représentait un cube de 50 cm de côté une fois déployée où la moitié de la surface était échantillonnée lors de l'ouverture et une autre moitié une semaine après ouverture pour tester la résilience du sédiment à l'épisode d'anoxie que nous n'avons pas exploitée à ce jour. Pour chaque chambre, 3 carottes étaient dédiées à la méiofaune (copépodes, nématodes et foraminifères) et 3 carottes à la géochimie. De plus, des sondes DET-1D ont été déployées (2 pour les métaux, 2 pour l'alcalinité, 2 pour les sels nutritifs et 2 pour les anions, Figure 20).

La difficulté ici résidait dans le fait que les DET ne peuvent pas être déployés plus que quelques jours car ils sont constitués d'agarose, glucide qui peut être dégradé assez facilement en quelques jours ou semaines. Il a fallu donc adapter les chambres avec un sas pour pouvoir insérer les DET la veille de l'ouverture de la chambre (Figure 20). La manipulation est présentée en détail dans les articles en annexe (**Langlet et al., 2013; Metzger et al., 2014**).

La Figure 21 représente l'évolution des effectifs de foraminifères en fonction du temps. Les échantillons

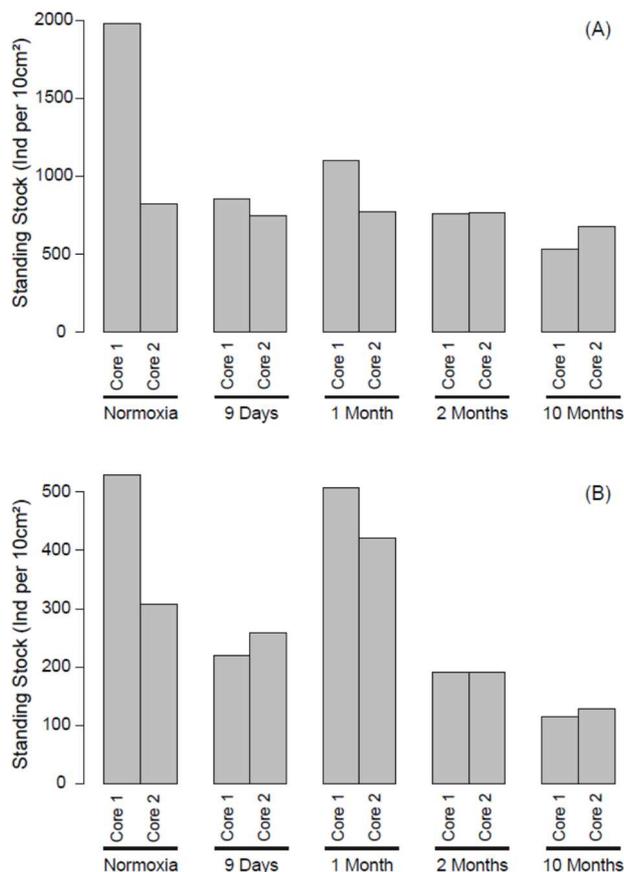


Figure 21 quantité de foraminifères vivants (CTG) pour les premiers 5 cm en haut et 5 mm en bas en fonction du temps d'incubation (**Langlet et al., 2013**)

analysés par Dewi Langlet indiquent une baisse sensible entre l'état de référence et la carotte après 7 jours d'anoxie (9 jours d'incubation), puis des effectifs relativement constants dans les carottes de 5 cm de profondeur. Ceci indique que des

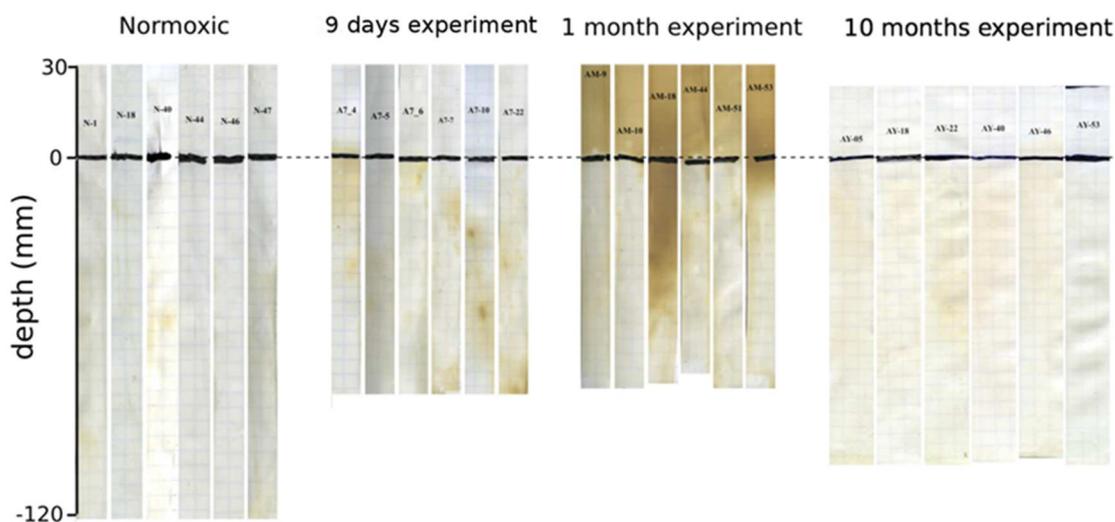


Figure 22 occurrence de H₂S pendant le déploiement des DET indiqué par la coloration brune des bandes adhésives en PVC (**Metzger et al., 2014**)

foraminifères benthiques sont capables de survivre au moins 10 mois sans oxygène dans le sédiment. En se focalisant sur la première tranche (5 mm d'épaisseur), on constate même une augmentation significative des effectifs à 1 mois que nous avons interprété comme probablement une réponse à des apports de carbone organique suite à la décomposition de la macrofaune accumulée à la surface des sédiments lors de l'appauvrissement en oxygène dans les chambres (**Langlet et al., 2013, 2014**).

Un autre résultat qui détone par rapport aux expériences réalisées précédemment avec EAGU est l'absence de sulfures libres au bout de 9 jours d'incubation dans les eaux de la chambre indiquant une faible intensité de la sulfato-réduction dans le sédiment. Cela a été en partie vérifié grâce à des sondes à sulfure (adhésifs blanc PVC, **Jézéquel et al., 2007**) déployées sur les DET-1D montrant seulement des traces de sulfure libre dans les eaux interstitielles (Figure 22) malgré une importante sulfato-réduction dans la colonne sédimentaire attestée par les données de sulfate (**Metzger et al., 2014**).

Étonnamment, les sondes à sulfures ont montré une forte concentration de sulfures libres dans l'eau surnageant à 1 mois (Figure 22), témoignant de cette intense dégradation anaérobie de la macrofaune lors du premier mois de déploiement qui a pu nourrir les foraminifères. Par contre ces sulfures produits en surface n'ont pas pénétré le sédiment au-delà de quelques millimètres car réoxydés par les oxydes métalliques abondants dans ce sédiment (Hines et al., 1997). Cela pourrait expliquer la survie à long terme malgré la toxicité supposée des sulfures pour les foraminifères. Cela reste l'hypothèse la plus probable mais la tolérance aux sulfures demande des investigations plus approfondies. On sait que certaines espèces inféodées aux zones

hydrothermales ou aux bassins anoxiques possèdent des symbiontes les rendant tolérantes aux sulfures abondants dans ces milieux (Bernhard et al., 2000). La Figure 23 illustre la rapide colonisation du récif artificiel qu'a constituée la chambre déployée 10 mois dans le Golfe de Trieste illustrant sa forte productivité et suggérant une certaine résilience du milieu.

Les nématodes et copépodes n'ont pas connu un succès aussi important mais leur tolérance à l'anoxie n'est pas négligeable (Grego et al., 2013, 2014). Ce travail illustre l'importance de la bonne description de la géochimie de part et d'autre de l'interface eau sédiment pour définir précisément les conditions physico-chimiques prévalant dans un microhabitat donné. Elle montre aussi l'intérêt d'une approche écologique la plus large possible pour mieux comprendre la dynamique du benthos.

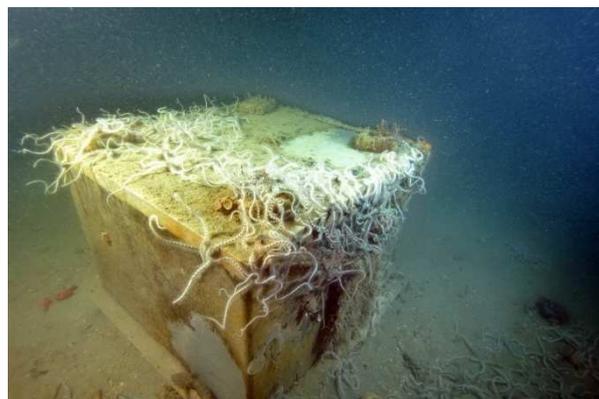


Figure 23 chambre benthique incubée pendant 10 mois. Crédit photo : Tihomir Makovec (**Metzger et al., 2014**).

2.1.2. Ex situ

La survie de différentes espèces à des périodes d'anoxie ou sévère hypoxie a permis d'évoquer plusieurs hypothèses expliquant les mécanismes de survie des foraminifères benthiques à ces conditions défavorables. La plus simple étant la dormance (Linke and Lutze, 1993) où le foraminifère serait capable de ralentir son métabolisme espérant des jours meilleurs. Cependant, la fréquente observation d'espèces réputées aérobies strictes dans des

habitats relativement profonds où l'oxygène n'est présent qu'à l'état de traces nous impose un examen plus approfondi. Les résultats obtenus lors de l'expérience de Piran indiquant une augmentation des faunes de foraminifères vivants en anoxie et l'abondante littérature sur l'existence de micro-habitats dépourvus d'oxygène nous a conduit à réaliser une série d'expériences en laboratoire permettant de confirmer que certaines espèces ne se contentaient pas de survivre en état de dormance dans des conditions anoxiques ou sévèrement hypoxiques. Ceci a été fait à la fois en aquarium, ce qui permet de bien contrôler les conditions physico-chimiques de l'expérience et de réaliser aisément des prélèvements en cours d'expérience à des temps différents dans un même batch, et sur colonne sédimentaire, ce qui permet de garantir des conditions environnementales plus proches de la réalité incluant la variabilité verticale du sédiment (porosité, redox, pH, etc...).

L'expérience en aquarium fait l'objet d'un chapitre dans l'ouvrage collectif *Approaches to Study Living Foraminifera*, Springer-Verlag, ed. Hiroshi Kitazato and Joan Bernhard (**Geslin et al., 2014**). Nous avons essayé d'évaluer les capacités de survie, de croissance et de reproduction de trois espèces d'écologies contrastées et aussi leur capacité à stocker des nitrates dans leur cellule. Il s'agit des espèces *Ammonia tepida*, qui vit dans des environnements côtiers où les conditions physico-chimiques sont extrêmement variables, *Melonis barleeanus*, vivant dans des sédiments relativement profonds sur l'extrémité du plateau et sur le talus continental et dans le sédiment, dans des microenvironnements hypoxiques riches en nitrate puis *Bulimina marginata*, espèce assez cosmopolite considérée comme détritivore qui vit plutôt dans la partie superficielle du sédiment. Ces trois espèces sont réputées capables de supporter l'hypoxie voire

l'anoxie. La présence de *Melonis barleeanus* dans des environnements riches en nitrate en fait l'espèce susceptible d'être la mieux adaptée à un environnement anoxique parmi les espèces testées par la capacité à utiliser les nitrates comme accepteur d'électrons (Piña-Ochoa et al., 2010). Les deux autres étant peut-être capables seulement de dormance. Ainsi, 3 conditions expérimentales ont été testées avec un aquarium à saturation en oxygène, un aquarium à quelques μM d'oxygène et sans nitrate et un troisième avec toujours des traces d'oxygène et $50 \mu\text{M}$ de nitrate. Les résultats principaux de l'étude ont permis de mettre en évidence des taux de survie très importants pour *Ammonia tepida* et *Melonis barleeanus* avec aussi des taux de croissance significatifs. *Bulimina marginata* a montré des taux de survie moins importants quelque soient les conditions d'oxygénation. Cette étude a permis de mettre en évidence la capacité de stockage de nitrate de ces espèces, quoique relativement limitée pour *Ammonia tepida*. Cela a permis d'enrichir la base de données établie par Nils Risgaard-Petersen et collaborateurs rendant plus complexes les interprétations qui en étaient faites jusqu'alors. En effet, la capacité de stockage des nitrates peut varier pour une même espèce en fonction de l'environnement et des conditions physico-chimiques précédant une expérience ou en cours de celle-ci. Cette étude confirme aussi la difficulté de conclure sur la capacité à dénitrifier uniquement sur la base de la capacité d'une espèce à stocker du nitrate. En tout cas, l'expérience montre que pour ces trois espèces, aux conditions expérimentales testées, la dormance n'est pas le mécanisme privilégié. Par contre, l'impossibilité de réaliser une anoxie complète ne nous a pas permis de tester vraiment l'effet d'une anoxie prolongée. Cette expérience a donc été répétée en anoxie stricte mais seuls les

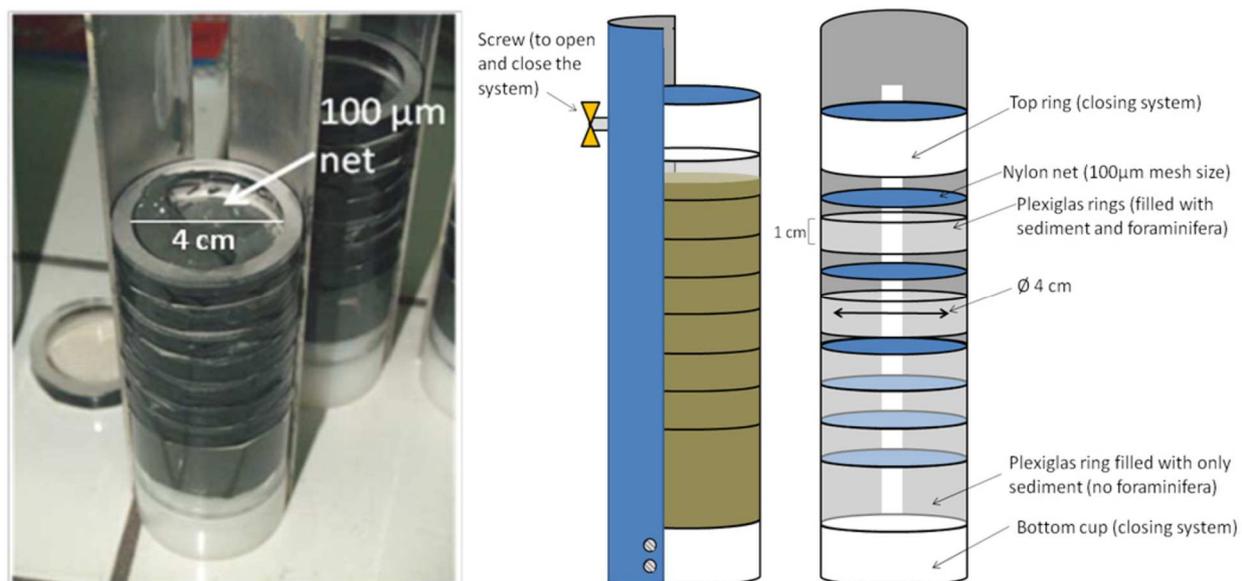


Figure 24 dispositif expérimental permettant de contraindre les foraminifères à rester dans une tranche de sédiment donnée (Nardelli et al., 2014)

résultats pour *Ammonia Tepida* ont été publiés montrant l'absence de marqueurs métaboliques malgré une survie importante suggérant la dormance en anoxie (LeKieffre et al., 2017).

Dans le cadre du post-doctorat de Maria-Pia Nardelli financé par Angers Loire Métropole (2012-2013), nous avons voulu travailler dans des conditions plus réalistes sur des carottes sédimentaires. La difficulté de réaliser des expériences sur des carottes sédimentaires réside dans 3 aspects majeurs : la stabilité des interfaces redox au cours de l'expérience ; l'introduction des foraminifères dans les différents compartiments sédimentaires sans altération des conditions physico-chimiques ; la capacité des foraminifères à migrer une fois introduits à la recherche de conditions plus favorables. Sur le même design expérimental que celui présenté par l'équipe Nils Risgaard-Petersen qui cherchait à évaluer la capacité de stockage de nitrate de certaines espèces de foraminifères benthiques en regard de leur microhabitat (Koho et al., 2011), nous avons voulu tester la capacité de survie et éventuellement de fabrication de nouvelles loges dans des conditions d'oxygénation variables (Nardelli et al., 2014). L'idée assez simple

théoriquement, est d'isoler les environnements oxygènes, suboxygènes et anoxygènes par des filets de nylon et introduire dans chaque niveau des foraminifères vivants que l'on incubera pendant une durée déterminée pour en analyser l'évolution (Figure 24). Nous avons ainsi incubé pendant plusieurs semaines dans des sédiments côtiers (riches en carbone organique), *Ammonia tepida* et *Bulimina marginata*. *Melonis barleeanus* a été remplacée par *Cassidulina laevigata*, pour des raisons logistiques. Les spécimens utilisés ont été préalablement incubés dans la calcéine. La calcéine est un complexe fluorescent dont l'affinité pour les éléments alcalino-terreux (Ca, Mg, Sr...) permet de colorer la calcite formée dans une solution contenant de la calcéine. Ainsi, il est possible de marquer les dernières loges avant une expérience pour tester la formation de nouvelles loges dans des conditions particulières et par exemple d'analyser la composition chimique de la loge nouvellement formée (Bernhard et al., 2004). Le dispositif expérimental consistait en une série de tranches de sédiment (tamisés à 38 µm), d'épaisseurs variables permettant d'isoler les différents fronts redox du sédiment de la baie de l'Aiguillon (par exemple, 3

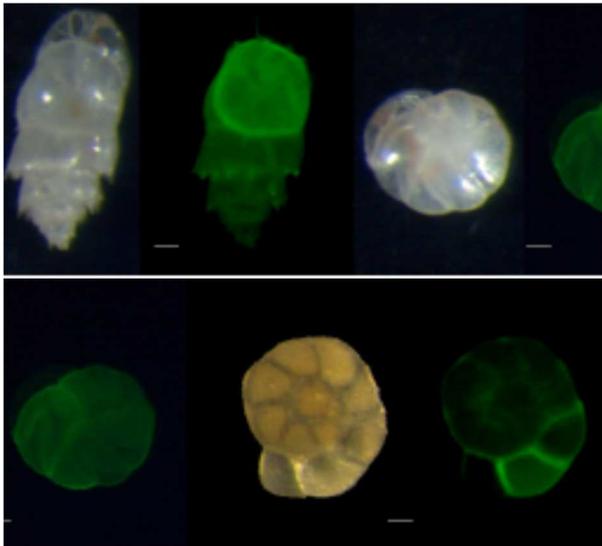


Figure 25 exemples de foraminifères dont les nouvelles loges formées n'apparaissent pas en épifluorescence : *B. marginata* à gauche, *C. laevigata* au centre et *A. tepida* à droite (Nardelli et al., 2014)

mm pour la première tranche représentant la pénétration d'oxygène habituelle du site) où 50 individus marqués à la calcéine étaient introduits et incubés pendant 30 jours (Figure 24 et Figure 25). Les résultats obtenus pour les trois espèces testées (*A. tepida*, *B. marginata* et *C. laevigata*) ont montré un taux de survie supérieur à 50%, quelque soit la profondeur avec quelques spécimens capables de fabriquer plusieurs chambres (Figure 25 et Figure 26).

Sans rentrer dans les détails, il s'agissait ici de la première démonstration de la capacité des foraminifères benthiques à calcifier de nouvelles loges dans des microhabitats profonds dont les

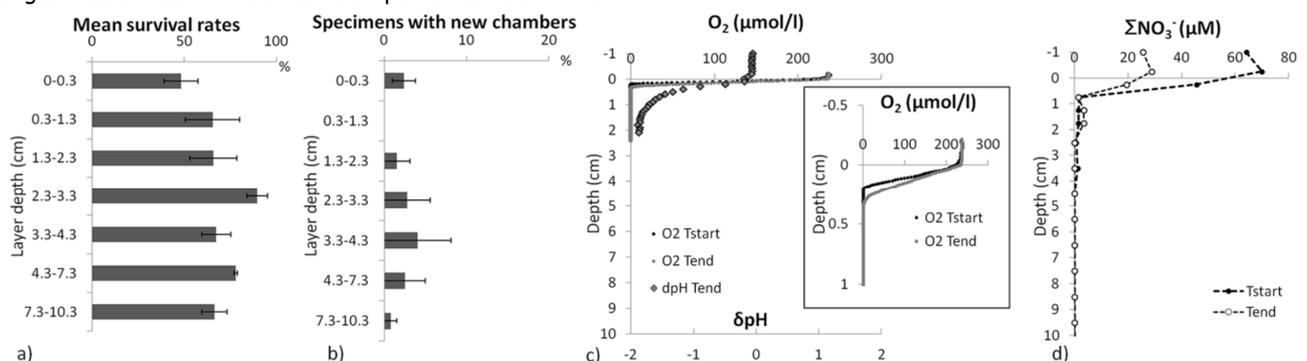


Figure 26 Incubation de 30 jours dans différents microhabitats. A gauche (a) et (b) : taux de survie et nombre d'individus ayant construit de nouvelles loges. A droite (c) et (d) : géochimie associée avec les profils d'oxygène, de pH et de nitrates (Nardelli et al., 2014). On peut noter la différence entre T_{start} et T_{end} pour oxygène et nitrates illustrant la difficulté de maintenir un état stationnaire

caractéristiques géochimiques sont très différentes de celles de la zone oxic et a fortiori de celles des eaux de fond, avec lesquelles la géochimie des coquilles de foraminifères sont souvent calibrées pour la construction de proxies paléo-environnementaux. Ainsi, pour des espèces provenant de contextes environnementaux très contrastés, la capacité à survivre et à développer de nouvelles loges suggère une adaptation à des conditions suboxiques (au sens géochimique) relativement commune.

L'ensemble de ces expériences nous intiment au réexamen des proxies de paléooxygénation comme par exemple le rapport élémentaire Mn/Ca qui repose sur l'idée que l'oxygénation des eaux de fonds est corrélée avec la teneur en manganèse dans les eaux interstitielles du sédiment de surface où l'on considère que les coquilles calcifient (Ní Fhlaithearta et al., 2010). Ainsi, nous avons commencé, sous l'impulsion de Christine Barras et Aurélia Mouret dans le cadre du projet Bhypolab, le réexamen de ces proxies par l'approche expérimentale en laboratoire (Barras et al., soumis à Geochimica Cosmochimica Acta). Les premiers résultats semblent indiquer que la capacité des foraminifères à enregistrer la teneur en manganèse du milieu de vie dépend de leur stade ontogénique et de l'espèce étudiée.

2.2. Approches écologiques

Bien que l'étude écologique d'environnements suboxiques s'applique à n'importe quel milieu sédimentaire dès lors que la présence de foraminifères vivants est observée sous la profondeur de pénétration de l'oxygène, ici je ne développerai que certains résultats provenant de milieux intertidaux. Dans ce type d'environnement où la pénétration d'oxygène est au plus de quelques millimètres et où la couche redox où règne la dénitrification est parfois absente, certains foraminifères semblent prospérer jusqu'à plusieurs centimètres sous l'interface eau-sédiment.

2.2.1. Echelle millimétrique et CTG

Ainsi la question de la survie des foraminifères en l'absence d'oxygène est essentielle dans les environnements côtiers où la couche oxic du sédiment ne représente que quelques centaines de microns à quelques millimètres. Par exemple, dans les vasières intertidales d'Arcachon, de l'Aiguillon, de Bourgneuf et de l'estuaire de la Loire, observer une pénétration d'oxygène comprise entre 2 et 5 millimètres est assez commun (**Cesbron et al., 2016; Delgard et al., 2012; Thibault de Chanvalon et al., 2015**). Cependant, la dynamique de l'épaisseur de la couche oxygénée est relativement complexe étant donnée l'hydrologie particulière de ces environnements intertidaux. Entre marée basse et marée haute, les zones découvertes connaissent des pics de production d'oxygène sous l'action du biofilm de microhytobenthos générant des sursaturations en oxygène de l'ordre de plusieurs centaines de pourcent dans les premières centaines de micromètres de sédiment (**Delgard et al., 2012, 2016a**). Cela a pour effet d'augmenter la pénétration en oxygène de quelques millimètres. Dans ce contexte dynamique, la notion de

microhabitat prend une dimension temporelle difficile à appréhender. De plus, l'essentiel des études côtières sur l'écologie des foraminifères benthiques se base sur la coloration au rose Bengale comme critère de vitalité. Or, depuis les études de Joan Bernhard (Bernhard et al., 2006), il est connu que ce type de coloration revêt une grande incertitude concernant des individus dont la mort remonte à quelques jours ou semaines, spécialement en milieu anoxique. Nous avons ainsi, systématisé progressivement l'utilisation d'une autre sonde, le cell-tracker green (CTG) qui est une sonde qui fluoresce sous l'action des estérases cytoplasmiques des organismes unicellulaires et constitue ainsi une sonde plus représentative des organismes vivants au moment de l'échantillonnage (Bernhard et al., 2006). Nous avons, depuis 2012 systématisé l'échantillonnage des premiers centimètres de sédiment à la résolution de 2 millimètres. Dans la vasière intertidale des Brillantes, sur l'estuaire de la Loire, nous avons montré que la densité de foraminifères suivait une décroissance exponentielle depuis un maximum à l'interface eau-sédiment vers une valeur stable à 1 cm de profondeur (**Thibault de Chanvalon et al., 2015**). Ce profil qui s'apparente à un profil de diffusion, n'aurait pas pu être décrit avec une résolution centimétrique ni même avec la découpe classique de 5 mm sur les premiers centimètres comme fait habituellement. Dans ce sédiment où la pénétration en oxygène ne dépasse pas 2 mm on voit bien le découplage entre oxygène et densité dans ce microhabitat superficiel. Cependant, l'allure de la décroissance peut s'expliquer facilement par la mobilité des foraminifères, la dormance et/ou la biodiffusion sans évoquer des métabolismes anaérobies. Cependant, la distribution fine des foraminifères vivants (haute résolution verticale et critère de vitalité plus sélectif) montre une évolution

bimodale dont le mode le plus profond se situe à 5 ou 6 cm de profondeur, bien loin des 2 premiers mm de sédiments oxygènes. Voilà un argument qui semble décisif pour évoquer un microhabitat anoxique pour *A. tepida* qui, bien que n'ayant pas démontré de faculté à respirer les nitrates ou mettre en œuvre tout autre métabolisme alternatif, semble résister à des conditions d'anoxie relativement prolongées. Cependant, un examen plus approfondi de la géochimie du sédiment de la vasière des Brillantes semble relativiser cet argument. En effet, dans cette même étude, nous avons pu mettre en évidence la présence de nombreux terriers actifs du point de vue de la bio-irrigation, qui plaiderait pour un transport efficace d'oxygène dans les profondeurs supérieures à la zone d'échantillonnage des foraminifères (ici 5 cm) et donc expliquer la présence de microenvironnements riches en oxygène dans la partie anoxique/suboxique du sédiment. Nous reviendrons sur cet aspect dans la section 3.2. mais

ces observations nous montrent la complexité de l'étude écologique en milieu côtier, qui plus est dans sa partie intertidale. Le constat n'est pas nouveau mais grâce à ces nouvelles approches méthodologiques on embrasse mieux la complexité du système et on peut définir plus finement les approches méthodologiques en fonction des problématiques posées. La problématique de la survie en anoxie montre que l'étude à l'échelle millimétrique et en 2 dimensions semble incontournable dans ces milieux extrêmement hétérogènes. Ceci nous invite à orienter nos efforts vers de nouveaux développements méthodologiques dont les résultats préliminaires semblent prometteurs. Nous exposerons ces développements dans la partie Projet de Recherche, section 2.

2.2.2. Le cas d'*Eggerella scabra*

Bien que n'étant pas spécialiste de l'écologie des foraminifères et encore moins d'une espèce agglutinée réputée indicatrice de milieux eutrophes,

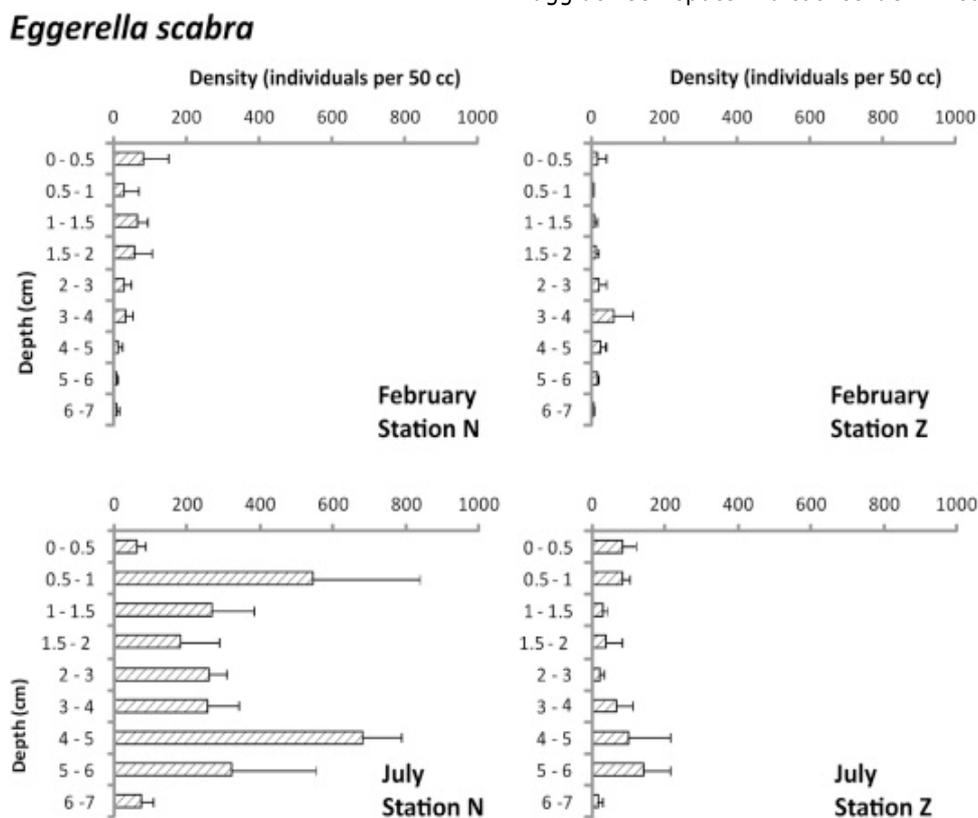


Figure 27 distribution verticale de *Eggerella scabra* dans deux sites de la vasière intertidale de Germanan pour deux saisons contrastées (Cesbron et al., 2016)

que l'on peut trouver dans des environnements côtiers comme le Golfe de Trieste (**Langlet et al., 2014**) ou la zone du panache du Rhône, en Méditerranée (Mojtahid et al., 2010; **Goineau et al., 2011, 2012**), ou dans des vasières à herbier de zostères comme à Arcachon (**Cesbron et al., 2016**), nous avons constaté que cette espèce semble avoir un microhabitat préférentiel quelques centimètres sous la zone de pénétration de l'oxygène (Figure 27), souvent dans la zone correspondant à la zone de remobilisation du fer (**Pastor et al., 2011; Cesbron et al., 2014; Metzger et al., 2014; Cesbron et al., 2016**).

On comprend clairement à l'observation du test de ce foraminifère agglutiné qu'il tire les particules composant son test du sédiment riche en oxydes de fer et en biotite entre autres minéraux silicatés. On comprend aussi l'intérêt à se trouver dans une couche sédimentaire où la compétition pour la nourriture est plus faible car la matière organique est plus réfractaire. Cependant, on n'explique pas le mécanisme métabolique qui lui permet de vivre dans

ces environnements. Au cours de la thèse de Dewi Langlet, nous avons testé la capacité de cette espèce à stocker les nitrates et les dénitrifier sans résultat positif (thèse Langlet, 2014). Des résultats préliminaires montrent aussi sa forte abondance dans un environnement particulier de la côte ligérienne colonisé par des haploops, amphipodes tubicoles souvent associés à des environnements côtiers à pockmarks (Baltzer et al., 2014), milieu dont le cycle de fer pourrait être contrôlé par l'oxydation anaérobie du méthane (voir partie Projet de Recherche). Ainsi, on semble dessiner un microhabitat typique pour cette espèce qui se situerait dans la zone redox correspondant au métabolisme du fer. On voit clairement que cette espèce est adaptée à un environnement anoxique ou du moins sévèrement hypoxique qui soulève la question de son métabolisme. On peut donc émettre l'hypothèse d'un métabolisme du fer qui resterait à démontrer et qui constituerait une première pour des protistes.

2.3. Articles présentés dans cette section en annexe intermédiaire

- Langlet, D., Baal, C., Geslin, E., Metzger, E., Zuschin, M., Riedel, B., Risgaard-Petersen, N., Stachowitsch, M., Jorissen, F.J., 2014. Foraminiferal species responses to in situ, experimentally induced anoxia in the Adriatic Sea. *Biogeosciences* 11, 1775–1797.
- Langlet, D., Geslin, E., Baal, C., Metzger, E., Lejzerowicz, F., Riedel, B., Zuschin, M., Pawlowski, J., Stachowitsch, M., Jorissen, F.J., 2013. Foraminiferal survival after long-term in situ experimentally induced anoxia. *Biogeosciences* 10, 7463–7480.
- Metzger, E., Langlet, D., Viollier, E., Koron, N., Riedel, B., Stachowitsch, M., Faganeli, J., Tharaud, M., Geslin, E., Jorissen, F., 2014. Artificially induced migration of redox layers in a coastal sediment from the Northern Adriatic. *Biogeosciences* 11, 2211–2224.
- Geslin, E., Barras, C., Langlet, D., Nardelli, M.P., Kim, J.-H., Bonnin, J., Metzger, E., Jorissen, F.J., 2014. Survival, Reproduction and Calcification of Three Benthic Foraminiferal Species in Response to Experimentally Induced Hypoxia, in: Kitazato, H., Bernhard, J.M. (Eds.), *Approaches to Study Living Foraminifera*, Environmental Science and Engineering. Springer Japan, pp. 163–193.
- Nardelli, M.P., Barras, C., Metzger, E., Mouret, A., Filipsson, H.L., Jorissen, F., Geslin, E., 2014. Experimental evidence for foraminiferal calcification under anoxia. *Biogeosciences* 11, 4029–4038.
- Thibault de Chanvalon, A., Metzger, E., Mouret, A., Cesbron, F., Knoery, J., Rozuel, E., Launeau, P., Nardelli, M.P., Jorissen, F.J., Geslin, E., 2015. Two-dimensional distribution of living benthic foraminifera in anoxic sediment layers of an estuarine mudflat (Loire estuary, France). *Biogeosciences* 12, 6219–6234.
- Cesbron, F., Geslin, E., Jorissen, F.J., Delgard, M.L., Charrieau, L., Deflandre, B., Jézéquel, D., Anschutz, P., Metzger, E., 2016. Vertical distribution and respiration rates of benthic foraminifera: Contribution to aerobic remineralization in intertidal mudflats covered by *Zostera noltei* meadows. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, Special Issue: Functioning and dysfunctioning of Marine and Brackish Ecosystems 179, 23–38.

3. Processus biogéochimiques benthiques en milieu dynamique : conditions transitoires

La représentation classique de la colonne sédimentaire en une succession d'interfaces redox permet de décrire de manière satisfaisante les environnements où la variabilité spatiale et la variabilité temporelle dépassent les ordres de grandeurs du décimètre et de l'année. En se rapprochant du plateau continental et a fortiori du littoral les phénomènes saisonniers affectant l'hydrologie des estuaires, la production primaire et plus généralement l'activité biologique gagnent en intensité. Ceci rend l'hypothèse de l'état stationnaire difficilement applicable. La difficulté d'intégrer cette variabilité dans les modèles biogéochimiques peut être contournée par l'échantillonnage à une échelle spatio-temporelle intégrant cette variabilité, ce qui donne les grandes tendances et permet globalement de bien décrire les échanges aux interfaces. Cependant, certains processus intermédiaires peuvent être très actifs et ne pas apparaître dans les bilans interdisant la bonne compréhension et la prédiction de certains échanges.

Ainsi, les développements à haute résolution proposés en première partie de ce chapitre visent à une description plus précise de la variabilité géochimique du compartiment sédimentaire à l'échelle correspondant à l'impact des individus benthiques, de la méiofaune à la macrofaune, et aussi de la végétation parfois présente dans les environnements côtiers peu profonds.

Cette partie est structurée passant de l'échelle du kilomètre et de la décennie, où la dynamique des environnements sédimentaires est contrôlée par le transfert de particules entre le plateau continental et la plaine abyssale à travers le talus et les canyons sous-marins, vers l'année hydrologique lorsqu'il

s'agit d'étudier des vasières intertidales d'une part et le millimètre, échelle principale des organismes benthiques, d'autre part.

3.1. Processus hydrosédimentaires

3.1.1. Focusing de la matière organique dans les canyons sous-marins

Au niveau des marges continentales, il existe une relation entre production primaire de surface et flux de carbone organique arrivant sur le plancher océanique en fonction de la bathymétrie. Cette relation est générée par la reminéralisation de la matière organique pendant sa chute et donc son temps de résidence dans la colonne d'eau. Cela induit une série de relations entre bathymétrie et indicateurs de l'intensité de la reminéralisation benthique qui suivent des lois exponentielles

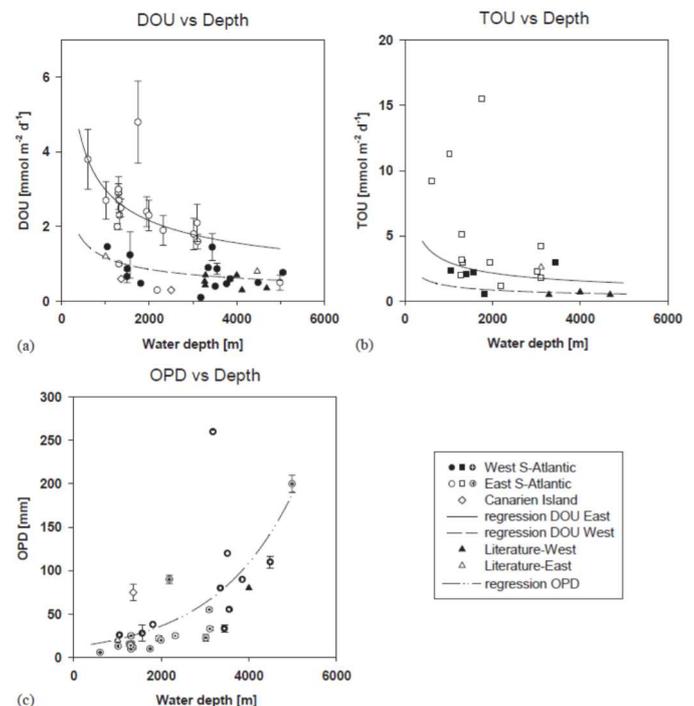


Figure 28 compilation des données de consommation de l'oxygène en fonction de la bathymétrie (Wenzhöfer and Glud, 2002).

décroissantes (cinétique de réaction d'ordre 1), comme montré Figure 28 (Wenzhöfer and Glud, 2002). La Figure 28 montre que pour une base de données compilant une dizaine d'années de références bibliographiques, la profondeur de pénétration de l'oxygène (OPD), le flux diffusif à l'interface eau sédiment (DOU) et le flux total d'oxygène de la colonne d'eau vers le sédiment (TOU) sont fonctions de la bathymétrie. Sur le plateau des Landes, dans le Golfe de Gascogne, la bonne corrélation entre OPD et carbone organique particulaire (POC) de surface a aussi été démontrée (Mouret et al., 2010).

Or, les canyons sous-marins sont considérés comme un vecteur privilégié de transfert entre le milieu littoral et l'océan profond (Carpenter et al., 1982; de

Stigter et al., 2007; Mas et al., 2010). Ainsi, le temps de résidence des particules minérales et organiques sur la pente est réduit et les épisodes de resuspension/dépôts gravitaires sont très fréquents. Cela peut générer des perturbations dans l'enregistrement sédimentaire avec parfois des inversions d'âge des particules où la présence de matériel organique frais à des profondeurs où la matière organique devrait être fortement dégradée. Partant de l'hypothèse que le matériel organique est relativement plus frais et/ou plus abondant dans l'axe du canyon que dans les pentes adjacentes, nous avons émis l'hypothèse que l'écologie des foraminifères devait être spécifique dans les environnements de canyon à leur analogue en pression, température, salinité et oxygénation des

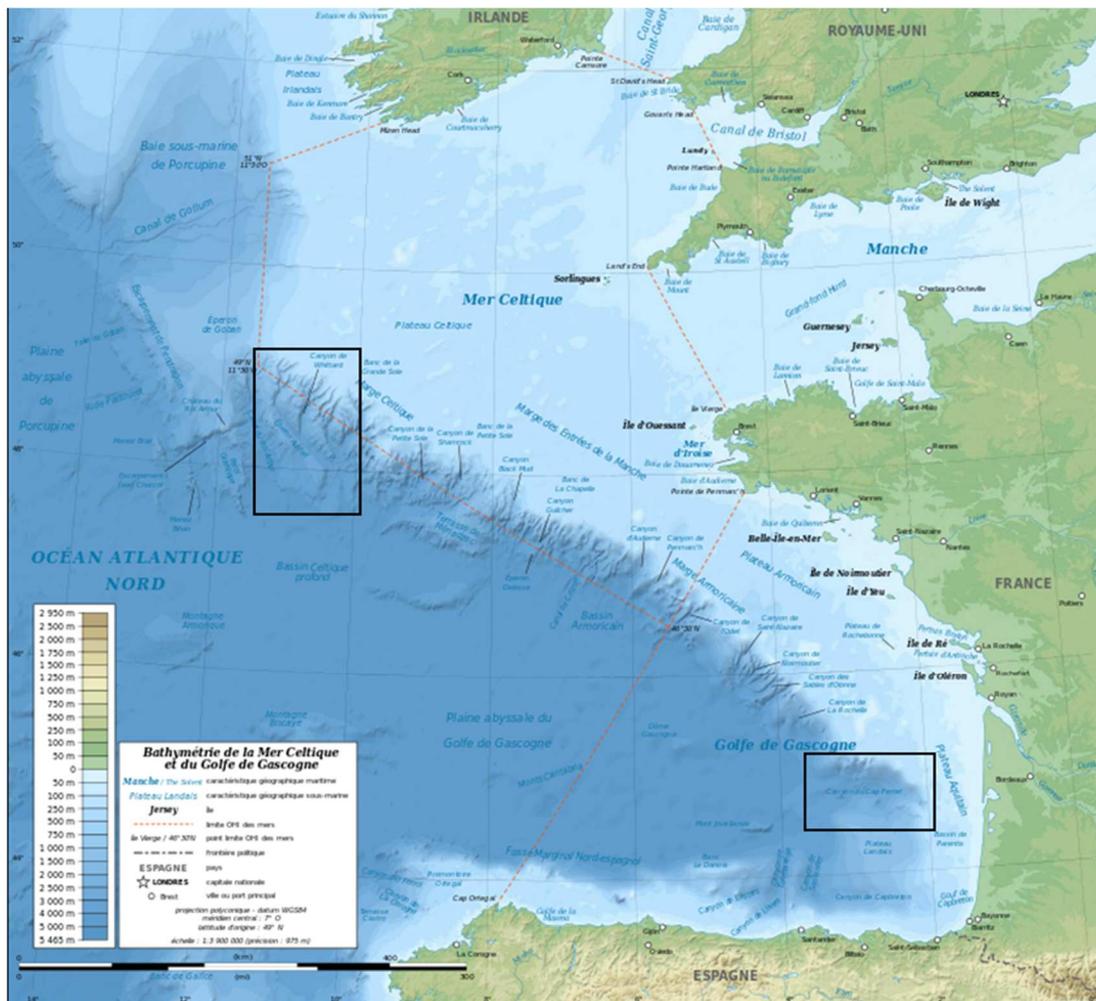


Figure 29 Mer Celtique et Golfe de Gascogne (Erik Gaba, Wikipedia Commons). Les rectangles situent les Canyons de Whittard et Cap Ferret, échantillonnés lors des missions Canyons 2007 et Léviathan.

eaux de fond, de la pente adjacente. Et que ceci devait affecter l'enregistrement fossile de ces faunes. En effet, de nombreuses études ont montré ailleurs que la matière organique cumulée dans les canyons était souvent plus abondante et constituait un mélange de matériel organique de différentes sources terrigènes et marines (Rabouille et al., 2009; Tesi et al., 2010).

Dans le cadre de la thèse de Pauline Duros encadrée par Frans Jorissen, Christophe Fontanier et moi-même (2011), nous avons pu étudier deux canyons sous-marins considérés comme inactifs du point de vue sédimentaire. Autrement dit, où le transfert entre tête de canyon et pente abyssale est dominé par des épisodes de resuspension/dépôt avec des épisodes de dépôts gravitaires peu importants et peu fréquents. Il s'agit du canyon de Whittard, en mer Celtique, et du canyon de Cap Ferret, dans le Golfe de Gascogne (Figure 29). Ce qui distingue les deux canyons étudiés est justement leur distance aux terres émergées, Whittard étant a priori plus isolé des apports terrigènes que Cap Ferret, bien que le canyon de Cap Ferret depuis la remontée du niveau marin de l'Holocène est aussi isolé de sources terrigènes que pourraient être l'Adour, la Gironde ou la Loire.

La comparaison entre carottes d'interface échantillonnées dans l'axe des deux branches principales du canyon et celles provenant des pentes adjacentes (mai/juin 2007) semble bien indiquer des abondances en foraminifères plus importantes dans l'axe des deux branches. Les faunes de foraminifères semblent répondre à des niveaux élevés de phytopygments, en particulier dans les stations les moins profondes en tête de canyon (**Duros et al., 2011**). On peut observer que cette concentration de phytodétritus semble se diluer dans le matériel transporté le long de la pente avec la diminution rapide des différences de composition de la matière



Figure 30 profilage de l'oxygène d'une carotte d'interface dans un container thermostaté du navire océanographique Pelagia (NIOZ, Pays-Bas).

organique avec la profondeur. La fraîcheur ou labilité relative de la matière organique dans les canyons est confirmée par les profils d'oxygène réalisés lors de la mission (Figure 30) et les calculs de DOU. D'autres études ont montré que d'autres compartiments de la méiofaune et de la macrofaune semblent répondre aussi à la composition de la matière organique des sédiments de surface influencée à son tour par les processus de transfert de particules de la marge celtique vers la plaine abyssale. On peut consulter l'article de synthèse publié récemment sur le fonctionnement hydro-sédimentaire et l'écologie associé dans le système de canyons sous-marins de Wittard dans la revue *Progress in Oceanography* (Amaro et al., 2016). On peut y lire une remise en question du caractère passif de ce canyon du fait de nombreux événements gravitaires enregistrés par des sondes de type Bobo par exemple, confirmés par les radioéléments, la composition chimique de la matière organique mais aussi par les assemblages de foraminifères morts transportés depuis le plateau vers les stations les plus profondes (**Duros et al., 2012**).

Le Canyon de Cap Ferret montre certaines similitudes du point de vue de son activité hydrosédimentaire avec le Canyon de Whittard.

On peut aussi enregistrer à partir des profils de radioéléments un certain nombre d'événements de transfert rapide de particules probablement associés

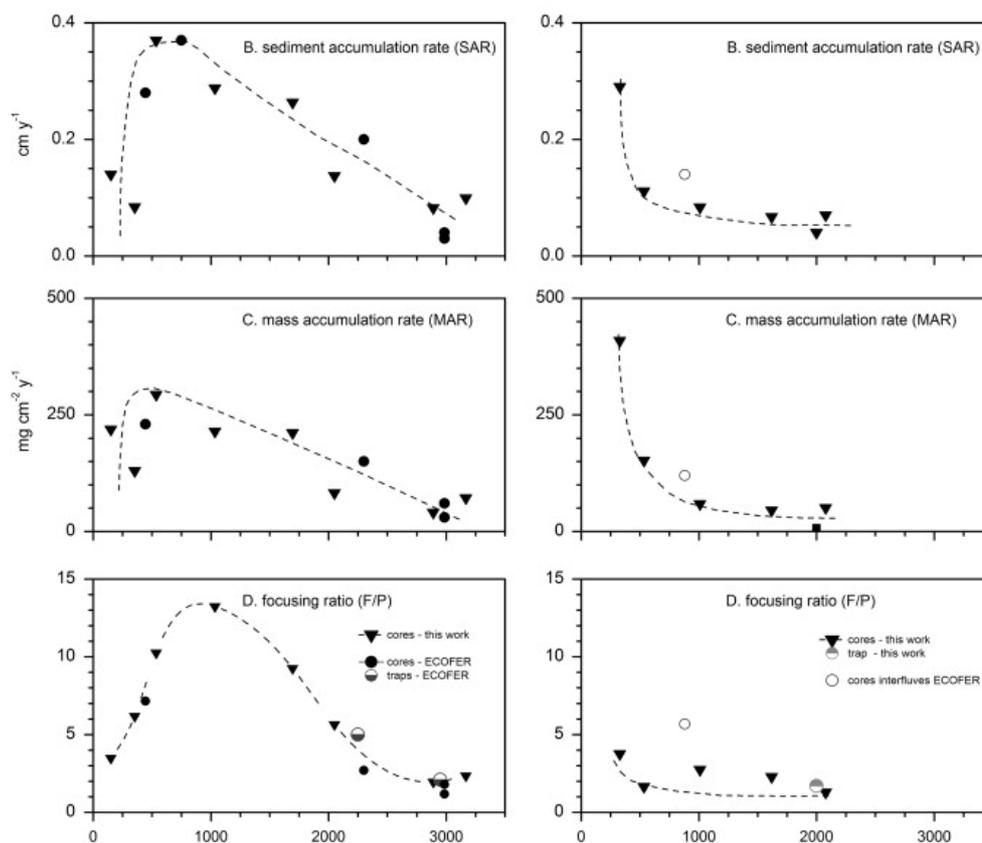


Figure 31 (B) taux d'accumulation, (C) accumulation en masse, (D) focusing ratio, en fonction des profondeurs d'eau des stations le long du canyon de Cap Ferret et de la marge adjacente sud (**Schmidt et al., 2014**)

à des tempêtes (**Schmidt et al., 2014**). A partir de la comparaison entre l'activité du plomb 210 mesurée dans les sédiments et l'activité théorique déduite de l'activité de son isotope parent, le ^{226}Ra , on peut définir un « focusing ratio ». La Figure 31 montre l'évolution de celui-ci en fonction de la bathymétrie pour les deux transects échantillonnés lors de la mission Léviathan (juillet 2009, Figure 32). Les données de ^{234}Th en excès, qui permettent par le temps de demi vie faible de cet isotope, de tracer des évènements de dépôt récents (100 jours

environ) semblent indiquer des taux d'accumulation plus forts à mi pente dans l'axe du canyon. La station à 1035 mètres enregistre la plus faible pénétration en oxygène (0,4 cm, **Duros et al., 2013**). Cela semble indiquer des dépôts relativement frais de matière organique marine formée lors du bloom de printemps. A plus large échelle temporelle, les données de plomb en excès, semblent indiquer que les stations en haut de pente ont des taux d'accumulation plus faibles que les stations de même profondeur hors du canyon. Ce sont les stations de

Stations	Location	Latitude (N)	Longitude (W)	Depth (m)	Water masses	Oxygen penetration depth (cm)	Diffusive Oxygen Uptake ($\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	Nitrate + nitrite penetration depth (cm)
1	Shelf	44°38.079'	1°58.852'	151	SW/SAIW	0.9 ± 0.3	2.24 ± 0.68	n.d.
2	Canyon	44°38.566'	2°00.274'	353	SAIW	0.9 ± 0.1	1.71 ± 0.79	n.d.
3	Canyon	44°38.371'	2°01.688'	535	SAIW	1.0 ± 0.1	3.16 ± 0.52	3
5	Canyon	44°38.422'	2°04.124'	1035	MOW	0.4 ± 0.1	9.41 ± 2.37	5
6	Canyon	44°41.374'	2°08.036'	1695	NEADW	1.0 ± 0.1	4.48 ± 1.12	2
7	Canyon	44°41.424'	2°13.111'	2050	NEADW	1.9 ± 0.1	4.37 ± 0.81	n.d.
8	Canyon	44°48.348'	2°32.888'	2890	NEADW	4.9 ± 0.2	2.00 ± 0.41	6
9	Canyon	44°47.167'	2°43.747'	3168	NEADW	4.0 ± 0.2	4.85 ± 0.30	7
2'	Flank	44°35.027'	2°08.114'	329	SAIW	0.9 ± 0.1	1.73 ± 0.34	n.d.
3'	Flank	44°36.032'	2°11.048'	534	SAIW	1.6 ± 0.4	1.34 ± 0.11	n.d.
4'	Flank	44°36.000'	2°13.017'	1010	MOW	1.7 ± 0.2	4.44 ± 1.17	4
5'	Flank	44°36.481'	2°22.306'	1619	NEADW	1.6 ± 0.4	4.50 ± 1.19	n.d.
6'	Flank	44°33.036'	2°45.217'	2078	NEADW	6.0 ± 0.5	2.84 ± 0.29	10

Figure 32 données océanographiques et paramètres géochimiques majeurs définissant les microhabitats benthiques de la colonne sédimentaire (**Duros et al., 2013**).

profondeur comprise entre 500 et 1500 m qui enregistrent les taux d'accumulation les plus élevés. Ainsi, que ce soit à courte ou à large échelle temporelle, les stations à mi pente semblent les plus actives du point de vue hydrosédimentaire mais aussi biogéochimique. Les flux diffusifs d'oxygène (DOU) sont cohérents avec les données de sédimentologiques dans la mesure où seuls les stations entre 500 et 1000 m de profondeur ont des DOU significativement supérieurs dans l'axe du canyon par rapport à la pente adjacente (Figure 32). Les stations à 535 et 1035 mètres ont les teneurs en lipides et en sucres les plus importantes respectivement. Des données non publiées indiquent les plus fortes remobilisations en fer et en ammonium à la station à 535 mètres. Ce sera donc naturellement à cette station que les densités de foraminifères seront les plus fortes avec du matériel organique labile disponible. Cependant, les données sont plus complexes que ne dépeint le tableau dressé plus haut. Par exemple, dans les sédiments du Cap Ferret, ce sont les lipides qui expliquent mieux les densités de foraminifères alors qu'à Wittard ce sont les pigments. S'ajoute à la complexité du système une intense bioturbation et des événements épisodiques de transport gravitaire rendant certaines relations trop complexes pour être établies.

3.1.2. Influence des cycles hydrologiques sur les vasières côtières et estuariennes

La compréhension du fonctionnement diagénétique du sédiment implique une bonne appréhension de la composante temporelle de ce processus. En effet, lors de l'enfouissement, selon qu'on définit comme point d'observation une particule donnée, qui avec le temps sera enfouie, où que l'on prend comme point d'observation la surface du sédiment ou le contact entre la série sédimentaire et la roche-mère, qui

représentent des référentiels fixes, la description de la dynamique du système en sera profondément changée et décrire le devenir de chaque particule semble par définition impossible. En conséquence, depuis Charles Lyell et ses *Principles of Geology* (1830), on étudie l'évolution de la série sédimentaire en fonction d'un référentiel particulier, le présent, qui représente le sommet de cette série.

L'étude de la diagenèse précoce, qui représente le sédiment récent, est l'objet d'une double tension. On est très souvent obligé de faire l'hypothèse d'un état stationnaire pour quantifier l'intensité des processus mis en jeu alors que l'observation contredit sans cesse cette hypothèse. Comme déjà dit précédemment, la résolution de ce paradoxe passe par une bonne définition spatio-temporelle du système sédimentaire à observer. Cet impératif apparaît en filigrane de la discussion sur le caractère actif ou passif des canyons de Whittard et Cap Ferret (**Schmidt et al., 2014**; Amaro et al., 2016)

Dans ce contexte, l'état stationnaire suppose un flux particulaire et dissous entre la colonne d'eau et la colonne sédimentaire constant au cours du temps. On comprend à quel point cette hypothèse dépendra

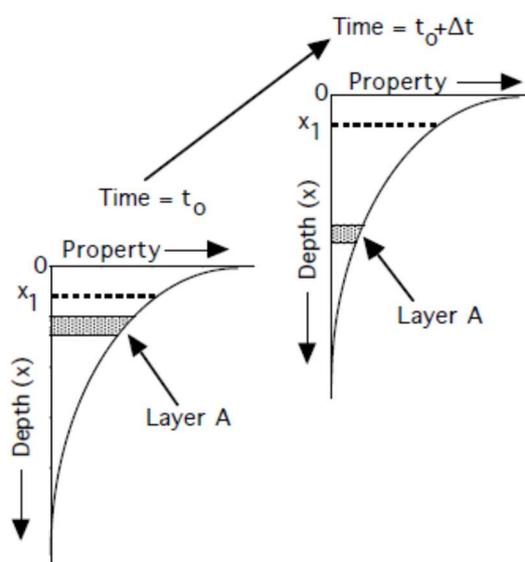


Figure 33 Représentation schématique de l'évolution d'une propriété en fonction du temps et de l'enfouissement dans le cas d'un état stationnaire (Berner, 1972 in Boudreau, 2001)

de l'échelle temporelle à laquelle on se place. Ceci dit, dans les conditions de l'état stationnaire, on peut illustrer les processus diagénétiques comme dans la Figure 33, où l'on considère un composant chimique dont l'abondance diminue avec le temps (Boudreau, 2001). On peut voir qu'au cours du temps, à chaque profondeur, l'abondance du composé est invariable. On peut aussi voir que si on suit une couche en particulier au cours de son enfouissement, si un processus réactif consomme le composé on peut décrire cette diminution. Dans cette sous-section, nous examinerons des environnements littoraux où les apports particuliers sont conditionnés par le fonctionnement hydrologique d'un fleuve et sont par définition très variables dans le temps.

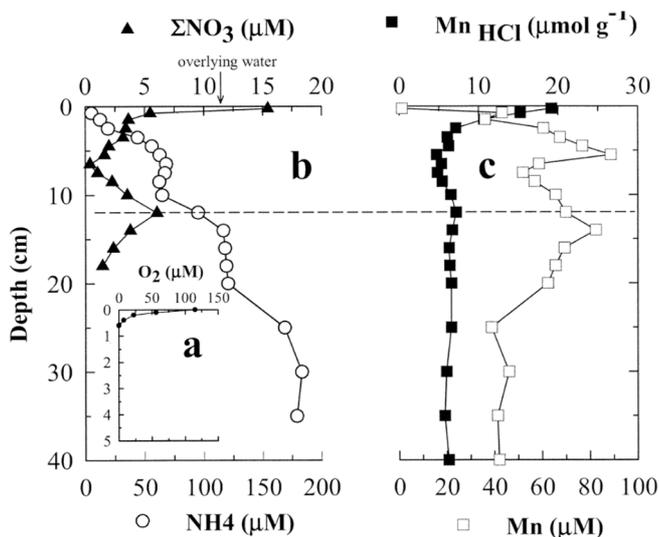


Figure 34 Profils verticaux de (a) O₂ dissous, (b) nitrite + nitrate (ΣNO_3) et ammonium, et (c) manganèse dissous et extractible à la station SAG-15 en 1998. Les lignes pointillées indiquent l'emplacement approximatif de l'interface eau-sédiment avant le dépôt (Deflandre et al., 2002)

Les travaux de thèse de Bruno Deflandre dans le Fjord du Saguenay au Québec sont pionniers dans ce contexte et illustrent parfaitement la complexité d'un système ayant subi un dépôt de crue spectaculaire ayant entraîné des millions de tonnes de sédiment dans le fjord en juillet 1996. Bien qu'exceptionnel, ce processus est exemplaire de ce qui peut arriver plus modestement dans les zones estuariennes lors de crues annuelles ou décennales.

La Figure 34 illustre par des composés dissous et particuliers d'une carotte sédimentaire prélevée deux ans après le dépôt l'enregistrement de cet événement dans un contexte diagénétique transitoire. Le profil de nitrate + nitrite (ΣNO_3) des eaux interstitielles de cette carotte montre deux pics, le premier à l'interface eau-sédiment, assez typique des processus de nitrification-dénitrification à l'œuvre à l'interface oxygène/suboxygène du sédiment et un deuxième plus inhabituel à 12 cm de profondeur. La série temporelle réalisée lors de cette étude semble montrer la bonne corrélation entre ce pic et ce qui représentait l'interface eau-sédiment avant le dépôt de juillet 1996. Les données de manganèse obtenues après extraction à l'acide chlorhydrique ainsi que les données de manganèse dissous montrent aussi un double pic. On peut imaginer que le stock de manganèse particulaire (sous forme d'oxydes) présent sous l'ancienne interface est en cours de réduction et transféré vers l'actuelle interface via la phase dissoute. L'idée générale est que lors du dépôt massif de particules détritiques, le contraste chimique et la consommation de l'oxygène de l'ancienne interface génèrent un ensemble de réactions secondaires dont les cinétiques peuvent être variables et qui rendent la modélisation complexe. Dans cette étude, il s'agit de l'oxydation de l'ammonium par les oxydes de manganèse alimentant un pic de nitrate à la position de la paléo-interface eau-sédiment. Ainsi la paléo-interface riche en oxydes métalliques verra son stock épuisé progressivement du fait des nouvelles conditions réductrices et ces métaux transférés progressivement vers la nouvelle interface. Ceci peut avoir comme effet l'inversion de certaines réactions primaires dans la série classique. Ceci peut provoquer le bouleversement des micro habitats de la méiofaune benthique associée.

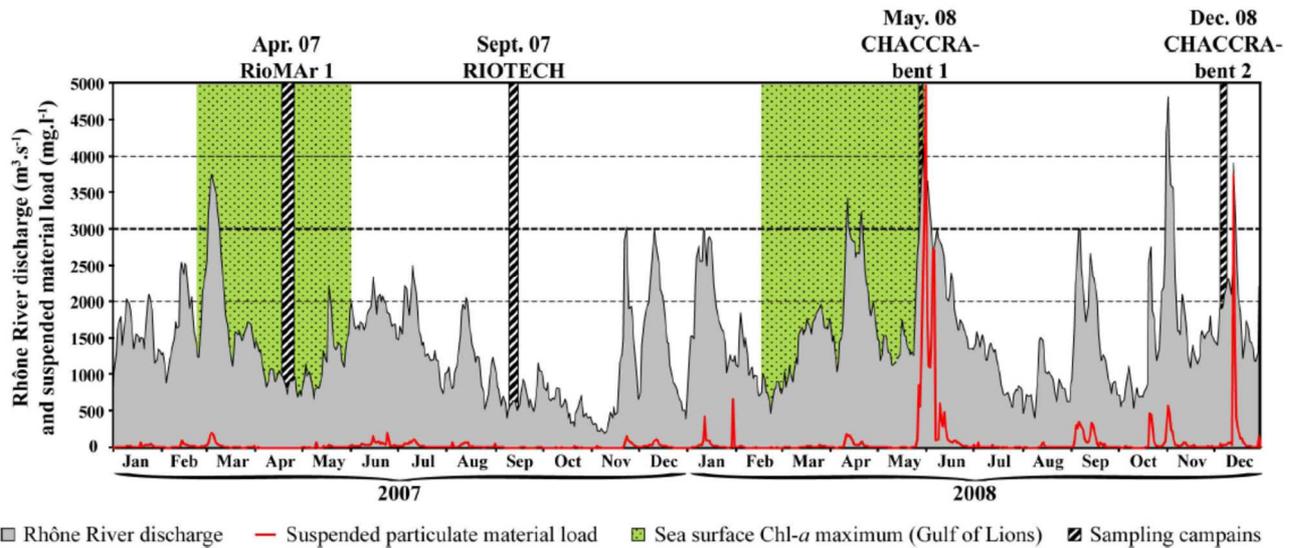


Figure 35 débit et particules en suspension (MES) à Avignon pendant la durée du projet Chacra (thèse A. Goineau)

a) Dépôts massifs dans le pro-delta du Rhône

Avec Bruno Deflandre et sous l'impulsion de Christophe Rabouille (LSCE), qui a porté l'ANR CHACCRA (2007-2010), nous avons réalisé une série de transects bathymétriques dans le prodelta du Rhône en fonction du régime hydrologique de ce fleuve. L'objectif était ici de voir comment le principal convoyeur de particules du bassin méditerranéen (depuis la construction des barrages d'Assouan sur le Nil) influençait les processus de reminéralisation de la matière organique dans la zone de dépôt de ce matériel dans un contexte de réchauffement climatique (dans l'hypothèse où la fonte des glaciers est en train de changer à la fois le fonctionnement hydrologique du Rhône et affluents et donc le flux de particules vers le delta et la mer). La quantité de matière déversée par le Rhône en méditerranée représente 7 à 20 Mt an⁻¹ dont 19±6 10⁴ t C yr⁻¹ de carbone organique (Sempéré et al., 2000). De cette manière, nous avons échantillonné à bord du navire océanographique Téthys II (INSU) des carottes d'interface en fonction de l'orientation principale du panache du Rhône (NE-SO) entre 10 et 100 m de profondeur. Le BIAF a participé à ce projet

à la fois dans la caractérisation des habitats benthiques pour les foraminifères à travers la thèse d'Aurélié Goineau (encadrée par Frans Jorissen et Christophe Fontanier) et dans la caractérisation géochimique des premiers décimètres de sédiment à travers ma participation aux actions coordonnées par Bruno Deflandre qui rentraient dans le cadre de la thèse de Lucie Pastor, encadrée par Marc Benedetti, Eric Viollier et Bruno Deflandre). Dans le cadre de ce projet, j'ai effectué ma première mission de terrain en tant que maître de conférences angevin en avril 2007. Ce projet a été ponctué par la

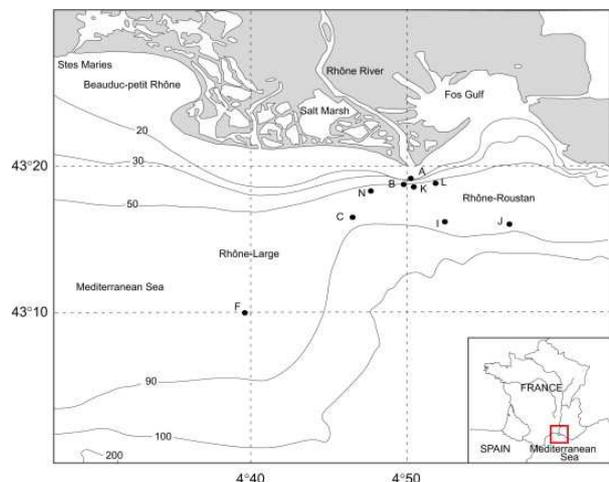


Figure 36 localisation des stations de prélèvement du projet Chacra (Pastor et al., 2011)

publication d'un numéro spécial de la revue *Biogeosciences* en 2011.

La Figure 35 montre dans le contexte hydrologique du Rhône les différentes campagnes réalisées lors du projet CHACCRA entre avril 2007 et décembre 2008. On peut noter que les campagnes de 2008 ont lieu pendant où juste après des crues majeures avec des pics de concentration de particules en suspension.

La Figure 36 montre la localisation des différentes stations (**Pastor et al., 2011**), permettant de définir en particulier un transect selon l'orientation principale du panache de particules du Rhône (stations A, B, N, C et F). Ce gradient permet de définir une sorte de mélange entre sources océaniques et terrigènes de la matière organique déposée dans le prodelta. Ainsi, nous avons pu décrire quantitativement et qualitativement l'évolution de la matière organique en fonction de la profondeur de la colonne d'eau (Figure 37). Cela nous a permis de montrer que l'ensemble des descripteurs était corrélé et qu'on avait donc une matière organique de qualité équivalente mais diluée en fonction de l'éloignement à la côte. Ceci semble indiquer la dominance de la source terrigène lors de cette campagne. Ces descripteurs indiquent aussi que cette matière organique est relativement labile

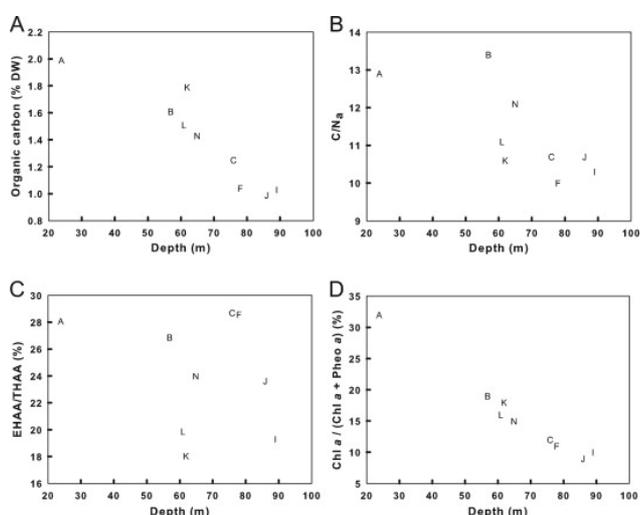


Figure 37 carbone organique particulaire et sa spéciation dans les sédiments superficiels prélevés en avril 2007 (**Pastor et al., 2011**).

malgré son caractère terrigène probablement provenant en partie de l'érosion de sols riches en substances humiques. Une étude basée sur la composition isotopique de la matière organique regroupant l'ensemble des échantillons prélevés dans le cadre de l'ANR CHACCRA confirme le caractère terrigène dominant le carbone organique des échantillons du prodelta (Cathalot et al., 2013). Les auteurs de l'étude suggèrent aussi que la labilité de la matière organique peut être acquise in situ à travers une série de loupes de minéralisation et de remaniements sédimentaires dans le prodelta. Cependant, lorsque l'on sort de la zone du panache le caractère dominant d'une matière organique de source marine apparaît clairement (Lansard et al., 2009).

La complexité de ces processus sédimentaires et en particulier la variabilité des flux de particules est un facteur déterminant de l'évolution des processus diagénétiques dans la zone d'influence du Rhône et suppose une série de pulses de matière générant des déséquilibres chimiques et écologiques qui seront en constant ajustement au gré des soubresauts du Rhône et de ses affluents. La Figure 39 présente les logs stratigraphiques simplifiés d'une série de carottes prélevées en station A (la plus proche de l'embouchure du grand Rhône) à différentes dates après la crue de mai/juin 2008 (Cathalot et al., 2010). Sont aussi représentés sur cette figure les profils de carbone organique particulaire en pourcentage de poids sec.

La carotte de juin montre bien comment un dépôt d'une trentaine de centimètres de sédiment est venu recouvrir l'interface eau sédiment caractérisée par sa couleur ocre riche en oxydes métalliques. On voit bien qu'assez rapidement la nouvelle interface prend cette coloration ocre. La remobilisation de fer et manganèse dans la zone suboxique permet la diffusion de ceux-ci vers le haut et donc leur

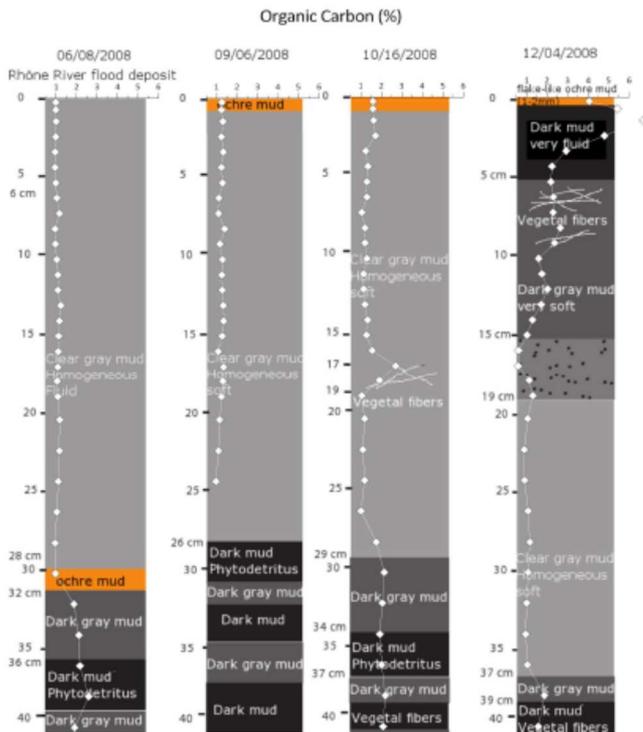


Figure 39 Description stratigraphique et carbone organique particulaire en fonction de la profondeur pour une série de carottes de la station AK après dépôt de crue (Cathalot et al., 2010)

réoxydation au contact de l'oxygène à quelques millimètres de l'interface. On peut noter aussi par la présence de débris végétaux et les pics en profondeur de carbone organique que d'autres épisodes de dépôt ont eu lieu dans la période. Ceci est confirmé par la série de pics de MES (Figure 35). Dans ce contexte, on peut imaginer le même type de processus se mettant en place que lors de la crue de 1996 dans le Fjord du Saguenay rapidement présentée plus haut.

La Figure 38, issue de la thèse de Lucie Pastor (2010) montre la bonne correspondance entre la nouvelle couche déposée et certains indicateurs géochimiques comme le carbone organique et inorganique, le phosphore particulaire plus riche dans les sédiments avant dépôt et dans le manganèse particulaire enrichi dans les dépôts récents. Bien qu'on observe une différence entre les profils au cours du temps, il apparaît difficile d'observer une tendance claire à cause de

l'hétérogénéité spatiale inhérente à ce type de dépôt

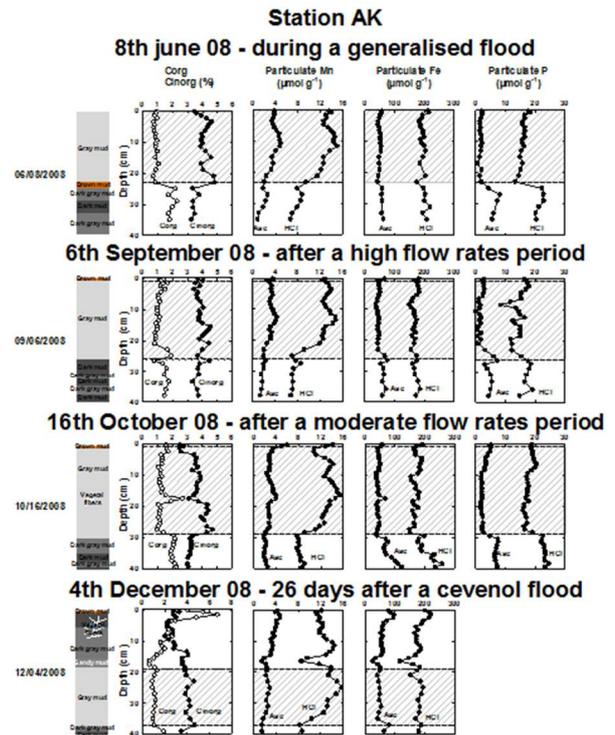


Figure 38 Géochimie du solide associée à la stratigraphie après dépôt de crue de mai 2008 (Lucie Pastor, manuscrit de thèse, 2010)

mais aussi induite par les processus de bioturbation. Les données provenant des eaux interstitielles (Figure 40), qui expriment mieux les processus réactionnels en cours par effet de bilan de masse montrent plus clairement l'évolution du sédiment. En effet, on peut remarquer juste avant le dépôt de crue que le sédiment se caractérise par une intense sulfato-réduction avec consommation totale de sulfate dans les 20 premiers cm de sédiment. On remarque aussi qu'après remobilisation du manganèse sous l'interface eau-sédiment celui-ci semble tamponné dans le dissous par l'équilibre avec la rodochrosite. Sous le maximum de manganèse on voit se développer un pic de fer dont le maximum se situe à 10 cm de profondeur. Après dépôt de crue, on voit que la zone de décroissance du sulfate est décalée à 30 cm où se situe maintenant la précédente interface eau-sédiment. Celle-ci devient le lieu d'un intense recyclage du fer où se positionne le pic désormais. Ce pic qui va continuer à migrer

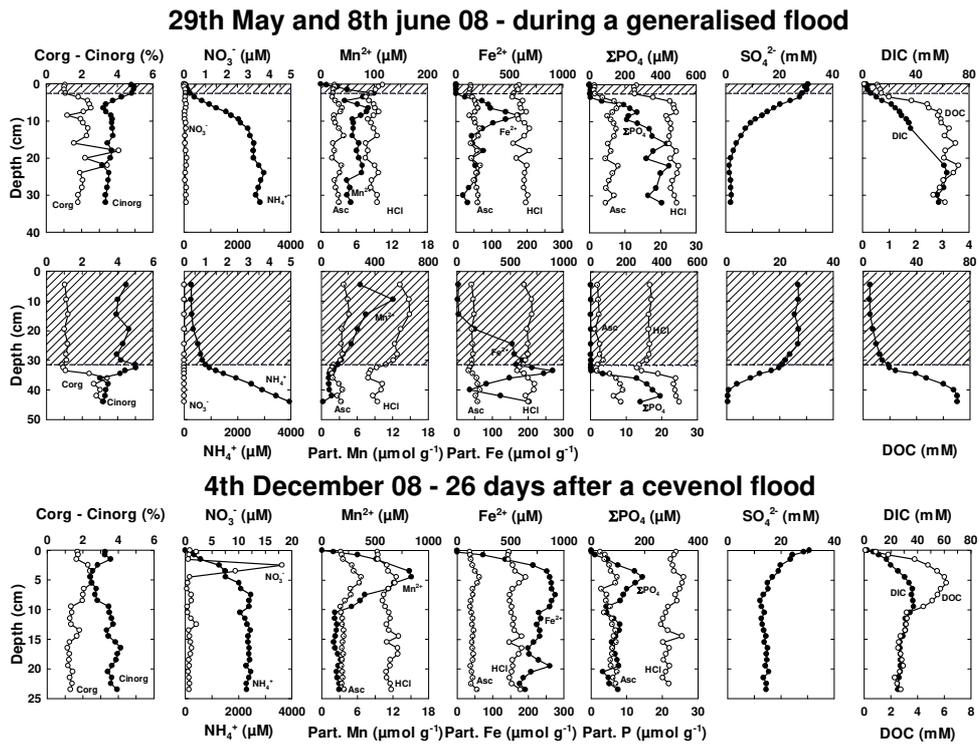


Figure 40 évolution de la géochimie des principaux composés dissous en fonction du temps après dépôt de la crue de mai/juin 2008 en station A (Lucie Pastor, manuscrit de thèse, 2010)

vers le haut en fonction du temps. On peut noter d'ailleurs qu'en décembre, la remobilisation du fer et du manganèse sont très intenses du fait des stocks disponibles de fer et manganèse réactifs dans le dépôt de crue. De manière intéressante, après plusieurs semaines, un pic de nitrate se mettra en place, le temps que les communautés bactériennes se constituent et que le flux d'ammonium redevienne significatif. Ainsi, nous avons pu mettre en évidence la dynamique diagénétique après dépôt d'une crue majeure sur le carbone organique et sur les équilibres biogéochimiques. On peut imaginer une période transitoire de plusieurs mois lors de ce type d'évènement majeur, mais aussi après chaque évènement de crue susceptible d'apporter des dépôts sous forme de pulses.

Ce caractère transitoire affectant la géochimie sédimentaire affecte bien évidemment le bon équilibre écologique de la faune benthique comme on peut le voir en particulier sur les assemblages de

foraminifères benthiques de la station A (Goineau et al., 2012, Figure 41).

On peut remarquer ici l'effet du dépôt de crue de mai 2008 avec l'apparition d'une faune quasiment monospécifique en remplacement de la faune plus diversifiée prévalant auparavant. On peut avoir, grâce à l'étude détaillée des fractions granulométriques, des carottes prélevées quelques

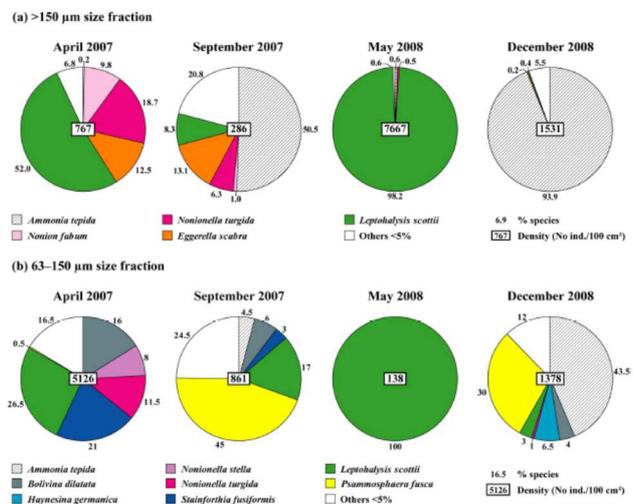


Figure 41 abondances relatives des principales espèces de foraminifères benthiques pour différentes fractions granulométriques en station A (Goineau et al., 2012).

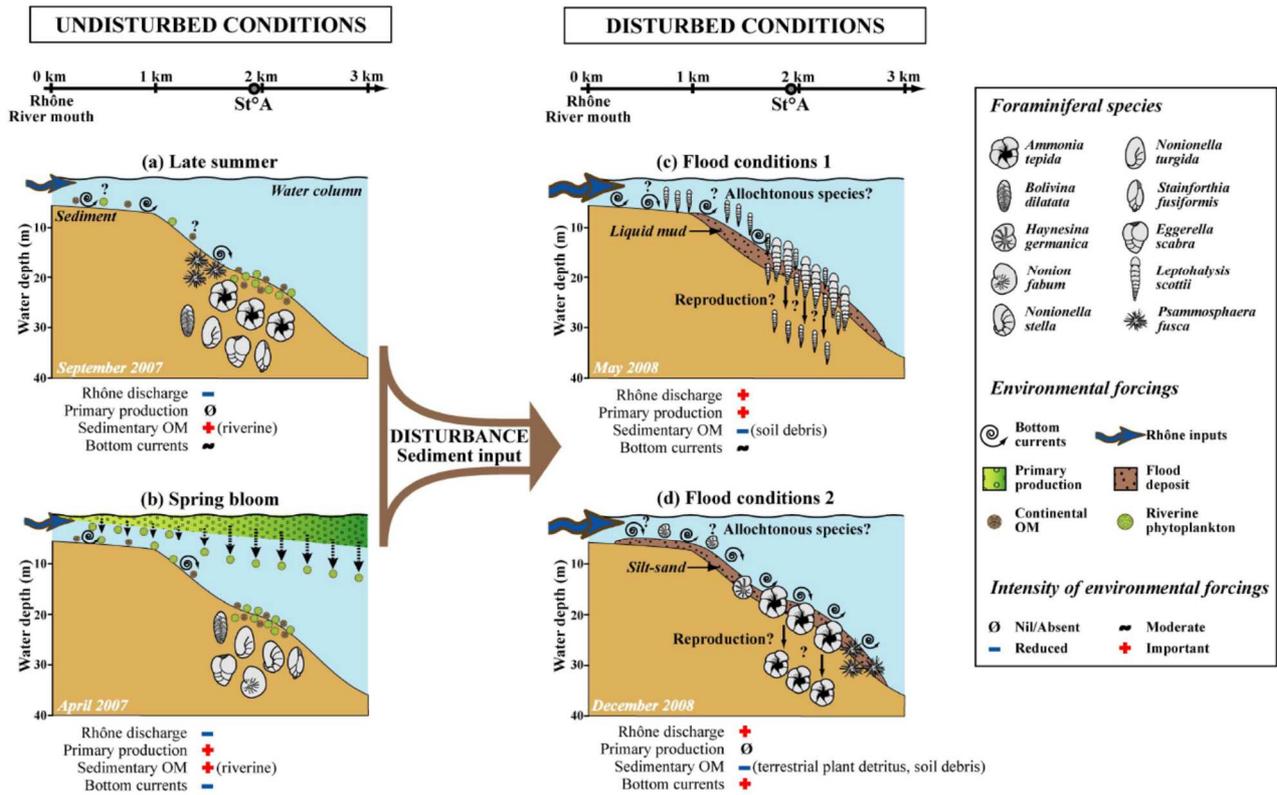


Figure 42 schéma conceptuel de la dynamique des foraminifères benthiques en fonction de la perturbation générée par le dépôt de crue de plusieurs décimètres (Goineau et al., 2012).

mois après, de la résilience de l'écosystème avec une espèce opportuniste qui est remplacée par une espèce tolérante et dans la fraction fine, les juvéniles d'un assemblage plus diversifié émergent. Le schéma de la Figure 42 permet de récapituler cette évolution (Goineau et al., 2012).

b) Hydrologie de la Loire et biogéochimie sédimentaire

Les vasières intertidales estuariennes constituent aussi des environnements complexes dont le forçage principal est l'hydrodynamisme d'un fleuve. A cette complexité s'ajoute le forçage des marées rendant l'appréhension de la dynamique biogéochimique d'un tel système difficile à appréhender sans la bonne résolution spatiale et/ou temporelle. Cependant, on a pu mettre évidence à travers la thèse d'Aubin Thibault de Chanvalon (2016) et, plus largement, le projet RS2E-OSUNA (2012-2016) que la dynamique biogéochimique des vasières de l'estuaire de la Loire

était assez comparable à celle des sédiments marins sous l'influence du Rhône.

D'après la littérature concernant les vasières de l'estuaire de la Seine, les périodes de crue sont aussi propices au dépôt. Ce qui change par rapport aux vasières côtières subtidales, est la longue période

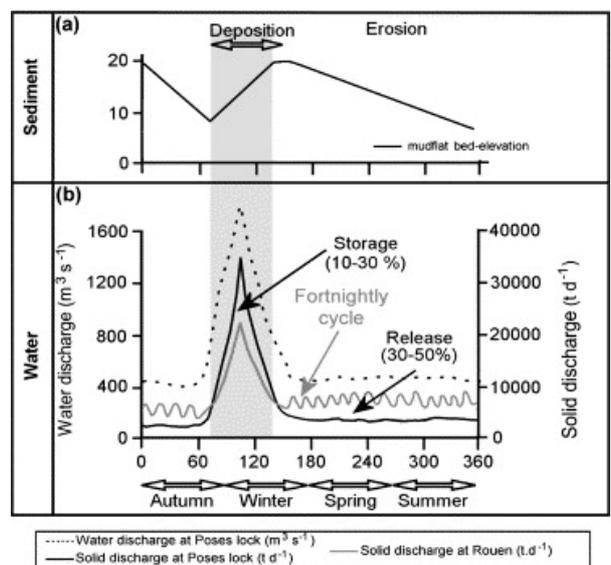


Figure 43 modèle conceptuel des processus d'érosion et dépôt dans une vasière macrotidale de l'estuaire de la Seine en fonction de son débit liquide et solide (Deloffre et al., 2005)

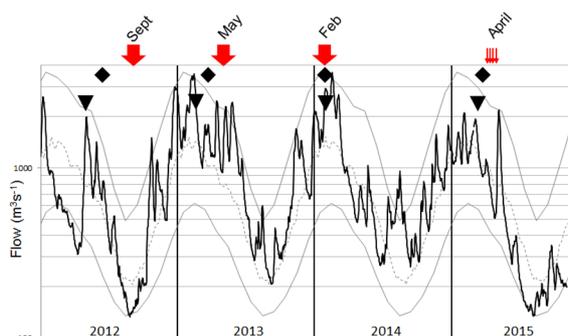


Figure 45 contexte hydrologique lors des campagnes de prélèvement dans la vasière des Brillantes (flèches rouges, Thibault de Chanvalon et al., 2016b)

d'érosion que constitue chaque cycle de marée (Deloffre et al., 2005). Le temps de résidence des particules est donc de plusieurs mois dans les estuaires et constitue une série de translations avec des successions de dépôts/resuspensions (Figure 43), alors que sur le prodelta du Rhône il faut des tempêtes pour resuspendre le sédiment superficiel. Ce schéma conceptuel (Figure 43, Deloffre et al., 2005) a servi de guide pour élaborer une stratégie d'échantillonnage représentative de la variabilité hydrologique de la Loire en restant raisonnables sur les efforts logistiques que nécessite une approche plus systématique pour tenter de décrire les principaux processus biogéochimiques en œuvre dans l'estuaire et à travers celui-ci. Nous avons donc réalisé 4 campagnes d'échantillonnage à la fois dans la vasière la plus importante de l'estuaire, la vasière des Brillantes, et le long du gradient de salinité dans les eaux de surface du fleuve (septembre 2012, avril 2013, février 2014, et mai 2015 pour la vasière uniquement).

La Figure 45 (Thibault de Chanvalon et al., 2016b) situe dans le temps et dans les différents cycles hydrologiques les différentes campagnes de prélèvement. On peut voir qu'en septembre 2012, le débit de la Loire était minimal pour l'année 2012. La deuxième campagne réalisée en mai 2013 se situe dans la période de décrue pour cette année

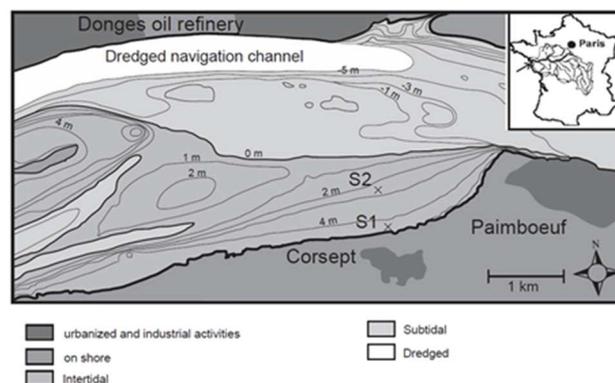


Figure 44 localisation des stations de prélèvement de la vasière des Brillantes (Thibault de Chanvalon et al., 2016b).

hydrologique alors que la troisième campagne (février 2014) se situe dans le maximum de crue. La dernière campagne est particulière puisqu'elle consiste en une série de prélèvements hebdomadaires en avril 2015 succédant un dépôt de crue. Lors des trois premières campagnes deux stations ont été étudiées, S1 proche du schorre et S2 sur la slikke (Figure 44), de manière à documenter deux stations contrastées.

Lors de ces campagnes, nous avons échantillonné les eaux interstitielles en utilisant des DET-1D et DET-2D (Figure 46, voir section 1.2.). Les échantillons solides ont été prélevés plus classiquement avec un tube et découpés à l'aide d'un pousse carotte. Le suivi d'avril 2015 a été réalisé sur carottes après découpe et centrifugation de manière à obtenir des profils plus longs (40 cm au lieu de 15).



Figure 46 déploiement de DET-1D par Aubin Thibault de Chanvalon en S2 en septembre 2012.

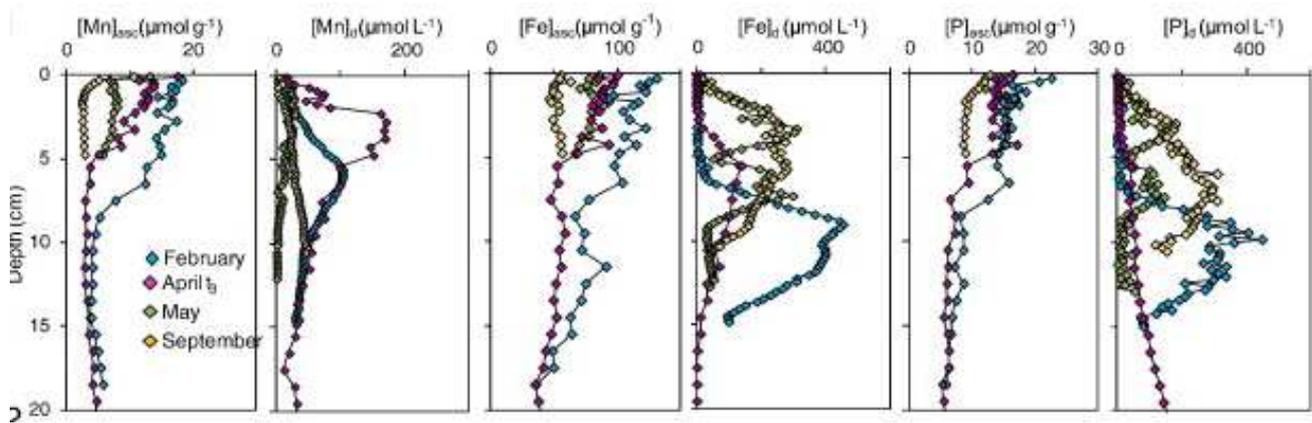


Figure 47 évolution temporelle de la géochimie de la phase solide réactive (acide ascorbique) et de la phase dissoute sur le schorre (S1) de la vasière des Brillantes (**Thibault de Chanvalon et al., 2016b**)

Les résultats obtenus pour manganèse, fer et phosphore sont présentés Figure 47. On peut observer la variabilité temporelle très importante à la fois pour la phase dissoute et pour la phase particulaire réactive (des répliqués dans le dissous ont été réalisés montrant une faible variabilité latérale). Nous avons interprété cette variabilité en fonction du temps passé entre le prélèvement et le dernier événement de crue couplé à des vents moyens supérieurs à 60 km h^{-1} . La combinaison de ces deux paramètres favoriserait les dépôts de crue (Goubert et al., 2010).

A partir de cette grille d'analyse on a pu établir un scénario pour expliquer les résultats des différentes périodes d'échantillonnage. Ainsi, les sédiments de

février riches en oxydes métalliques constituent un stock fraîchement déposés lors d'un événement de crue où le fer n'est remobilisé vers la phase dissoute qu'à partir de 5 cm de profondeur, ce qui correspondrait à l'ancienne interface avec un maximum de manganèse dissous. Ensuite on voit la migration des pics de remobilisation vers le haut (entre février et avril) jusqu'à épuisement du manganèse (en septembre). Les données de phosphates sont aussi intéressantes car elles montrent un fort couplage avec le fer sur les premiers 15 cm indiquant comme source principale de phosphate dissous le phosphore adsorbé aux particules d'hydroxyde de fer alors qu'on peut remarquer une source profonde associée à la

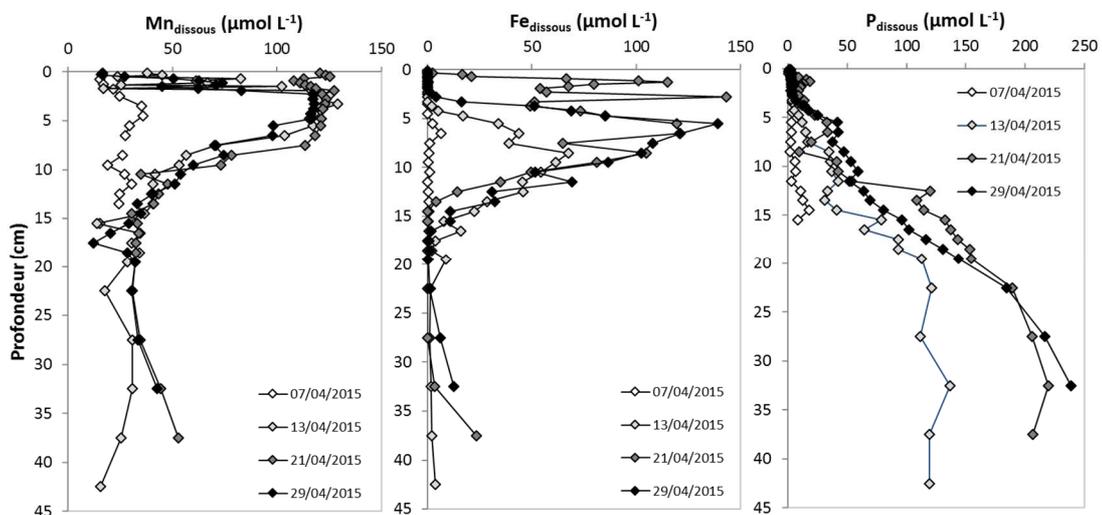


Figure 48 évolution à courte échelle temporelle de la géochimie des eaux interstitielles de la station S1 de la vasière des Brillantes (modifié de **Thibault de Chanvalon et al., 2016b**)

matière organique minéralisée par sulfato-réduction. Ceci illustre le rôle important des oxydes de fer dans le contrôle de la mobilité du phosphore et son éventuelle disponibilité pour le microphytobenthos. La Figure 48 présente les données de manganèse, fer et phosphore dissous sur une série temporelle réalisée en avril 2015 quelques semaines après une importante crue qui a généré un nouveau dépôt. On peut voir que le premier profil réalisé montre une quasi absence de fer et de phosphore dissous sur tout le profil (qui s'arrête ici à 15 cm), le manganèse est lui-même peu remobilisé et probablement tamponné par son équilibre avec la rodochrosite. On voit ensuite l'établissement rapide d'une zone de remobilisation pour le manganèse sur les 10 premiers centimètres. L'évolution du pic de fer est plus progressive alors que le phosphore montre que sa principale source est pendant la période la matière organique minéralisée en profondeur. Cela nous a permis de proposer l'idée que la source principale de phosphore est la matière organique et que lors de sa diffusion vers le haut le phosphore vient s'adsorber sur les oxydes de fer jusqu'à saturation de ces sites. Dans un contexte où la réglementation a permis de diminuer les rejets de phosphore dans le bassin versant depuis quelques années rendant le phosphore limitant dans l'estuaire de la Loire, il est important de bien comprendre les processus diagénétiques qui contrôlent le devenir du phosphore enfoui pendant la période plus eutrophe et en particulier le rôle du fer dans ces processus. Un autre résultat intéressant de cette étude est la double approche quantitative permettant d'évaluer la part de métaux enfouie ou recyclée dans le sédiment, ou resuspendue. Ainsi, l'utilisation d'un modèle transport-réaction a permis d'estimer le taux de réduction du fer et du manganèse pour chaque période d'échantillonnage. L'extrapolation de ces taux sur une année a montré des résultats

comparables aux calculs de bilan de masse faits à partir des concentrations de métaux réactifs à l'extraction à l'ascorbate. Bien que le modèle utilisé se base sur l'hypothèse de l'état stationnaire qui de toute évidence n'est pas vérifié toute l'année mais qui peut l'être au bout de quelques semaines comme discuté dans l'article, on arrive à des résultats cohérents avec les bilans de masse. Ainsi, pour le fer notamment, les processus d'érosion/resuspension semblent responsables de 97% des variations de stock dans la phase solide réactive. Pour les 3% restants, 1,8% est recyclé dans la colonne d'eau et 1,2% enfoui. On verra dans la sous-section 3.2. que l'on peut aller plus loin et estimer la part de perte de fer liée à la bioirrigation de ce recyclage. L'étude des transformations chimiques subies par les particules en suspension le long du gradient de salinité (de Montjean-sur-Loire jusqu'au pont d'Yeu) nous éclaire sur l'importance relative de ce recyclage sédimentaire. En effet, à première vue, le transport de fer se fait essentiellement sous forme particulaire par une succession d'épisodes de dépôt-resuspension, cependant, à chaque événement, une partie du fer est perdue par transformation en sulfures et enfouissement et une partie est remobilisée par respiration ou bioirrigation comme on le verra plus tard. Cela se traduit par la perte de plus de 85% du fer réactif, correspondant à près de 2% de la perte totale du fer particulaire à travers l'estuaire (**Thibault de Chanvalon et al., 2016a**). Ceci suggère des temps de résidence dans le sédiment et donc dans l'estuaire assez importants comme montré pour les vasières macrotidales de la Seine (Deloffre et al., 2005) et probablement de nombreux cycles de dépôt/suspension.

3.1.3. Influence des cycles tidaux sur la dynamique des espèces majeures en milieu perméable

La sous-section précédente a permis de mettre en exergue l'influence du temps de résidence des particules à l'interface eau-sédiment sur les processus biogéochimiques affectant la composition chimique des particules et en particulier le devenir des métaux comme le fer et le manganèse dans des environnements à l'hydrodynamisme important. Dans cette sous-section nous verrons comment,

dans un sédiment relativement consolidé (ici dans le sens d'une absence de resuspension significative, ou observable), l'hydrodynamisme joue un rôle dans le transport des solutés à travers la colonne sédimentaire par advection et, par conséquent, dans le déséquilibre entre phases dissoute et particulaire. L'article de synthèse de Isaac dos Santos et collaborateurs paru il y a quelques années (Santos et al., 2012), permet d'illustrer les différents processus de transport actifs possibles dans des sédiments côtiers perméables (Figure 49). Bien que

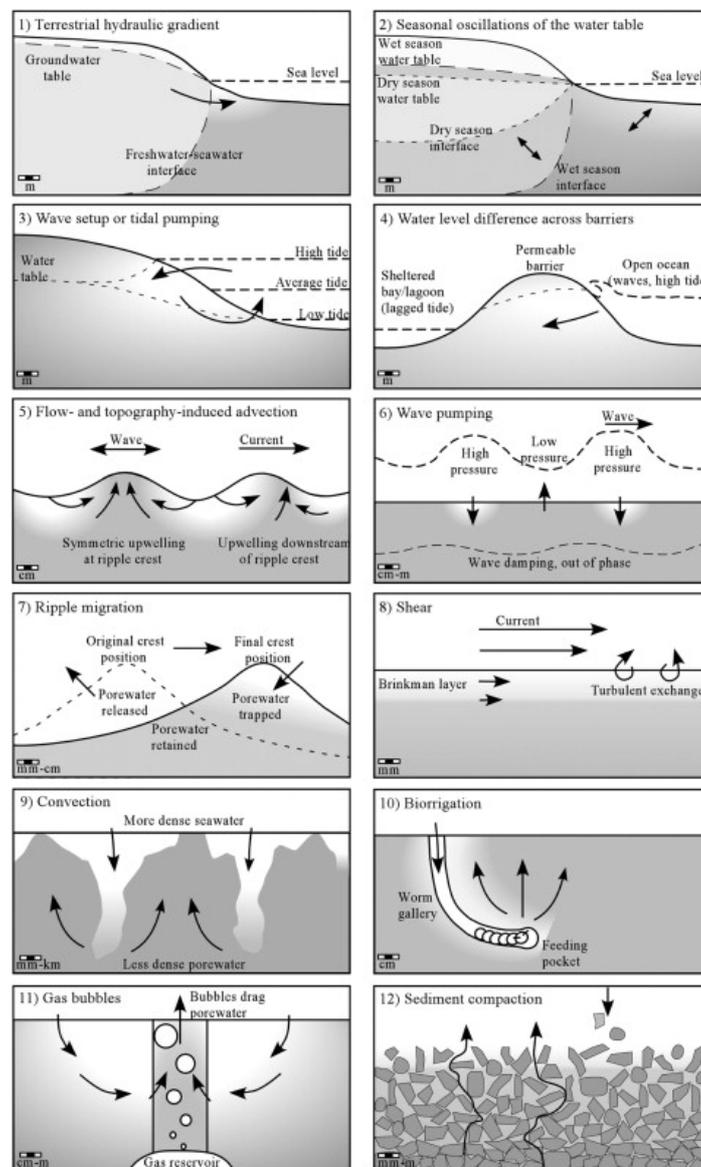


Figure 49 Schematic depiction of the drivers of porewater (or groundwater) advection in permeable sediments. Driver 1 is the only that results in the input of "new" water to the ocean. Drivers 2e12 are associated with seawater filtration in and out of sediments. All these drivers can be a source of new or recycled nutrients to seawater. The vertical and horizontal scales are not necessarily the same. The small scale on the bottom left of each panel gives a rough idea about the scale of each illustration (Santos et al., 2012).

la douzaine de processus de transport advectifs illustrés dans cette étude soit définis comme typiques de milieux perméables on peut envisager leur occurrence dans des environnements de perméabilité faible comme certaines vasières intertidales. Du point de vue du géochimiste, on peut définir un sédiment perméable comme un milieu où le transport des solutés se fait principalement par advection alors que dans un milieu non perméable le processus de transport des solutés qui domine est la diffusion. Ainsi parmi ces processus de transport advectif on peut citer le rôle de la marée à travers ce qu'on appelle la pompe tidale (panneau 3, Figure 49). Ce forçage tidal a pour effet le déplacement des fronts redox et génère ainsi de nombreuses réactions secondaires par la mise en contact d'espèces redox dissoutes dans un premier temps en équilibre avec des espèces redox particulières avec lesquelles elles peuvent réagir. Ainsi Taillefert et collaborateurs ont mis en évidence le rôle de la pompe tidale pour maintenir les processus métaboliques de réduction du fer dans des systèmes où sans ce mécanisme la sulfato-réduction dominerait (Taillefert et al., 2007). De manière plus surprenante, il a été mis en évidence que le pompage tidal peut aussi faciliter certains processus métaboliques comme la réduction des nitrates en ammonium dans certaines zones humides côtières (Zheng et al., 2016).

Nous avons tenté, de manière analogue à l'étude de Taillefert et collaborateurs et à la lumière des résultats des travaux réalisés dans le bassin d'Arcachon sur l'importance de la pompe tidale dans la mobilité des nutriments dans les vasières intertidales et à travers les chenaux qui facilitent l'évacuation de l'eau du bassin à marée descendante (Deborde et al., 2008), d'investiguer les variabilités spatiale et temporelle de la composition chimique des eaux interstitielles de la plage de Cassy, en fond

de bassin d'Arcachon. Cette étude s'inscrivait dans le projet ANR PRPTIDAL, porté par Pierre Anschutz (EPOC) et dans le cadre du stage de master 2 de Marie-Lise Delgard encadrée par Bruno Deflandre et moi-même, dont les résultats ont donné lieu à une publication dans le journal *Hydrobiologia* (Delgard et al., 2012). Grâce aux techniques voltammétriques in situ, nous avons pu suivre, pour une même électrode, les espèces redox majeures impliquées dans les processus diagénétiques comme l'oxygène, le manganèse dissous ainsi que la spéciation des sulfures et du fer (HS⁻, FeS, Fe(II),

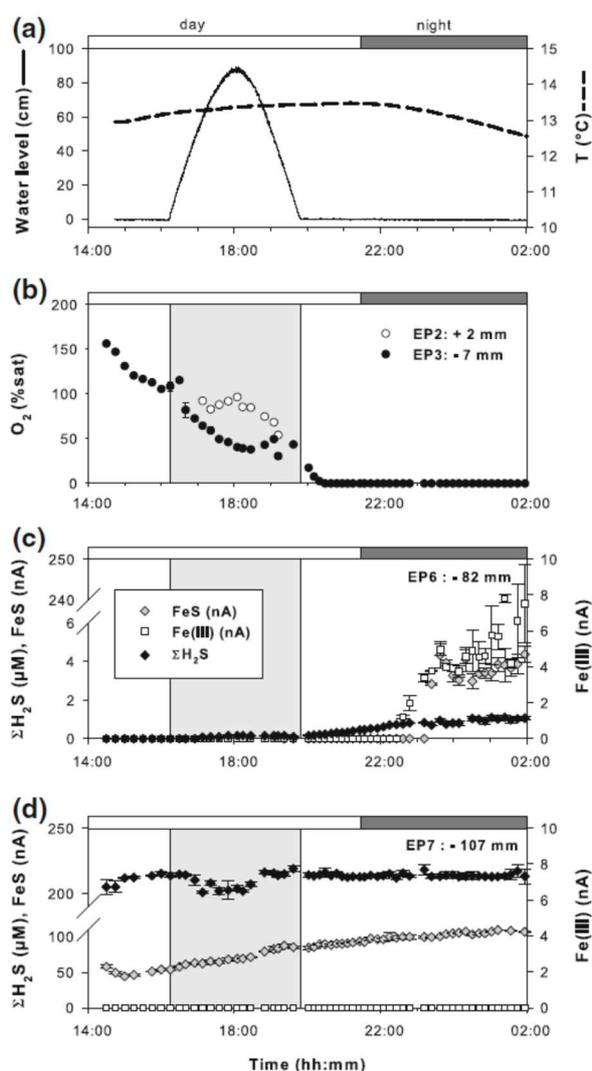


Figure 50 (a) niveau de l'eau et température mesurés entre 14:00 et 2:00 (8-9 avril 2009). (b) oxygène dissous à 2 et 7 mm sous l'interface eau-sédiment. (c) H₂S, FeS (aq) et Fe (III) à 82 mm de profondeur. (d) mêmes paramètres à 107 mm de profondeur. La zone grise indique la période d'immersion (Delgard et al., 2012).

Fe(III)), comme indiqué dans la première partie de ce manuscrit (section 1.1.2.). Dans cette étude, les données enregistrées in situ indiquent une absence de cyclicité tidale (Figure 50). Par exemple, l'oxygène proche de la saturation à marée basse en journée, à 7 mm de profondeur, n'est plus détectable à l'émersion suivante alors que la lumière du jour rend la photosynthèse encore possible. En même temps, l'électrode située à 82 mm de profondeur, qui n'indiquait pas la présence de sulfure en début d'expérience indique une forte dynamique de celui-ci à la fois sous forme libre et sous forme complexée avec le fer lors de la nouvelle émerision. La présence plus abondante d'éléments réduits après la marée pourrait inhiber la production primaire ou en tout cas serait oxydée par l'oxygène produit, limitant le temps de résidence de celui-ci à l'état dissous. Pour mieux comprendre la dynamique d'un tel système, l'historique semble déterminant et nécessite des études in situ sur des temps plus longs (plusieurs cycles de marées sur plusieurs jours qui sont difficiles à mettre en œuvre avec un tel équipement et sans une logistique relativement lourde).

Comme montré dans cette étude et dans les travaux déjà cités ici, l'effet de pompe tidale tend à faire

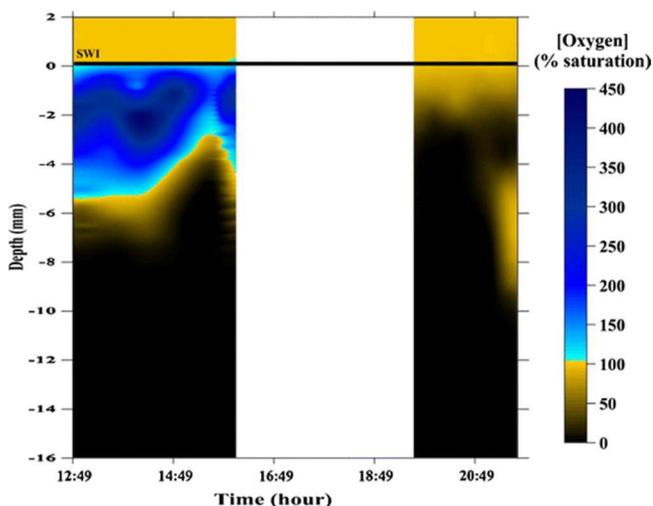


Figure 51 dynamique temporelle de l'oxygène sur la plage Cassy (Bassin d'Arcachon) à marée basse en journée et en soirée (**Delgard et al., 2012**)

migrer vers la surface les espèces réduites lorsque

la marée monte par une recharge en eau de mer des sédiments de sub-surface. Mais dans ces milieux intertidaux, le microphytobenthos constitue, par sa faculté de migration, une rétroaction complexe permettant une réoxygénation par photosynthèse des premiers millimètres du sédiment. Sur la plage de Cassy, on observe grâce à une série temporelle de profils de microélectrode d'oxygène réalisée à marée basse et en journée un pic d'oxygénation vers 2 mm de profondeur à 450% de saturation indiquant un maximum d'activité photosynthétique à cette profondeur (Figure 51). La photorégulation exercée par le microphytobenthos dans un milieu riche en quartz où la pénétration de la lumière peut être importante (Barranguet et al., 1998) explique la profondeur de ce maximum. Cela a pour incidence de repousser le zéro d'oxygénation à plus de 5 mm alors qu'à l'obscurité l'oxygène ne pénètre que de 2 mm.

A titre de comparaison, dans un milieu plus riche en argiles comme la vasière de la Couplasse en Baie de Bourgneuf (Vendée, projet Mudsurv-OSUNA), à marée basse et en journée, le maximum de production d'oxygène se trouve dans les premières centaines de microns (Figure 52), mais représente aussi une sursaturation très importante indiquant un flux d'oxygène du sédiment vers l'atmosphère 10 fois plus important que le flux entrant à l'obscurité

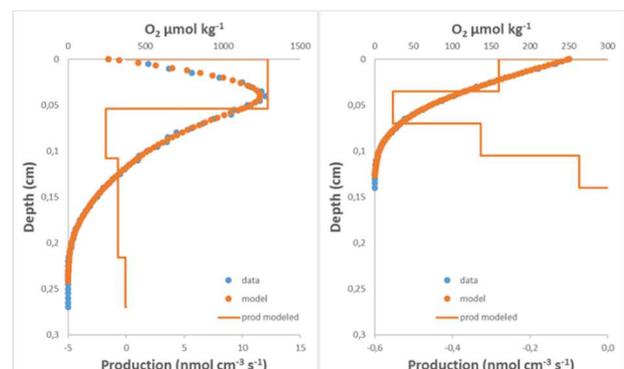


Figure 52 exemple de profils d'oxygène à marée basse in situ à la lumière (à gauche) et ex-situ à l'obscurité (à droite) réalisés en avril 2016 (Mudsurv, OSUNA)

($F_{in} = 37 \text{ mmol m}^{-2} \text{ j}^{-1}$; $F_{out} = 421 \text{ mmol m}^{-2} \text{ j}^{-1}$; données obtenues à partir du programme PROFILE, (Berg et al., 1998)).

A une autre échelle, on peut se poser la question de la dynamique des espèces redox dans les eaux interstitielles des plages battues par les vagues. Le littoral sableux a souvent été négligé en tant qu'interface d'échange entre les continents et océans. Aujourd'hui nous savons que par le linéaire de côte que cela représente, les échanges entre continents et océans ne peuvent pas être évalués seulement sur la base des échanges estuariens classiques (à travers les fleuves). Pour l'eau on estime ce flux à 10% du total des échanges. Depuis une quinzaine d'années, la communauté scientifique a pris conscience de l'importance de ces environnements aussi comme bioréacteurs (Charette and Sholkovitz, 2002; Ullman et al., 2003; Anschutz et al., 2016). La plupart des études portant sur la réactivité des environnements sableux littoraux s'est basée sur des prélèvements assez peu contraints spatialement (seule la distance par rapport à un référentiel continental et entre le plan d'eau et la surface topographique sont définis ; seulement les eaux au sommet de ce plan sont prélevées).

Dans le cadre du projet EC2CO-ESTAFET, porté par Pascal Lecroart (EPOC-Brdeaux), nous avons développé un système de prélèvement permettant d'échantillonner à différentes profondeurs les eaux interstitielles à différents moments de la marée. Ce système, bâti « méduse », en référence à la gorgone pétrifiante de la mythologie grecque et dont l'amas de tuyaux visibles à la surface après déploiement rappelle la funeste chevelure.

Le système « méduse » consiste en un tube en PVC percé tous les 5 cm permettant l'introduction d'un tube en silicone équipé d'un filtre en nylon à son extrémité en contact avec le sédiment en profondeur



Figure 53 "méduse" déployée à Ker Chalon (Ile d'Yeu) en octobre 2012

et relié à la surface à une seringue qui permet le prélèvement de l'eau interstitielle à l'envie (Figure 53). Ce dispositif a été déployé sur la plage du Truc Vert, en Aquitaine, et sur la plage de Ker Chalon, en Vendée, à différentes périodes entre 2012 et 2014. Les résultats obtenus à Ker Chalon (article en cours de préparation) montrent une claire zonation verticale sur le premier mètre d'eau interstitielle et confirment aussi la zonation longitudinale entre dune et côte traduisant l'effet des recirculations d'eau souterraines dont le temps de résidence peut être suffisamment long dans le sable pour connaître des transformations chimiques importantes. Pour illustrer ces propos la Figure 54 montre une forte dynamique temporelle de l'oxygène dans les niveaux superficiels des stations 1 et 2 les plus distales par rapport à la dune. Cela peut être expliqué soit par la consommation de cet oxygène par respiration, soit par l'écoulement d'une eau marine restée isolée de l'atmosphère pendant un temps suffisant pour que la respiration en oxygène la rende sévèrement hypoxique. Les deux hypothèses montrent que le milieu interstitiel dans cet environnement très sableux et donc très perméable est un efficace bioréacteur. Ces eaux sévèrement hypoxiques semblent relativement riches en éléments réduits

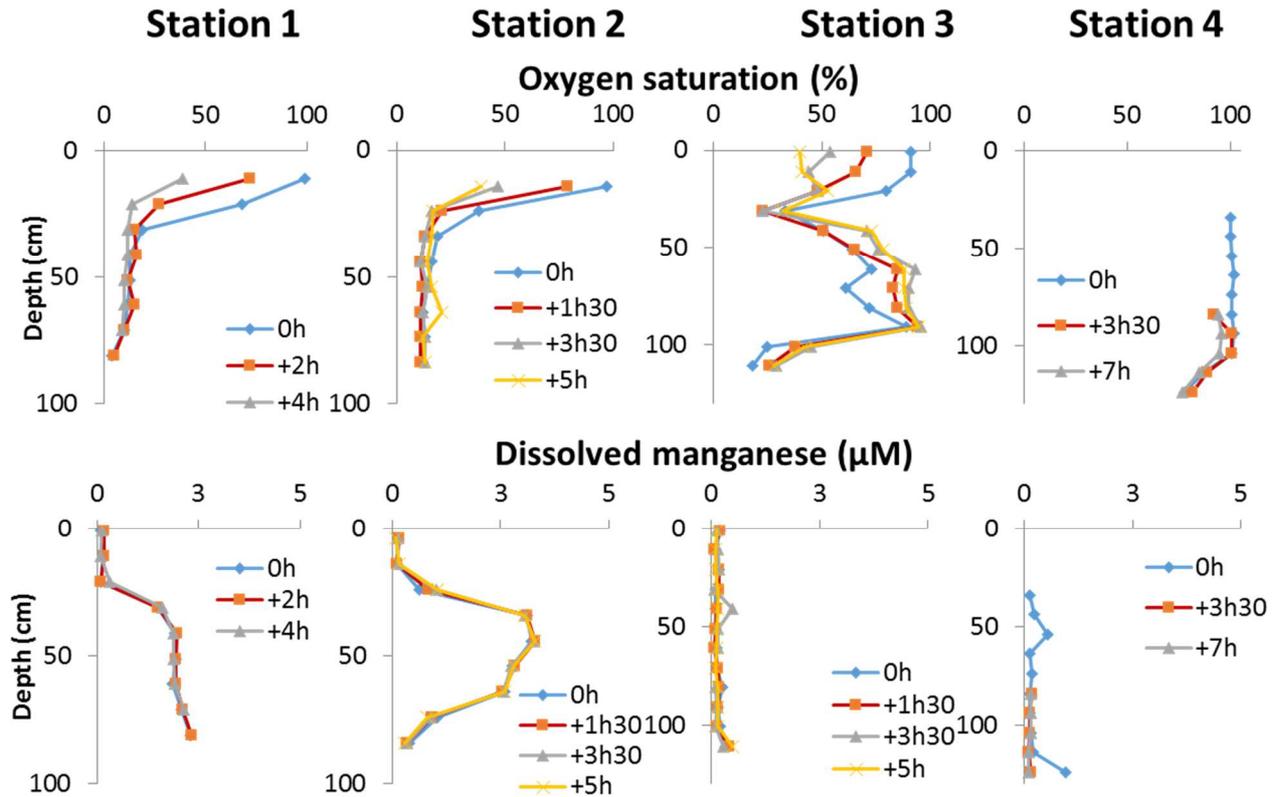


Figure 54 Evolution de l'oxygène et du manganèse dissous dans 4 stations le long d'un transect entre le pied de la dune et le trait de côte à marée basse (Mouret et al., in prep).

comme le manganèse et le pic observé en station 2 semble indiquer une source locale. Cependant, la parfaite superposition des profils en fonction du temps suggère un temps de résidence de l'eau supérieur au cycle de marée avec des conditions stationnaires à partir d'une certaine profondeur. Une interprétation plus détaillée de cette dynamique impose la nécessité d'un modèle physique de circulation qui peut être réalisé à partir de mesures d'activité de radioéléments comme le radon 222 (temps de demi-vie de 3,8 jours) dont nous ne disposons pas. Le seul traceur des mélanges dont nous disposons est la salinité que ne permet pas d'établir des temps de résidence et donc de contraindre la réactivité du milieu.

Dans les milieux non perméables, le forçage tidal intervient différemment. Lors de mon doctorat, j'ai pu échantillonner les eaux interstitielles de la mangrove de Sepetiba, dans l'Etat de Rio de Janeiro, au Brésil à marée basse et à marée haute.

Contrairement à ce qu'on voit à Arcachon (Jonathan Deborde et al., 2008) ou près de Savannah en Géorgie (Taillefert et al., 2007), la marée montante semble pousser vers la profondeur les eaux interstitielles suggérant un remplissage par le haut. La Figure 55 montre l'enrichissement en espèces réduites et en nutriments à marée basse pour deux stations situées dans un canal d'évacuation d'eau de la mangrove d'Itacuruça au Brésil. La station P3 se situe à la limite marine de la mangrove alors que la station P5 se trouve à quelques centaines de mètres dans la mangrove. On peut ainsi noter que l'apparition des sulfures se fait 10 centimètres sous l'interface eau sédiment alors qu'à marée haute on ne détecte pas de sulfures avant 17,5 centimètres dans la station la plus proche du littoral (P3). On peut aussi noter que l'influence de la marée est plus importante en P3 qu'en P5. Ces données sont confirmées par plusieurs campagnes réalisées entre février 2002 et février 2003 et par différents types

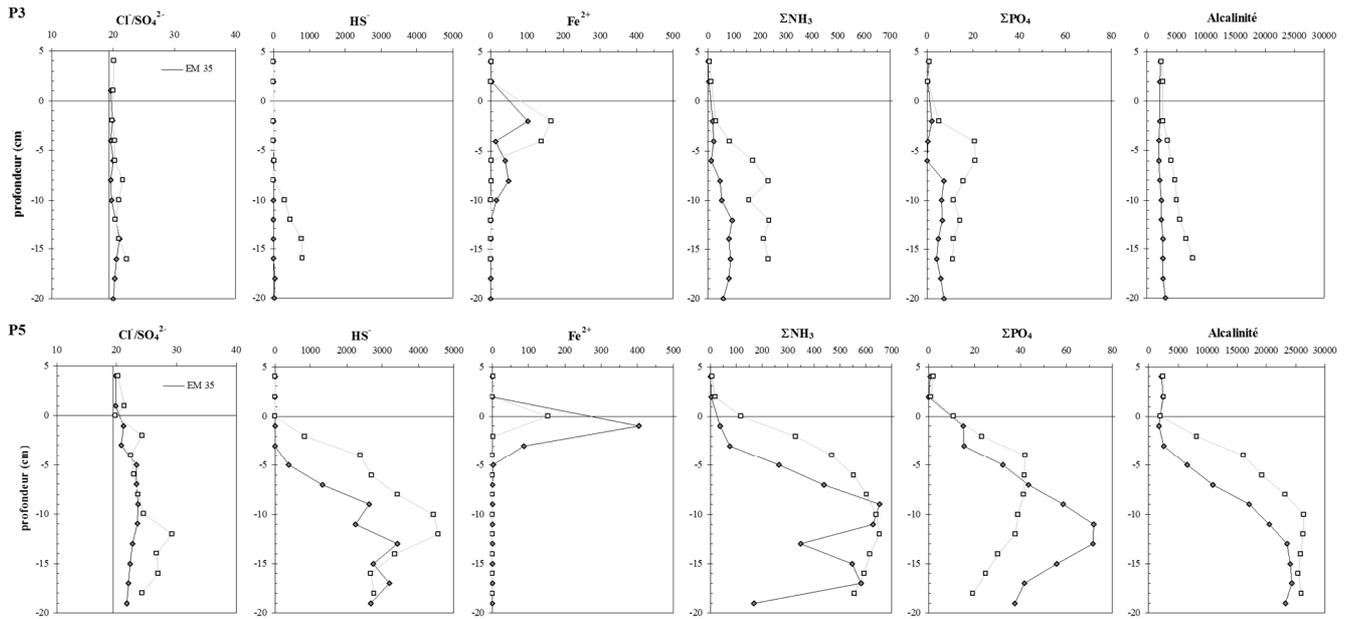


Figure 55 Influence de la marée sur la composition chimique des eaux interstitielles dans une mangrove de la Baie de Sepetiba, Brésil. Symboles pleins : marée haute ; symboles vides : marée basse (Thèse E. Metzger, 2004)

de prélèvements (DET, DGT, extraction sur carotte ; thèse Metzger, 2004)

3.2. Influence de la bioturbation sur la remobilisation des espèces redox

La sous-section précédente a permis d'illustrer l'importance des processus de recirculation de l'eau à travers le sédiment sur la chimie de ses eaux interstitielles quelque soit la perméabilité de celui-ci et l'intensité de l'hydrodynamisme, illustrant l'important rôle des milieux côtiers sur les échanges entre continent et océan. Nous avons aussi vu, qu'en milieu non perméable, le rôle de la pompe tidale semble plus restreint et que c'est le remplissage du bassin à marée haute qui force le renouvellement des eaux interstitielles par le haut. Cependant, cela semble contradictoire avec le fait que la faible perméabilité de ces environnements devrait limiter l'influence de l'advection assez rapidement dans le sédiment. En réalité, la circulation de l'eau dans le sédiment vaseux se fait à travers les réseaux de terriers que la macrofaune, souvent abondante dans ces milieux, génère. Encore une fois, l'utilisation de

traceurs radioactifs à courte période comme le radon 222 permet de quantifier l'importance des terriers dans le renouvellement des eaux interstitielles dans les vasières intertidales. Ainsi, la circulation d'eau à travers les terriers de la mangrove peut représenter jusqu'à 20% du volume d'eau rejeté par les rivières sur un trait de côte de 400 km dans la grande barrière australienne (Stieglitz et al., 2013). Cela illustre la nécessité de bien décrire la chimie des eaux interstitielles de ce type d'environnement à la résolution spatiale suffisante pour discriminer les processus redox induits par advection à travers la



Figure 56 diffusion de soufre élémentaire provenant de terriers de crabes de la mangrove de Sepetiba (photo D. Jézéquel)

pompe tidale ou par bioirrigation à travers les terriers habités ou non. Cela passe par l'application de techniques d'imagerie en 2 dimensions comme discuté dans la partie 1 de ce manuscrit. Par exemple, dans la mangrove de Sepetiba, les terriers de crabe sont nombreux et permettent des échanges favorisant des réactions redox comme l'oxydation des sulfures en soufre élémentaire (de couleur blanchâtre, Figure 56) qui génère des diminutions de pH de l'ordre de 2 à 4 unités en quelques millimètres de sédiment. On peut ainsi imaginer qu'à marée haute, ce sont ces terriers qui sont remplis et qui abaissent la concentration des espèces réduites mesurée dans l'eau interstitielle extraite. Les répliquats de DET-1D réalisés dans cet environnement montrent en effet une forte hétérogénéité du fer, du manganèse et du sulfate (thèse E. Metzger, 2004).

Grâce aux techniques d'analyse et de modélisation développées ces dernières années, nous sommes en mesure de mieux examiner le rôle de la bioturbation et en particulier la bioirrigation sur la mobilité des espèces chimiques majeures sensibles aux conditions redox du sédiment.

3.2.1. Couplage de Fe et P : apports de la modélisation en 2 dimensions pour la compréhension du recyclage benthique et interne au sédiment

Comme nous l'avons vu dans la section 1 de ce manuscrit, le fer dissous a été la première espèce chimique à être cartographié en deux dimensions à partir du couplage des techniques de gel et de colorimétrie (Jézéquel et al., 2007; Robertson et al., 2008). Cette technique a été associée dans ces deux études à la spéciation du soufre et en particulier à la cartographie des sulfures dont l'affinité avec le fer



Figure 57 à gauche : insertion de la deuxième « mâchoire » dans le sédiment le long des guides présents sur le support de gel (première « mâchoire ») ; à droite : séparation des deux mâchoires (haut) et échantillonnage du sédiment (bas) réalisés en mai 2013 dans la vase des Brillantes (Estuaire de la Loire).

réduit est très forte et conditionne la mobilité de cet élément en profondeur dans le sédiment à travers les processus de pyritisation (Berner, 1984). La forte capacité d'adsorption des orthophosphates par les oxydes de fer conditionne à son tour la mobilité de ce nutriment, souvent limitant dans la production primaire. Il existe une littérature abondante sur le contrôle de la mobilité du phosphore par la géochimie du fer. Cependant, rien sur cette relation à l'échelle millimétrique dans des environnements rendus hétérogènes par le biais de l'activité de la macrofaune benthique ou la présence d'une forte végétation fixée comme les mangroves où les herbiers de macrophytes n'existait jusqu'aux années 2010 avec les travaux de Teasdale et collaborateurs et les nôtres (Pagès et al., 2011; **Cesbron et al., 2014**). Dans le cadre de la thèse d'Aubin Thibault de Chanvalon, nous avons étudié le rôle de la

bioturbation dans la mobilité du fer et du phosphore de manière simultanée grâce à l'utilisation de l'imagerie hyperspectrale dans une vasière intertidale de l'estuaire de la Loire qui connaît des épisodes d'hypoxie fréquents liées à l'intense production primaire estivale, ce malgré la baisse des flux de phosphore imposée par une réglementation plus stricte sur les rejets d'effluents et sur l'utilisation de lessives phosphatées.

La dynamique de la chimie de la phase dissoute et de la phase particulaire n'est pas la même du fait de l'effet de masse très favorable au sédiment malgré sa forte porosité (concentrations de l'ordre de la mole par kilogramme contre quelques dizaines de micromoles dans l'eau interstitielle) et du fait que les processus de transport advectif génèrent un déséquilibre entre les phases dissoutes et particulaires dont l'intégration spatiale est souvent

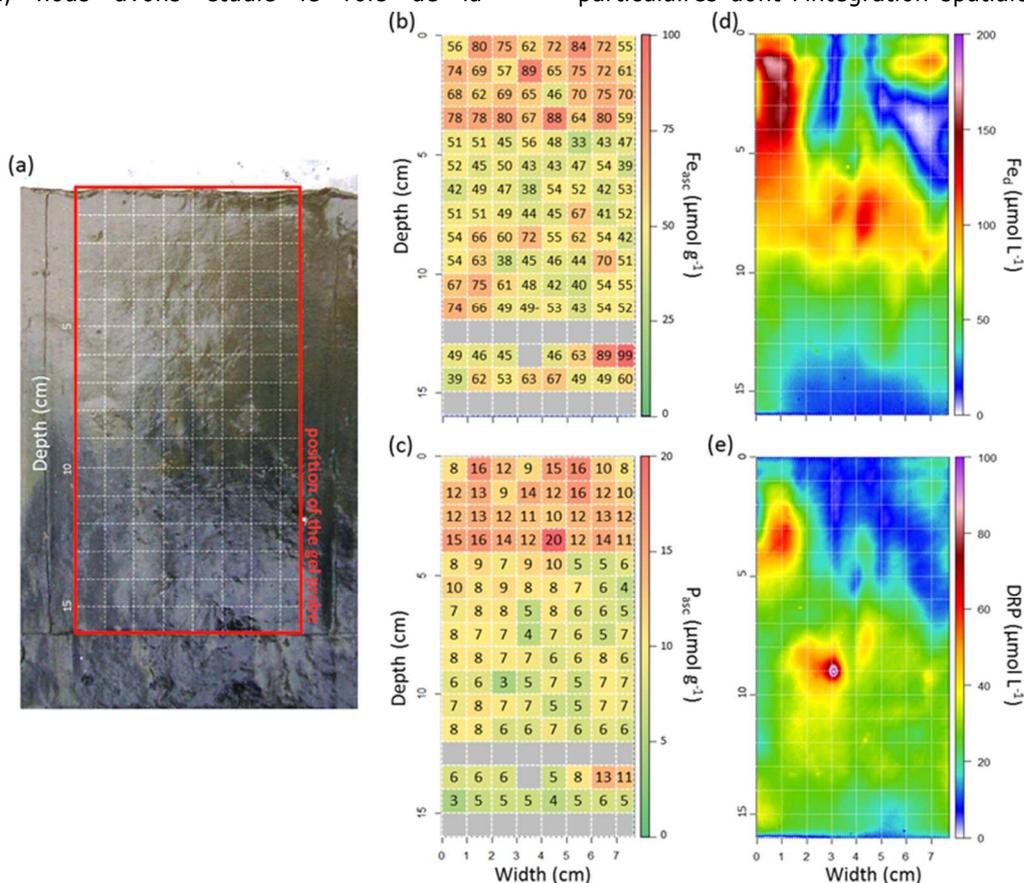


Figure 58 Echantillonnage simultané du sédiment et de ses eaux interstitielles en deux dimensions réalisé en mai 2013 dans la vasière des brillantes (S2). (a) photographie de la tranche de sédiment en vis-à-vis du gel ; (b, c) Fe et P extraits à l'ascorbate pour un cube de 1 cc ; (d, e) 2D DET distribution de Fe et P (Thèse Thibault de Chanvalon, 2016)

aussi liée à des effets cinétiques. Par conséquent, l'analyse de la phase particulaire peut renseigner sur les effets à moyen terme des processus se développant localement de façon répétée sur des temps relativement courts. Didier Jézéquel (LGE-IPGP) a donc développé un système permettant d'échantillonner le sédiment face à la sonde DET-2D de manière à pouvoir mettre en relation des structures sédimentaires avec la distribution des solutés et le cas échéant échantillonner de manière sélective le sédiment pour analyse (Figure 57). Ainsi, un effort d'échantillonnage supplémentaire a permis d'analyser avec une résolution de 1 cm² le fer et le phosphore réactifs du sédiment par la méthode d'extraction à l'ascorbate, puissant réducteur qui favorise la solubilisation du fer et du phosphore associés aux oxydes métalliques du sédiment (Kostka and Luther III, 1994).

La Figure 58 montre une image de la répartition de ces éléments dans le sédiment en deux dimensions à la fois dans la phase dissoute et dans la phase

solide pour un échantillon de vase de la station S2 dans la vasière des Brillantes (estuaire de la Loire). La photographie du sédiment montre clairement un changement de coloration à 9 cm de profondeur environ avec un passage de l'ocre-verdâtre au noir. On peut observer que cette interface n'est pas horizontale soulignant l'hétérogénéité latérale à petite échelle de ce sédiment. La surface du sédiment indique aussi une topographie à petite échelle. On peut aussi observer la trace de structures verticales que l'on attribuera à des terriers de polychètes après découpe du sédiment. La distribution des espèces dissoutes dans les panneaux de droite de la figure indique une forte hétérogénéité latérale de la chimie des eaux interstitielles dans ce site que l'on peut attribuer à de la bioirrigation qui apporte de l'eau saturée en oxygène en profondeur, oxydant le fer réduit qui précipitera alors, favorisant l'adsorption du phosphore. On peut noter cependant, un certain découpage de ces deux espèces en profondeur avec

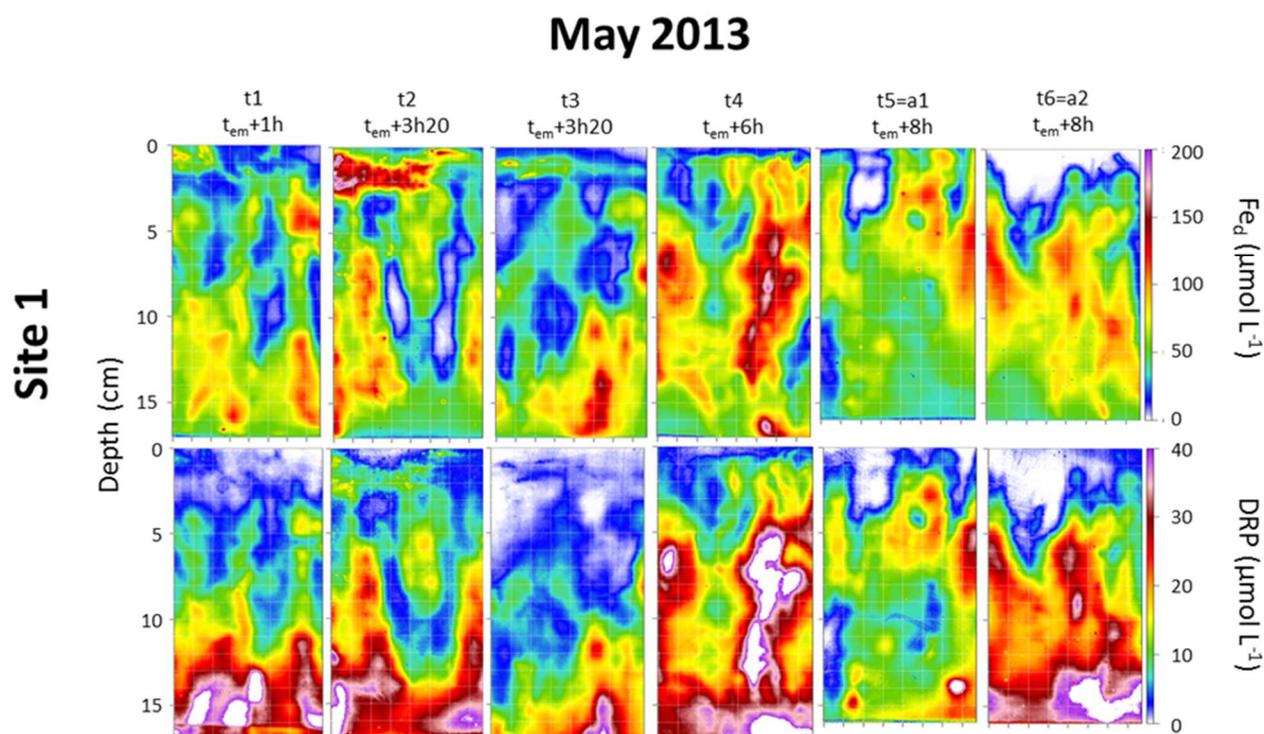


Figure 59 suivi temporel à la station S1 de la vasière des brillantes en mai 2013 de la distribution en 2D du fer et du phosphore dissous dans les 18 premiers centimètres de sédiment (thèse Thibault de Chanvalon, 2016).

la disparition du fer qui n'est pas suivie par celle du phosphore et aussi par la présence d'un hot spot de phosphore à l'interface sédiment ocre/sédiment noir. Les panneaux centraux de la figure indiquent un enrichissement en fer et phosphore en surface suggérant la réoxydation du fer à l'approche de la surface et l'accumulation de phosphore sur les sites d'adsorption de ces oxydes. Cependant, on note sur les extraits aussi une forte hétérogénéité latérale. Celle-ci semble difficilement corrélable avec la variabilité spatiale de la chimie des eaux interstitielles et illustre le fait que la phase solide intègre des échelles spatiales et temporelles plus grandes que la phase dissoute qui illustre la remobilisation à un instant. En tout cas, ces résultats illustrent la complexité de processus qui se déroulent à des échelles spatiales et temporelles très variables qui doivent être appréhendés avec les outils adéquats. Cette thématique sera abordée dans la partie « projet de recherche » qui proposera des pistes de réflexion et d'actions possibles pour appréhender ces différentes échelles.

Pendant la campagne d'échantillonnage de mai 2013 sur la vasière des Brillantes (estuaire de la Loire), nous avons réalisé un suivi de marée avec l'outil DET-2D. Ainsi, nous avons déployés une série de 10 sondes qui ont été retirées du sédiment à 5 temps différents entre 1 heure après l'émersion et 8h après. La Figure 59 montre les 6 images que nous avons pu obtenir à partir des gels déployés pour le fer et le phosphore dissous, 4 gels n'ont pas pu être exploités à cause d'une congélation imparfaite. On peut noter ici la difficulté de discriminer un signal temporel d'un signal spatial du fait de la forte hétérogénéité du sédiment vis-à-vis de ces espèces chimiques. Comme souligné précédemment, l'activité de la macrofaune était très importante lors de l'échantillonnage, comme le montre la photo ci-dessous avec au moins 10 terriers observables



Figure 60 tranche de sédiment correspondant au gel T4 de la Figure 59

malgré la mauvaise mise au point de l'appareil sur une tranche de sédiment de 2 cm d'épaisseur et 12 cm de large (Figure 60).

C'est à partir de ce même échantillon que nous avons pu estimer l'importance de la bioirrigation sur le flux de fer et de phosphore sortant du sédiment à partir de la méthode de calcul développée en collaboration avec Filip Meysman (**Thibault de Chanvalon et al., 2017**). Ainsi le gel T4 a permis d'estimer un flux diffusif pour le phosphore réactif dissous de $9 \pm 3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ et un flux à travers les parois des terriers de $85 \pm 21 \mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$, soit 10 fois plus que le flux diffusif. Pour le fer, le flux diffusif a été estimé à $100 \pm 25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ et un flux à travers les parois des terriers de $410 \pm 185 \mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$, soit 4 fois plus que le flux diffusif (Thèse Thibault de Chanvalon, 2016).

3.2.2. Espèces azotées : dynamique des processus redox à travers les interfaces et existence de microniches

Maintenant que nous avons montré l'importance de la bioirrigation dans la mobilité du fer et du phosphore dans les sédiments d'une vasière intertidale estuarienne, il reste à déterminer l'influence de ces processus dans le devenir de l'azote, autre élément fondamental dans le contrôle de la production primaire. Pour cette raison, mais aussi parce que la spéciation de l'azote est très complexe dans le milieu sédimentaire où seulement les espèces chimiques minérales connaissent de nombreux états redox (NH_4^+ , N_2 , N_2O , NO_2^- , NO_3^-), nos efforts ont été dédiés à l'élaboration de sondes permettant d'accéder à cette spéciation en 2D et à échelle millimétrique. Nous avons ainsi développée

une méthode permettant de cartographier nitrite et

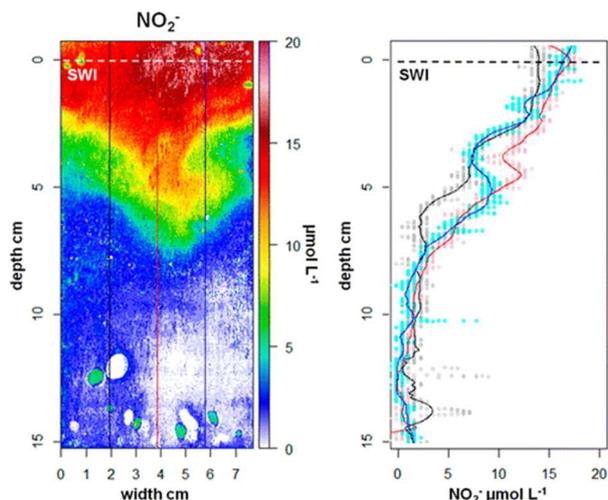


Figure 61 Distribution de la concentration de nitrite et exemples de profils extraits pour un sédiment tamisé et homogénéisé de la vasière des Brillantes dans l'estuaire de la Loire de Brillantes, artificiellement "bioturbé" par un tube de 3 cm de diamètre. Les points sont des données et les lignes sont des profils lissés (Metzger et al., 2016)

nitrate, comme présenté dans la section 1 (Metzger et al., 2016). La création d'un terrier artificiel dans le sédiment a permis de montrer comment l'interface redox où l'ion nitrite est consommé épousait les parois de la structure comme prédit dans les modèles (Figure 61).

Plus récemment, nous avons établi un protocole permettant de cartographier $\text{NH}_3 + \text{NH}_4^+$ en adaptant la méthode colorimétrique de Berthelot à des gels d'agarose (article en préparation). Les sondes constituées d'un hydrogel destinées à l'imagerie sont en général de dimension assez importante pour que la manipulation en soit délicate (environ 200 x 100 mm). Pour cette raison, le choix du polymère est dicté par sa souplesse et son élasticité. Ainsi, nous avons toujours utilisé un polymère en acrylamide. Cependant, ce composé est constitué de fonctions amines et la polymérisation nécessite du persulfate d'ammonium, ce qui exclut ce type de polymère pour la réalisation d'une sonde spécifique de l'ammonium. Nous avons donc opté pour un polymère en agarose purifié, qui a comme inconvénient d'être plus cassant et nécessitant une

étape à chaud. Du fait que le point de polymérisation soit relativement haut (35°C), la préparation d'un gel parfaitement homogène en épaisseur (condition essentielle pour une variabilité de la réflectance/absorbance négligeable, ici 1 mm), a nécessité la fabrication d'un système adapté, ici deux plaques séparées par un cadre de l'épaisseur voulue que l'on peut maintenir chaudes pendant le versement de la solution d'agarose. Le caractère cassant de ce polymère ensuite exige un temps de prise en main non négligeable pour le nouvel opérateur. La deuxième difficulté de la méthode réside dans le caractère séquentiel des différentes étapes permettant la formation du composé coloré. Il apparaît difficile de réaliser différents gels contenant chacun des réactifs nécessaires à la réaction et les mettre en contact avec le gel sonde successivement jusqu'à apparition du composé bleu qui sera mesuré. Il est important de souligner ici qu'une fois le gel sonde retiré de son environnement d'équilibre (le sédiment), la diffusion au sein de ce gel tend à gommer au fil du temps les variations de concentration des solutés présents. Ce processus n'a pas lieu lors du déploiement car les gradients chimiques sont contrôlés par les processus biogéochimiques à l'œuvre dans le sédiment.

Nous avons après de nombreux tests réussi à limiter le nombre de gels réactifs à 2. Malgré ces deux réactifs, une exposition simultanée du gel sonde aux gels réactifs a été réussie. La technique permet une étendue de mesurage sur un même gel de 25 à 3000 $\mu\text{mol L}^{-1}$ avec un simple scanner domestique, grâce à la possibilité d'utiliser à la fois la composante rouge et la composante verte d'une image RGB. On peut voir dans la Figure 62, la distribution spatiale de l'ammonium dans un sédiment de la vasière de la Couplasse en Baie de Bourgneuf, réalisés en juin 2016. Bien que l'activité biologique était observable dans le sédiment avec la présence de polychètes,

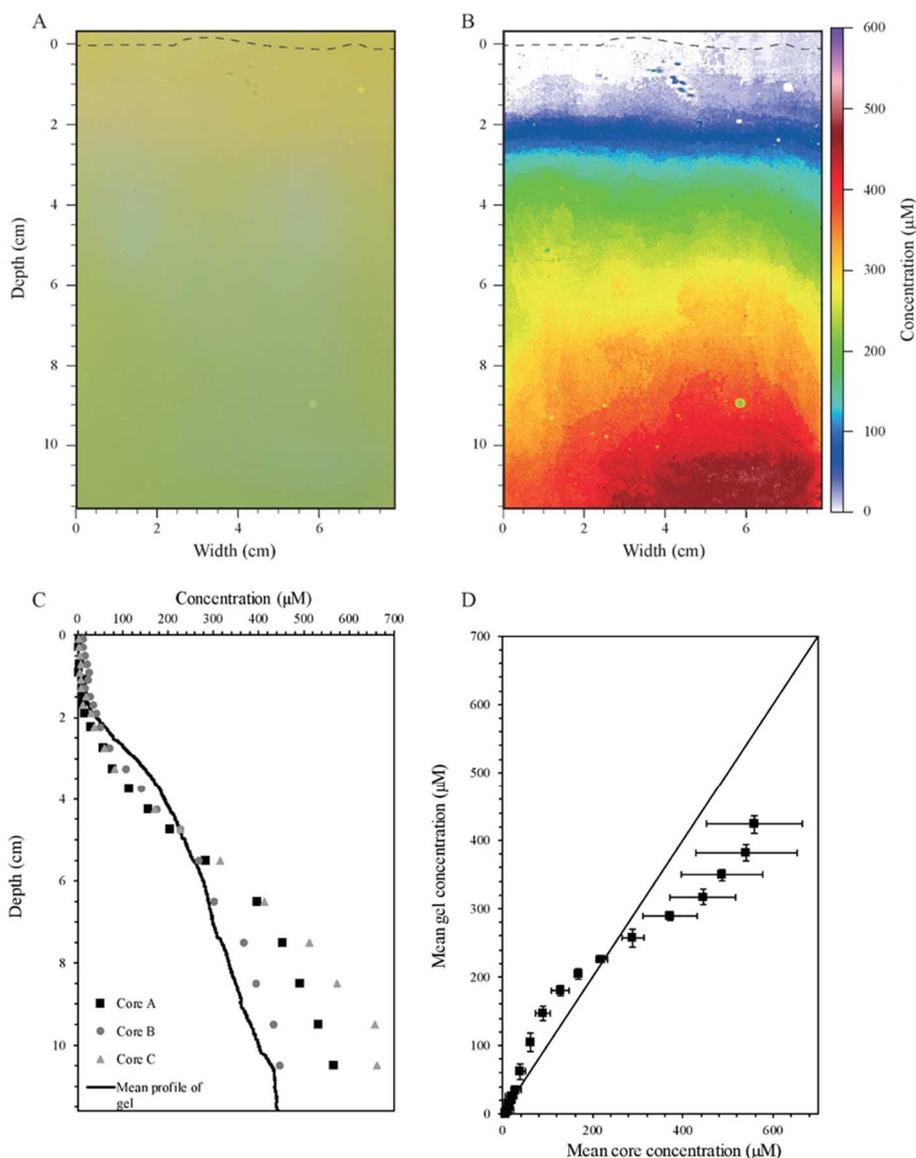


Figure 62 (A et B) distribution spatiale de $\text{NH}_3+\text{NH}_4^+$ dans les eaux interstitielles de la vasière de la Couplasse, en Baie de Bourgneuf (Vendée) ; (C et D) comparaison avec des données obtenues par carottage/centrifugation/analyse colorimétrique en cuve (Barbe et al., in prep)

leur petite taille (environ 1 cm) et leur faible densité n'a pas permis la mise en évidence de structure biogène affectant la variabilité latérale de la concentration en ammonium de ce sédiment. Par contre, la comparaison avec des carottes prélevées à une cinquantaine de mètres du gel en même temps montre la variabilité latérale du sédiment à l'échelle décimétrique (entre répliqués) plus importante que l'échelle décimétrique (à l'échelle de l'image réalisée par le gel).

3.2.3. Rôle de *H. diversicolor* dans le recyclage du manganèse

Le couplage géochimique entre manganèse et azote dans les sédiments anoxiques est très important. On peut citer la nitrification de l'ammonium associée à la réduction du manganèse (Deflandre et al., 2002; Hulth et al., 1999) comme processus reliant ces deux éléments. Ainsi, la diffusion de l'ammonium à travers la paroi d'un terrier actif du point de vue de la bioirrigation peut être le lieu de cette réaction étant donné l'enrichissement des parois en oxydes métalliques comme aperçu Figure 60 dans la vasière

des Brillantes. Le développement des méthodes colorimétriques pour la mesure du manganèse dissous dans l'eau de mer à partir du complexe cadmium-porphyrine (Soto-Neira et al., 2011; Madison et al., 2011) a ouvert des perspectives quant à la possibilité de développer une sonde colorimétrique pour cartographier le manganèse dissous. Après quelques essais infructueux d'adaptation du protocole de Soto-Neira et collaborateurs (2011), du fait d'un mauvais contrôle des conditions de pH lors du contact entre gels sonde et réactif, nous avons repris récemment le protocole de Madison et collaborateurs (2011) pour nous lancer dans une nouvelle batterie d'essais qui a donné des résultats positifs.

La Figure 63 montre la distribution du manganèse dissous dans un sédiment tamisé et homogénéisé de la vasière des Brillantes où ont été introduits des polychètes générant des terriers. On peut observer l'apparition du manganèse à quelques millimètres sous l'interface eau-sédiment et une relative homogénéité de celui-ci à partir de 3 cm de profondeur. Cependant, près de l'interface, la distribution du manganèse dissous est rendue plus complexe par l'activité des vers dans leurs terriers. En effet, on remarque des zones où le manganèse

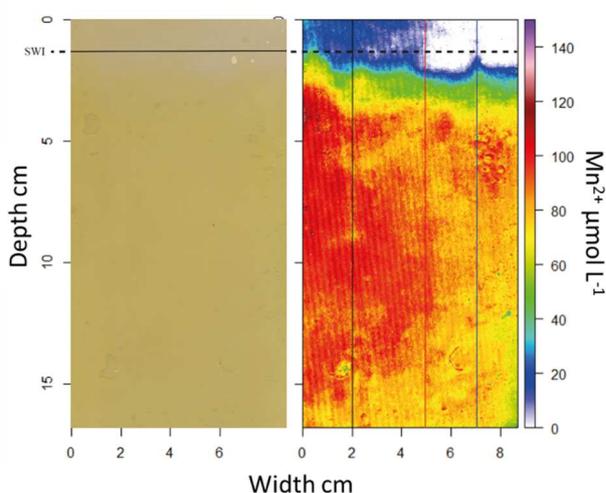


Figure 63 distribution du manganèse dissous dans un sédiment de la Couplasse (Master 2 Barbe, 2016)

apparaît dès le passage de l'interface eau sédiment, voire dans la colonne d'eau qui correspondent exactement à la localisation de galeries dans le sédiment illustrant encore une fois le rôle de la bioirrigation dans le flux de métaux vers la colonne d'eau.

3.2.4. Foraminifères et sédiments anoxiques : la faute à pas de chance ?

La maîtrise des outils présentés plus hauts semble très prometteuse pour la caractérisation de microhabitats anaérobies où les métabolismes associés à l'azote peuvent prévaloir lors de la minéralisation de la matière organique. Sachant la capacité de certains foraminifères à dénitrifier, ce type de technique couplé à une caractérisation fine des microhabitats de foraminifères semble ouvrir des perspectives scientifiques très intéressantes pour une meilleure compréhension du rôle de ce groupe d'organismes dans le cycle océanique du carbone et de l'azote. Comme discuté section 2., l'existence de microhabitats pour certains foraminifères en dessous de la zone oxygène du sédiment pose la question de leurs mécanismes de survie. Dans cette section, nous discuterons du rôle que la bioturbation pourrait jouer dans la distribution verticale des foraminifères vivants et, en particulier dans l'existence des microhabitats profonds. L'idée ici est que le foraminifère présent dans un environnement riche en oxygène et en matière organique labile comme par définition la surface du sédiment, peut être entraîné par des organismes bioturbateurs dans des environnements moins favorables à un métabolisme aérobie provoquant le déclenchement de stratégies de survie tels que la dormance. Si le foraminifère n'est pas entraîné très profondément, sa capacité à détecter l'environnement sus-jacent plus favorable peut déclencher un mouvement vertical (Heinz and

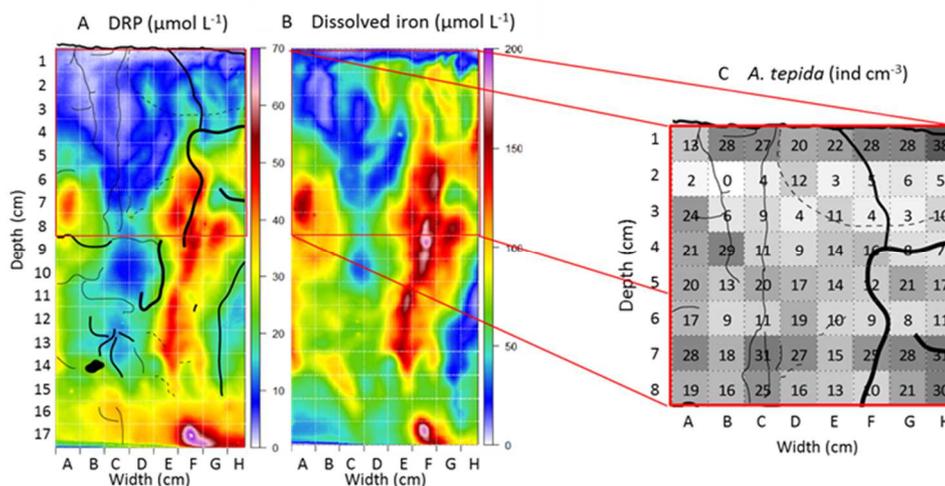


Figure 64 à gauche : répartition du fer et du phosphore dissous ; à droite : répartition des foraminifères (*A. tepida*) colorés au CTG. Les lignes noires représentent les terriers visibles lors de la séparation des « mâchoires » de la sonde (Thibault de Chanvalon et al., 2015)

Geslin, 2012) mais si l'individu est entraîné trop profondément il ne disposera ni de l'énergie nécessaire ni des moyens de détecter où se trouve son environnement de prédilection. Le foraminifère serait piégé dans une sorte de puits énergétique. L'autre hypothèse impliquant la bioturbation pour expliquer un microhabitat profond peut être la bioirrigation qui localement oxygène le sédiment permettant aux foraminifères de trouver un environnement favorable tant que le terrier reste actif et l'eau interstitielle continue à être renouvelée. Nous avons tenté de discriminer ces deux hypothèses dans le cadre de la thèse d'Aubin Thibault de Chanvalon, par l'étude simultanée de la distribution en 2 dimensions de la géochimie du fer et du phosphore, qui sont ici utilisés comme traceurs de l'activité des terriers, d'une part, et de la distribution spatiale des foraminifères vivants d'autre part. Ainsi, le sédiment en vis-à-vis de la sonde a été échantillonné à la résolution du centimètre carré (Figure 57) et chaque cube ainsi collecté a été incubé au CTG et fixé au formol pour analyse à la loupe binoculaire à épifluorescence pour l'identification et le comptage des foraminifères vivants.

La Figure 64 montre comment sont répartis le fer et le phosphore dissous en deux dimensions et la quantité de foraminifères vivants dans le centimètre cube correspondant (Thibault de Chanvalon et al., 2015). On y a reporté aussi le linéaire des terriers apparents lors de la séparation du gel et du sédiment. On peut observer dans la distribution du fer, 2 zones influencées par la présence de terriers. La partie superficielle du gel est appauvrie en fer dissous. Celle-ci se prolonge en profondeur le long de la colonne C jusqu'à 14 centimètres environ. Cette zone où le fer dissous n'est pas détectable correspond à un réseau de galeries reliées à la surface que l'on pourra qualifier d'actives du point de vue de la bioirrigation et de l'apport d'eaux saturées suffisamment saturées en oxygène pour provoquer l'oxydation et la précipitation du fer remobilisé sous forme réduite. On peut aussi observer une zone enrichie en fer dissous correspondant à un réseau de galeries le long de la colonne F à partir de 4 cm de profondeur (Figure 64). On peut interpréter ces galeries comme étant inactives du point de vue de la bioirrigation permettant l'accumulation de fer réduit. La distribution spatiale de l'espèce *Ammonia tepida* (majoritaire à plus de 90% à la station étudiée de la

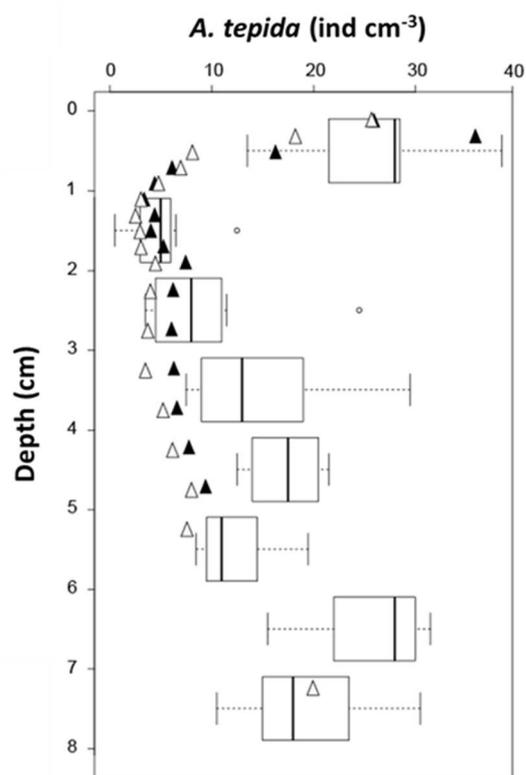


Figure 65 Comparaison de la distribution verticale de la densité de *A. tepida* entre deux carottes (triangles) et le système des mâchoires (chaque boîte à moustache représente la distribution dans une couche horizontale) (**Thibault de Chanvalon et al., 2015**)

vasière des Brillantes) montre un enrichissement attendu en surface où matière organique labile et oxygène sont disponibles (la couche oxique est de 2 mm) puis leur densité diminue fortement dans le deuxième centimètre. Ensuite cette densité devient variable latéralement avec en profondeur des valeurs équivalentes à la surface pour certains carrés. Les tentatives de corrélation entre concentration en éléments dissous et densité de foraminifères n'ont pas donné de résultats significatifs bien qu'une structuration en 2D existe. On peut imaginer que le fer ou le phosphore ne soient pas les meilleurs descripteurs pour le microhabitat d'un foraminifère, d'où nos efforts pour développer une sonde pour nitrate et nitrite. D'autre part, on voit bien qu'une description fine de la distribution des foraminifères vivants en profondeur doit descendre à l'échelle de la structure

sédimentaire étudiée, c'est-à-dire le terrier qui ici fait 1 ou 2 mm de diamètre. Le caractère arbitraire du positionnement du plan du gel dans un environnement tridimensionnel rend difficile également la mise en relation de la chimie de la phase dissoute avec la distribution des foraminifères qui correspond non pas à un plan du sédiment mais à une tranche de 1 cm d'épaisseur dans laquelle l'hétérogénéité spatiale est aussi forte que celle représentée sur le gel.

La Figure 65 montre la densité moyenne pour chaque couche de 1 cm d'épaisseur de la plaque de sédiment échantillonnée avec les mâchoires et la densité obtenue par découpe classique de 2 carottes de sédiment prélevées le même jour. On peut observer la bonne corrélation entre les 3 échantillonnages indiquant à l'échelle de la station (S1) une faible hétérogénéité latérale alors qu'à l'échelle sub-centimétrique, cette variabilité latérale est très importante. Bien qu'on ne puisse pas conclure sur l'importance relative des processus à l'œuvre expliquant la distribution verticale de l'espèce *Ammonia tepida* dans la vasière intertidale des Brillantes, on peut imaginer que la bioturbation est un mécanisme important, soit directement par le remaniement sédimentaire induit par la macrofaune, soit indirectement par la bioirrigation qui favorisera la viabilité d'une vie en profondeur dans le sédiment pour des organismes aérobies comme l'ont aussi suggéré d'autres auteurs (Bouchet et al., 2009). Les travaux plus récents de Olivier Maire avec les collègues du LPG-BIAF (Maire et al., 2016), ont permis, expérimentalement, de mettre en évidence que la distribution verticale des foraminifères à une échelle de quelques semaines est très similaire à la distribution de particules inertes et liée au mode de biomixing induit par le mode d'enfouissement spécifique de chaque bioturbateur (Figure 66). Ces auteurs ont aussi mis en évidence la diminution des

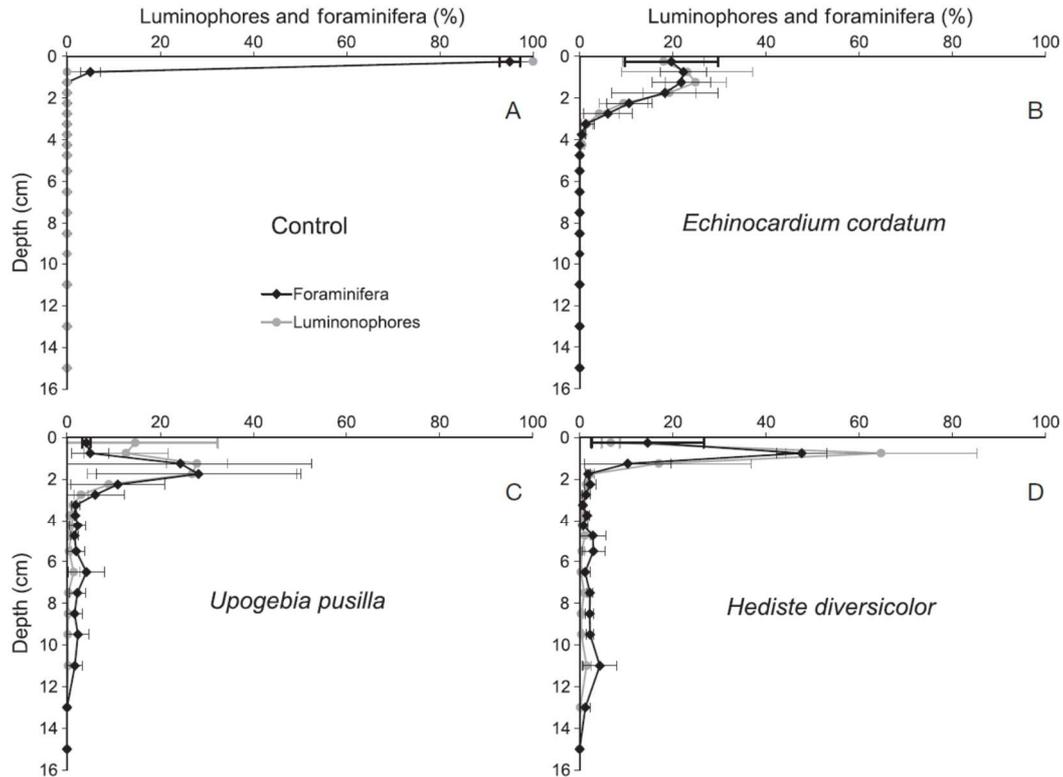


Figure 66 distribution verticale des luminophores (particules inertes) et des *A. Tepida* en présence de différents bioturbateurs après 16 jours d'expérience (Maire et al., 2016)

facultés de locomotion des foraminifères en fonction de la baisse d'oxygène du milieu ainsi que l'enquêtement des individus suggérant ce processus comme un mécanisme de réponse au stress sous hypoxie. Ceci confirme l'hypothèse déjà formulée dans la littérature et en particulier dans l'article de Thibault de Chanvalon (2015) sur le fait qu'une fois entraîné dans des niveaux trop pauvres en oxygène par biomixing, les foraminifères ne disposent plus d'assez d'énergie, à travers un métabolisme drastiquement ralenti (état de dormance), pour se déplacer vers le haut où oxygène et carbone organique sont disponibles. Cette interprétation semble confirmée par des travaux expérimentaux montrant qu'en anoxie, la capacité des foraminifères à assimiler du carbone marqué est indétectable alors que remis en condition d'oxygénation normale, les individus reprennent une activité métabolique. (LeKieffre et al., 2017). Bien que les expériences de Olivier Maire et collaborateurs (2016) suggèrent la

possibilité d'une accumulation de particules inertes en profondeur sous l'action de *Hediste diversicolor*, les niveaux de densité en profondeur sont bien moindres que les niveaux en surface, contrairement à ce qui est observé dans la vase des Brillantes (Figure 65). On peut, comme suggéré par les auteurs, penser que le temps de l'expérience est trop court (quelques semaines) pour permettre l'accumulation des foraminifères par biomixing, mais le caractère très hétérogène à la fois de la distribution des foraminifères et de la matière organique dans ce type de milieu, bien que principalement induit par biomixing, semble suggérer une composante active des déplacements des foraminifères vers les zones où la nourriture et l'oxygène sont disponibles (paroi des terriers). La difficulté des approches expérimentales réside dans la non prise en compte de la complexité des processus hydrosédimentaires à l'œuvre ni des interactions interspécifiques entre méiofaune et

macrofaune. De plus, l'insertion d'organismes prélevés essentiellement dans la surface de sédiment qui seront réintroduits postérieurement peut générer une sorte de sélection de comportement ainsi qu'une certaine baisse de leur vigueur.

Ces considérations nous invitent à revenir vers l'approche écologique *in situ* mais celle-ci se heurte à la relativement mauvaise représentation spatiale de ce type d'environnement extrêmement complexe dans les 3 dimensions spatiales et dans la dimension temporelle. Les tentatives de caractérisation fine des microhabitats (Aller and Aller, 1986; Bouchet et al., 2009; Thibault de Chanvalon et al., 2015) restent insuffisantes dans leur résolution spatiale et leur représentativité pour mettre en évidence la relation entre la densité de foraminifères et l'occurrence de patches de matière organique où de terriers bio-irrigués. L'utilisation de sondes fluorométriques pour détecter les organismes actifs du point de vue enzymatique a permis de réaliser la cartographie des foraminifères vivants en 3 dimensions à l'intérieur du sédiment enrésiné (Bernhard et al., 2003). L'adaptation de cette technique à notre mâchoire permettrait d'envisager l'élaboration d'une sonde capable de déterminer à l'échelle submillimétrique la distribution des foraminifères et des espèces chimiques en solution pour un même échantillon de sédiment rendant l'analyse de la corrélation entre géochimie et distribution de foraminifères à haute résolution possible, ce qui permettrait de mettre en évidence des microhabitats millimétriques et les relier à une structure sédimentologique (par ex. terrier, organisme mort, pelote fécale,...). Les premiers résultats permettant de coupler distribution de foraminifères vivants avec la géochimie à l'échelle submillimétrique seront présentés dans la section 2 du projet de recherche.

3.3. Influence de la rhizosphère sur les processus diagénétiques en milieu intertidal

Lorsque le laboratoire a été invité par Pierre Anschutz (EPOC) à être partenaire dans le projet d'ANR Izoflux, nos efforts expérimentaux étaient concentrés sur la création d'une base de données de taux de respiration aérobie et de dénitrification pour les foraminifères benthiques. Nous étions aussi très intéressés par les questions de survie en anoxie chez les foraminifères (projet Hypoxia en adriatique en collaboration avec l'Université de Vienne, projet N-Forlab, EC2CO-CNRS, thèse de Dewi Langlet). A ce moment-là, la question des micro-environnements permettant la survie des foraminifères sous la zone de pénétration de l'oxygène se posait et nous essayions en collaboration avec Didier Jézéquel (IPGP) et Bruno Deflandre (IPGP/EPOC) de développer de nouvelles sondes permettant la caractérisation de la chimie en 2 dimensions à haute résolution. Nous travaillons donc sur le développement d'une sonde pour le phosphore

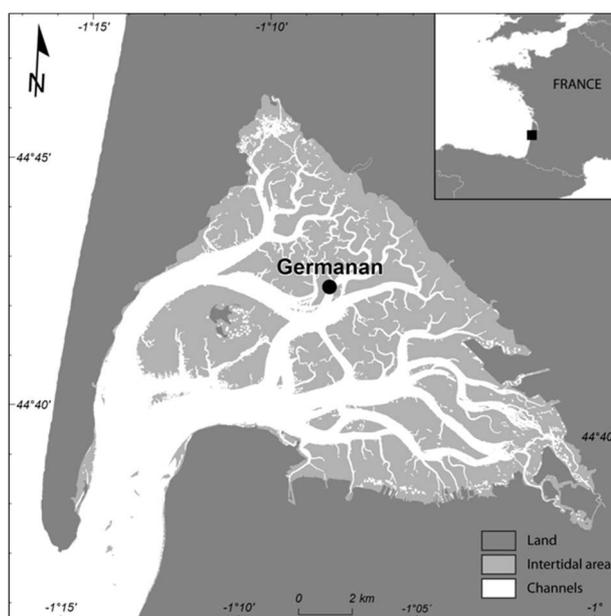


Figure 67 localisation de la station étudiée dans la vasière de Germanan, dans le bassin d'Arcachon lors de l'ANR-Izoflux (Cesbron et al., 2016)

dissous voire une sonde combinée pour fer et phosphore. Avec Emmanuelle Geslin, nous avons vu dans cette invitation, l'opportunité de proposer deux objectifs scientifiques très novateurs qui seraient mis en œuvre par un doctorant aux compétences transversales :

- Définition d'une nouvelle approche intégrée entre géochimie, écologie et quantification métabolique
- Elaboration d'une sonde permettant d'échantillonner à la résolution submillimétrique les foraminifères vivants dans leur contexte sédimentaire ; d'analyser la distribution en 2 dimensions d'espèces chimiques dissoutes d'intérêt et éventuellement de caractériser la chimie du solide

L'objectif du projet Izoflux était de caractériser l'influence des herbiers de zostères sur les processus qui contrôlent les flux benthiques dans les vasières intertidales du bassin d'Arcachon (Figure 67). Notre objectif particulier partait de l'hypothèse que la présence d'herbiers générait des micro-environnements à travers le rejet d'oxygène et d'exsudats organiques par le rhizome. Ainsi ces microenvironnements pouvaient par la présence de matière organique fraîche et d'oxygène ou de nitrate, constituer des microhabitats favorables pour certaines espèces de foraminifères (Figure 68).

3.3.1. Couplage sédimentaire de Fe, P et S dans un herbier de zostères en croissance

Comme déjà évoqué dans la section 1, l'apport de l'imagerie hyperspectrale a été décisif dans

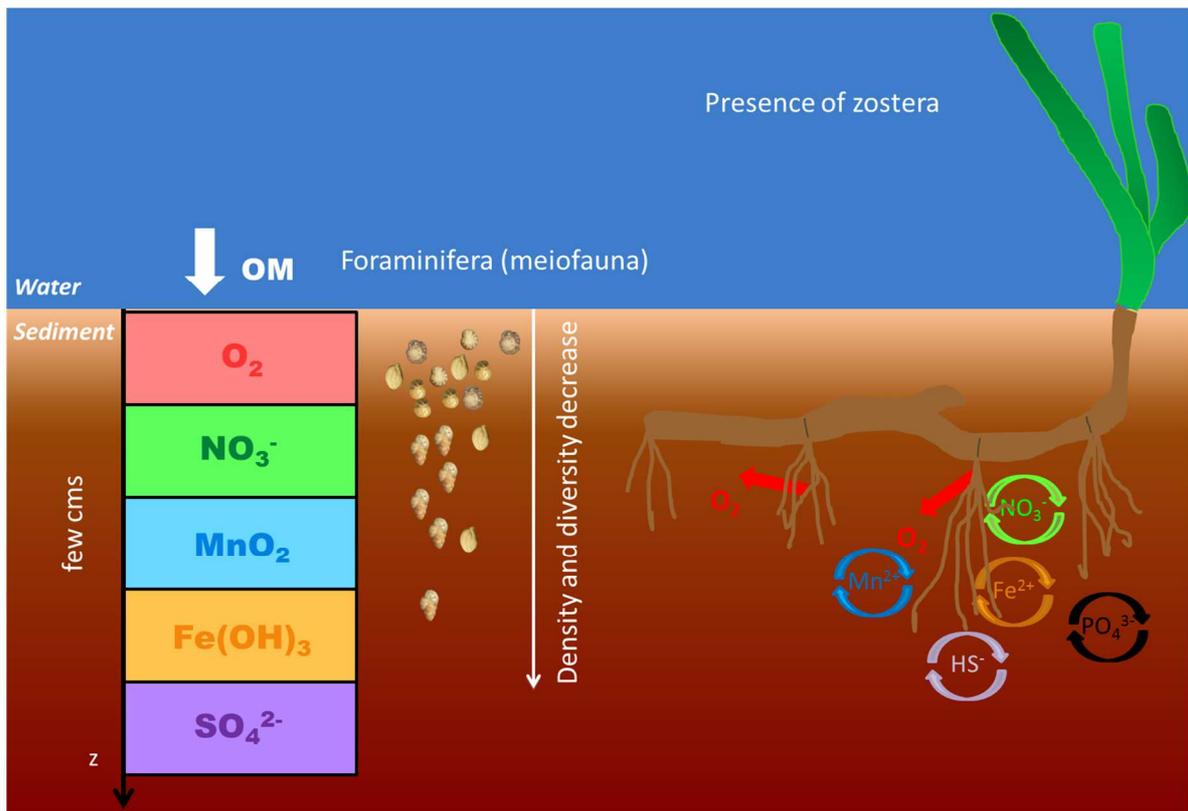


Figure 68 schéma conceptuel permettant de formaliser les hypothèses de travail dans l'étude menée sur les herbiers de zostères dans le cadre de la thèse de Florian Cesbron et du projet ANR Izoflux. A gauche sont représentés les différents compartiments redox d'un sédiment côtier homogène à l'état stationnaire et la représentation schématique de l'écologie des foraminifères avec une diminution de la densité et de la diversité des foraminifères en fonction de la disponibilité de la nourriture et de la faculté à vivre en anaérobiose. A droite est représentée l'influence des exsudats d'oxygène par la rhizosphère des zostères et leur possible influence sur le cycle des éléments redox et nutritifs inorganiques.

(N) Vase nue (Zi) densité intermédiaire (Z1 et Z2) forte densité



Figure 69 photos des sondes déployées en juin 2012 dans la station de Germanan dans des sites de densités de zostères variables. Le déploiement se fait à marée basse et la récupération à marée haute 4 à 6 heures plus tard.

l'élaboration d'une sonde colorimétrique mixte, ici fer et phosphore dissous, en 2 dimensions. La première année de la thèse de Florian Cesbron a donc été consacrée à la stabilisation d'un protocole couplant la technique DET, la colorimétrie et l'imagerie hyperspectrale avec l'intervention décisive de Patrick Launeau (LPG-Nantes), spécialiste en télédétection hyperspectrale (**Cesbron et al., 2014**).

Une fois le protocole établi, nous sommes allés sur le site de Germanan (bassin d'Arcachon) lors de la période de croissance des colonies de zostères pour déployer des sondes dans des herbiers de densité foliaire variable. En effet, au printemps, on peut trouver à quelques décimètres de distance des zones visuellement assez diversement colonisées. Ce critère a été utilisé pour déployer les sondes DET-2D



Figure 70 sonde DET-2D vue à marée haute (crédit photo D. Jézéquel). La récupération des plaques se fait en apnée, à l'étable de haute mer.

(Figure 69), imposant un déploiement à marée basse. Ceci représente une réelle difficulté logistique car à marée haute, le dressement des feuilles et la turbidité de l'eau du bassin générée par le courant de marée, rendent la récupération difficile des échantillons comme on peut l'observer dans la Figure 70. Le prélèvement se fait donc à l'étable de haute mer, ici en apnée. Il est important de rappeler que le critère de densité foliaire n'est pas un indicateur de la présence/absence de zostères dans la zone étudiée. En effet, la biomasse foliaire peut évoluer fortement en fonction de la saison alors que la biomasse racinaire, autrement dit, la rhizosphère, variera peu (Delgard et al., 2016b). Cependant, le milieu sédimentaire sera affecté par la variation de biomasse foliaire puisque le transfert de nutriments inorganiques comme phosphates et ammonium doit se faire entre racines et feuilles pour assurer le développement de ces dernières. Donc ce critère de densité semble intéressant même pour suivre la mobilité des sels nutritifs dans la rhizosphère.

Les résultats présentés Figure 71 correspondent à 4 sondes sur les 6 déployées lors de cette campagne. Malheureusement, 2 d'entre elles ont été compromises lors d'une des nombreuses étapes entre la récupération à marée haute et l'acquisition de l'image. Nous avons ainsi une sonde déployée en vase nue (N), une en vase peu dense (Zi) et deux en vase très dense (Z1 et Z2). Rapidement, on peut

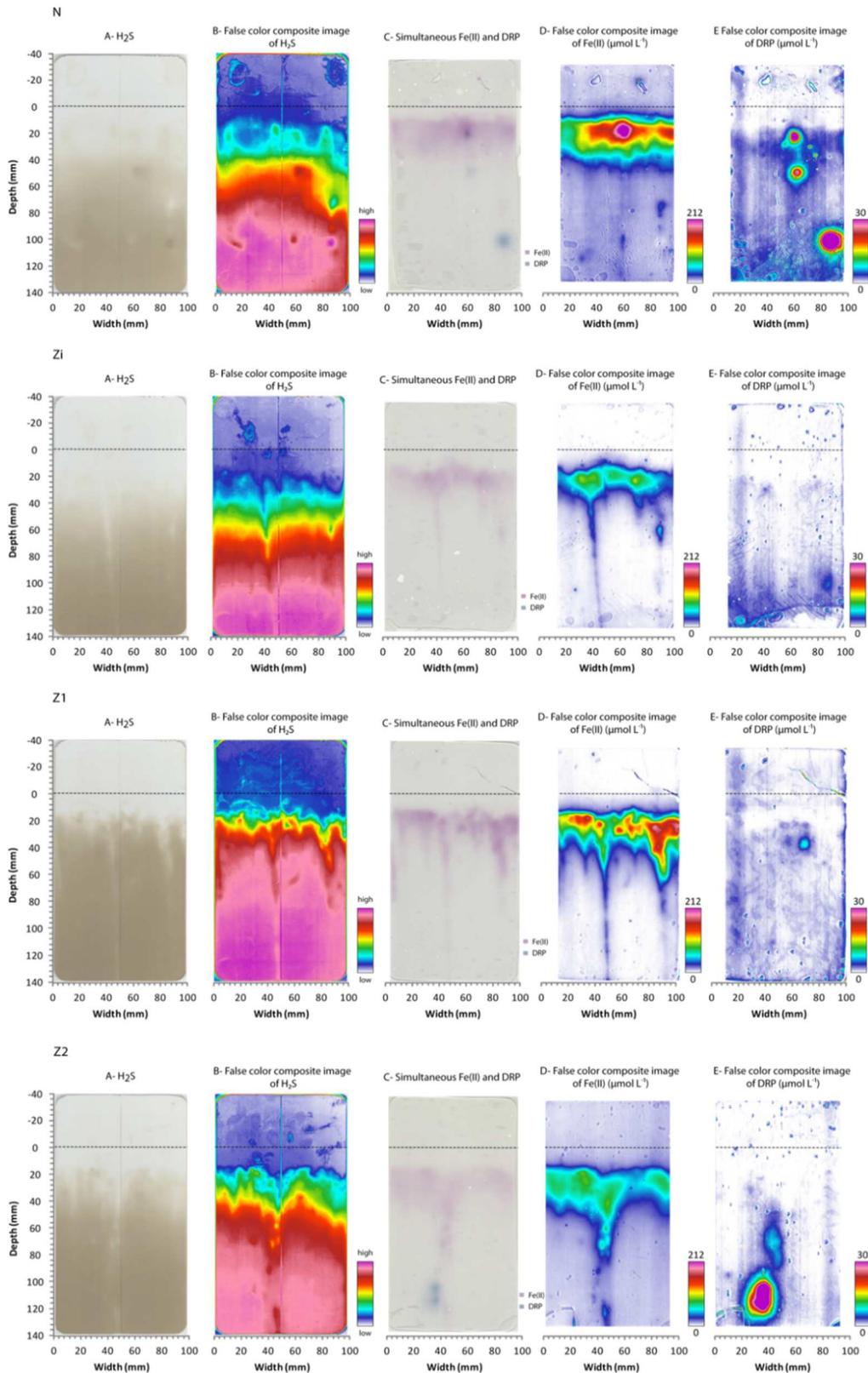


Figure 71 Sulfure, fer dissous et DRP (phosphore réactif dissous) dans les eaux interstitielles dans les sédiments d'un herbier de zostères plus ou moins densément colonisé. (N) vase nue, (Zi) densité intermédiaire, (Z1 et Z2) répliqués d'une zone à forte densité. Les lignes pointillées représentent l'interface sédiment-eau (SWI). (A) image visible du film PVC ; le marron correspond au sulfure adsorbé. (B) image visible de la sonde DET avec du fer dissous (couleur rouge-violet) et DRP (couleur bleue). (D) image composite en fausse couleur de la sonde DET (partie B) pour le fer dissous. (E) image composite en fausse couleur de la sonde DET (partie B) pour DRP. Notez que les bords des images (D) et (E) sont réduits pour éviter les effets de bord (thèse F. Cesbron, 2015).

observer que la disponibilité du phosphore est

extrêmement faible pour toutes les sondes analysées sauf dans des patches localisés à différentes profondeurs selon la sonde.

Ceci confirme les résultats des études précédentes montrant la faible disponibilité du phosphore dissous dans la rhizosphère (Deborde et al., 2008; Delgard et al., 2013). On peut ainsi dire que le fer remobilisé à travers la dissolution réductrice des oxydes semble ne pas remobiliser de phosphore. Ou bien que ce phosphore est très rapidement pris en charge par le réseau racinaire comme semble l'indiquer les niveaux de phosphore particulaire associés aux oxydes de fer souvent supérieurs dans les vases colonisées par rapport aux vases nues (Delgard et al., 2013). D'après nos résultats, nous pouvons dire que la remobilisation éventuelle de phosphore dans la rhizosphère a un caractère uniquement local et est probablement associé à la présence d'une pelote fécale ou d'un organisme en décomposition. Si nous regardons le fer et le sulfure, on peut aussi noter la remarquable anti corrélation de ces deux espèces chimiques dans nos sondes à l'échelle des microstructures. Par exemple, on peut noter le caractère discontinu latéralement de la couche de remobilisation du fer dans la sonde déployée dans la vasière nue (N), qui se retrouve en négatif sur la sonde à sulfure.

Pour aller plus loin, nous avons extrait des différents gels deux zones où la remobilisation du phosphore dissous est probablement liée à la minéralisation de la matière organique concentrée dans une zone restreinte spatialement du sédiment mais où le processus métabolique mis en jeu semble différer (Figure 72). Ainsi, le premier exemple extrait du gel déployé en vase nue (N, à gauche) semble indiquer une zone circulaire à 15 mm sous l'interface eau-sédiment où la remobilisation de fer est plus intense. Cette remobilisation plus intense est accompagnée de la remobilisation de phosphore qui n'a pas lieu

ailleurs dans la couche redox du fer. Cette intensification locale de la remobilisation du fer associée à une remobilisation de phosphore suggère un enrichissement localisé d'un pool de matière organique dont la dégradation semble se faire par dissolution réductrice des oxydes de fer par des bactéries anaérobies. En analysant plus en détail les profils verticaux extraits de cette zone on note aussi un pic de sulfure qui suggère un processus plus complexe impliquant Fe, P et S. L'analyse de la phase solide à cette résolution spatiale permettrait d'apporter quelques éléments pour mieux comprendre cette relation complexe. Le panneau de droite de la Figure 72 est focalisé sur une zone de remobilisation du phosphore dans le gel déployé dans une zone dense de zostères (Z2) associé à une structure verticale dont la base constitue un environnement très enrichi en phosphore qui pourrait être attribué à un organisme mort comme pour la figure de gauche. Cependant, cette sonde a été déployée dans une zone où la biomasse foliaire des zostères est très forte dans une période de croissance où on peut supposer que le transfert de sels nutritifs des racines vers la plante est maximal. De même, on peut imaginer que le transfert d'oxygène vers le sédiment anoxique est aussi maximal. Cela pourrait expliquer la diminution localisée de H₂S tout au long de cette structure y compris à sa base où la remobilisation de phosphore est très importante. Ainsi, tout au long de cette structure, l'apport d'oxygène permettrait localement de réoxyder les sulfures résultant en la remobilisation concomitante de fer et de phosphore. On peut imaginer ici deux mécanismes qui permettraient d'expliquer les profils observés. La première hypothèse, déjà formulé dans la thèse de Florian Cesbron est basée sur le fait que le flux d'oxygène dans la zone anoxique du sédiment génère autour des racines une accumulation

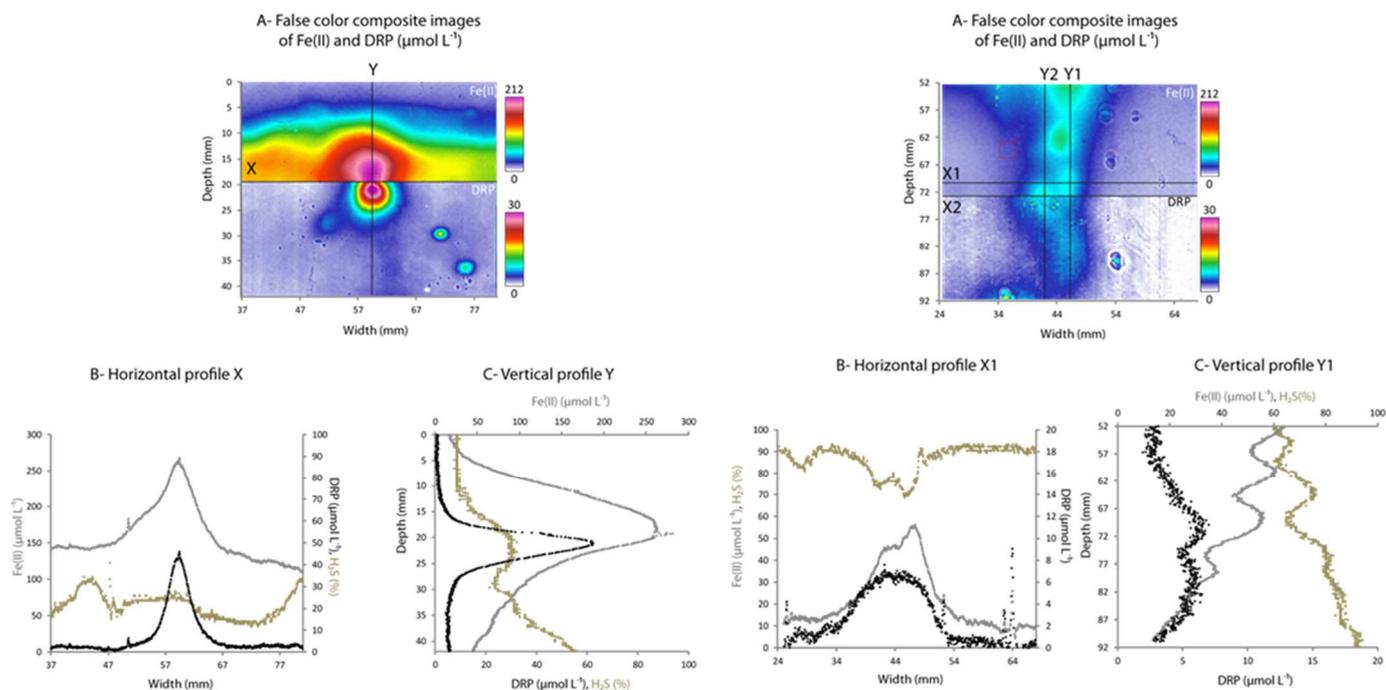


Figure 72 deux exemples de zones de remobilisation de phosphore sélectionnées dans le gel (N) et le gel (Z2) de la Figure 71 avec quelques profils horizontaux et verticaux de fer, phosphore et sulfure dissous extraits (thèse F. Cesbron, 2015).

d'oxydes de fer. En effet cela peut être visuellement observé de la même manière qu'on observe de la rouille autour d'un terrier actif de polychète. Les travaux de thèse de Jonathan Deborde et Marie-Lise Delgard (projets ANR PROTIDAL et IZOFLUX respectivement) ont permis de mettre en évidence l'existence d'un pool de fer oxydé dans la phase particulaire des sédiments colonisés par les zostères (Deborde et al., 2008; Delgard et al., 2013). Ce pool d'oxydes métalliques va donc accumuler du phosphore reminéralisé de manière diffuse dans le sédiment par sulfato-réduction saturant ainsi les sites d'adsorption des oxydes de fer. La présence d'exsudats organiques associés à l'activité des zostères peut à son tour fournir la matière organique nécessaire pour que des bactéries puissent réduire les oxydes et donc remobiliser à la fois fer et phosphore. On peut aussi évoquer une réaction secondaire purement abiotique entre les oxydes de fer et les sulfures à l'interface constituée autour des racines qui libérerait fer et phosphore dans cette interface. La deuxième hypothèse que l'on peut

formuler a émergé plus récemment à la lumière des travaux réalisés sur le développement d'une sonde DET-2D pour les sidérophores. Les sidérophores sont des complexants organiques très puissants ($K > 10^{50}$) des métaux et en particulier du fer qui permettent aux organismes des sols et sédiments de rendre ces micronutriments biodisponibles. Les sidérophores peuvent être produits par des bactéries (Wandersman and Delepelaire, 2004) ou par des plantes (Reichard et al., 2005) et pourraient être utilisés par les zostères pour remobiliser le phosphore à travers la dissolution des oxydes de fer par complexation du fer (III). Il faut rappeler que la sonde DET-2D est sensible à l'ensemble des espèces de fer dissous (Fe(II) et Fe(III)) à la fois libres et complexés (Viollier et al., 2000; **Jézéquel et al., 2007**). Il est probable que l'ensemble de ces mécanismes ait lieu de manière simultanée et la définition des conditions environnementales qui favoriseraient un processus ou un autre, passe par la mise en œuvre de différentes techniques d'imagerie à haute résolution à la fois pour le dissous

et pour le particulaire. Ainsi, on peut imaginer le potentiel scientifique du succès dans l'élaboration d'une sonde permettant à la fois de connaître la distribution spatiale du phosphore du fer et des sidérophores dans un environnement colonisé par des herbiers de zostères comme le bassin d'Arcachon. Dans le contexte plus large d'IZOFLUX et du fonctionnement du Bassin d'Arcachon où la couverture des herbiers intertidaux est en régression, on peut imaginer que la meilleure compréhension des mécanismes de transfert des nutriments de la rhizosphère vers les feuilles et ensuite le recyclage des feuilles en période de sénescence sont fondamentaux pour proposer des scénarii réalistes sur les conséquences de la dynamique de la colonisation des platiers intertidaux par les herbiers sur le statut trophique du bassin d'Arcachon. Ces aspects seront évoqués dans le paragraphe suivant.

3.3.2. Influence des herbiers sur les flux benthiques et quelques considérations sur la représentativité des mesures et des calculs de flux

Bien que les apports de la haute résolution spatiale soient indéniables, le changement d'échelle spatiale entre l'environnement proche de la racine d'un plant

de *Zostera noltei* et le bassin d'Arcachon pose des problèmes qui nécessitent à la fois une approche multi-échelle simultanée mais aussi le développement des bons outils de modélisation. Notre objectif dans le projet ANR IZOFLUX commençait par l'acquisition de données représentatives du fonctionnement d'une vasière intertidale colonisée par les herbiers de l'échelle submillimétrique à l'échelle métrique. Cet objectif d'apparence modeste, constitue déjà un défi qui n'a été que partiellement surmonté. Cela essentiellement parce que certains outils méthodologiques restaient encore à développer en début de projet. La quantification des flux d'oxygène à la fois diffusifs et totaux dispose aujourd'hui d'outils très performants qui sont déjà éprouvés à travers d'innombrables applications dans des environnements très divers. Nous avons mis en œuvre ces outils à Arcachon et avons pu mettre en évidence une nette corrélation entre biomasse foliaire et flux d'oxygène (Delgard et al., 2016a). La Figure 73 montre que pour toutes les saisons, il y a une corrélation significative entre densité foliaire et taux de respiration de la carotte incubée (incubations à l'obscurité). Le même type de corrélation est

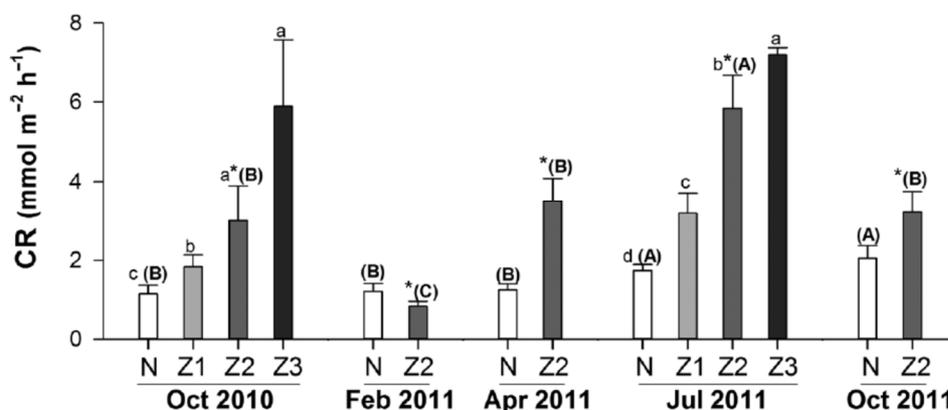


Figure 73 respiration benthique moyenne à partir d'incubations faites sur des carottes de 10 cm de diamètre diversement colonisées par des zostères d'un platier de la vasière intertidale de Germanan. (N) pour les vases nues et (Z1) à (Z3) pour des biomasses foliaires croissantes. Le nombre de réplicas est compris entre 4 et 6 (Delgard et al., 2016a)

observé pour la production primaire brute à lumière constante.

Ces résultats permettent d'appréhender l'échelle décimétrique des échanges d'oxygène à travers l'interface eau sédiment. L'existence d'optodes planaires permettant de visualiser de manière dynamique la distribution de l'oxygène en 2 dimensions (Glud et al., 1996) permet d'appréhender l'échelle de la racine et l'avènement d'une technique couplant un modèle physique (transport advectif de l'eau de fond ou de l'air à marée basse) avec la consommation/production de l'oxygène ou de CO₂, l'Eddy Covariance (McGinnis et al., 2008; Polsenaere et al., 2012) qui permet d'estimer les flux à l'échelle métrique constituent des outils peu mis en œuvre dans ce type

d'environnement. Le couplage de ces échelles permettrait d'appréhender complètement la variabilité des échanges d'oxygène à l'échelle d'un platier colonisé. Malheureusement, ce type d'outil permet seulement d'étudier le flux de gaz dissous.

Comme nous l'avons vu dans la section 3.2., les DET-2D sont des outils incontournables pour la bonne description des flux de fer à l'interface eau sédiment. Ceci peut aussi être illustré par les travaux réalisés à Arcachon. La Figure 74 illustre un exercice de dégradation de la résolution verticale et le profil géochimique obtenu sur la distribution du fer dissous dans la vase nue de Germanan (DET-2D N). Ainsi le panneau de gauche est le profil extrait à partir des données non lissées dont la résolution est inférieure à 100 μm, le profil suivant est obtenu après avoir

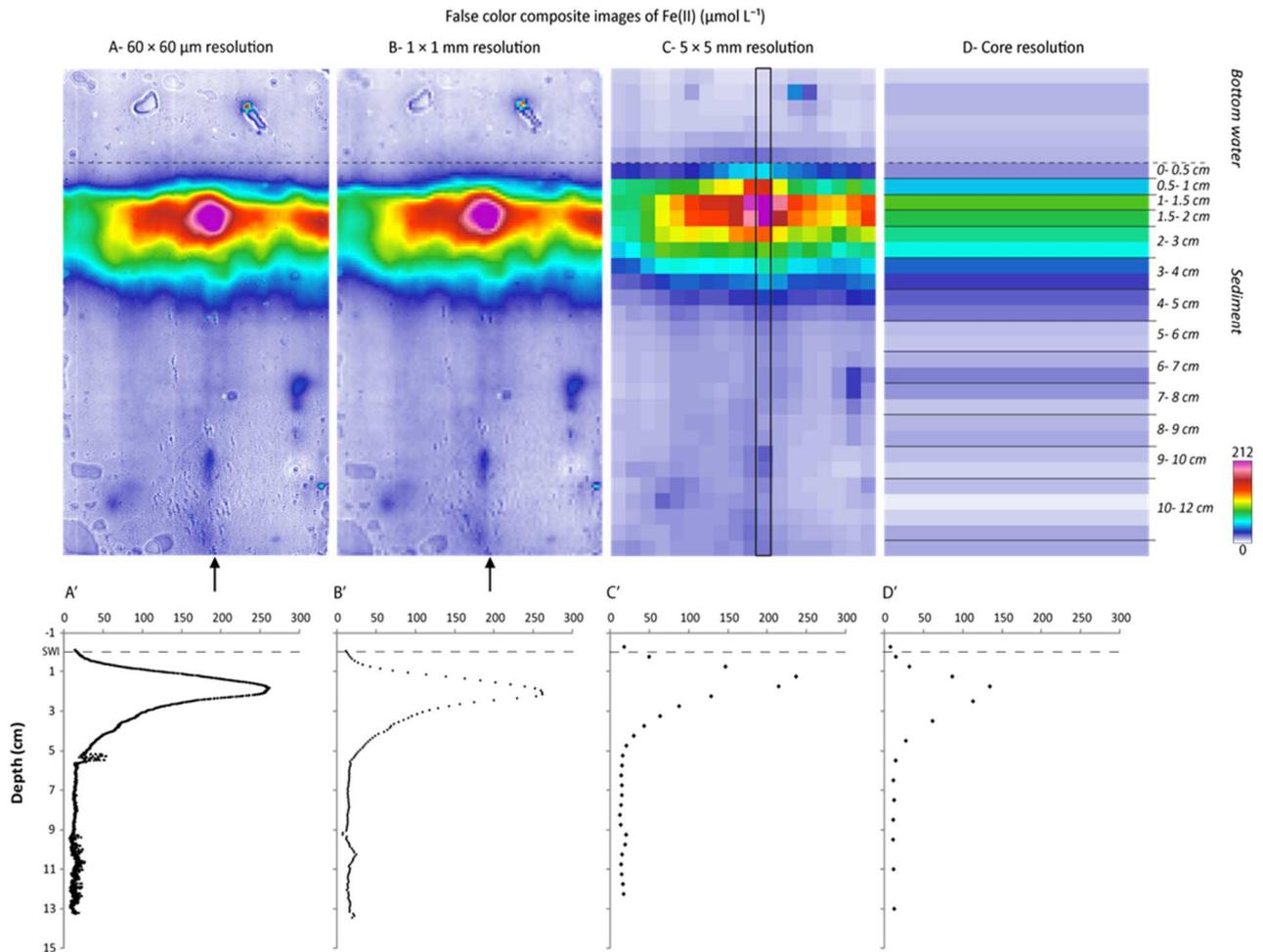


Figure 74 Distribution du fer dissous pour un DET-2D déployé dans la vase nue de Germanan en juin 2012. Le panneau de gauche montre les résultats à la résolution de l'acquisition (60x60 μm), les panneaux suivants avec une résolution descendue à 1 mm², puis 5x5 mm et enfin à droite l'image a été moyennée en couches d'épaisseur correspondant au pas de découpe classique d'une carotte sédimentaire (Manuscrit de thèse F. Cesbron, 2015)

moyenné tous les pixels à l'intérieur d'un millimètre carré (environ 150 pxs), celui d'après représente la moyenne dans un carré de 25 mm² (environ 4000 pxs). Le dernier panneau représente la moyenne sur toute la largeur du gel et sur une épaisseur correspondant au pas de découpe réalisé classiquement sur des carottes sédimentaires. Autant les résultats obtenus suggèrent peu de perte d'information à une résolution de 1 mm pour cet exemple, autant la position et l'intensité du pic de fer semblent affectés par le changement de résolution du profil. Ceci permet de rendre compte de la représentativité d'une carotte sédimentaire qui embrasse l'hétérogénéité sub-décimétrique. Par contre, ceci peut affecter la valeur du gradient moyen à l'interface eau sédiment. Pour illustrer cela, nous avons appliqué le code de calcul Profile (Berg et al., 1998) aux différents DET-2D pour des profils extraits à partir de l'image pixélisée à 1mm ou à 5 mm (Figure 75).

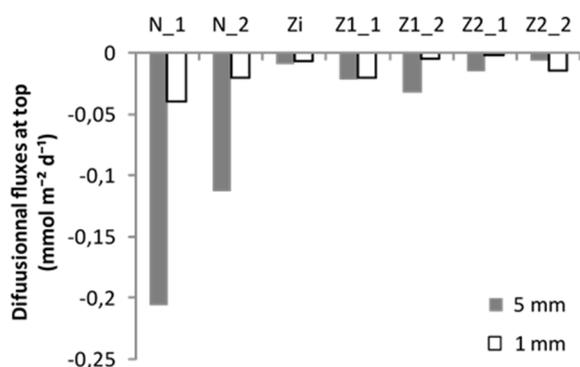


Figure 75 modélisation des flux de fer dissous à partir de PROFILE (Berg et al., 1998) pour le DET-2D déployé en vase nue en fonction de la résolution verticale du profil moyenné sur toute la largeur du gel (Manuscrit de thèse F. Cesbron, 2015)

Les différences de valeurs de flux calculées sont très importantes dans le cas de profils extraits du DET-2D déployé en vase nue et lorsque la biomasse foliaire est importante. Etant donnée la faible remobilisation de phosphore dans les gels étudiés, le gradient chimique à l'interface n'était pas quantifiable. Ceci illustre la difficulté de la

quantification de flux diffusif dans des environnements où l'intensité des processus diagénétiques génère des gradients chimiques très forts impliquant une description millimétrique du soluté étudié. L'application ici du modèle élaboré par Aubin Thibault de Chanvalon dans sa thèse (Thibault de Chanvalon et al., 2017) aux données de Florian Cesbron permettra d'appréhender ces problématiques sans le biais du choix arbitraire d'un profil pour déterminer les flux à l'interface mais aussi l'intensité du recyclage interne en fonction de la densité des zostères, et aussi de l'activité de leur rhizome. La systématisation du déploiement de notre système de prélèvement simultané du gel DET-2D et du sédiment correspondant permettra de mieux examiner aussi le rôle de la macrofaune dans le recyclage du fer, du phosphore et aussi de composé azotés comme nitrite et nitrate. Une étude récente a montré que la présence d'un bioturbateur favorisait les flux entrant d'oxygène et de nitrate et les flux sortant d'ammonium et silicium (Pascal et al., 2016).

A l'échelle plus large, les outils de télédétection tels que la caméra hyperspectrale (Le Bris et al., 2016) et le lidar (Ba et al., 2015) embarqués permettront d'estimer simultanément la biomasse du microphytobenthos, des herbiers de zostères dans la zone intertidale mais peut-être aussi dans la zone subtidale fournissant ainsi les données spatialisées permettant une meilleure extrapolation des données acquises au sol.

En ce sens, la réponse à un appel à projets CNRS sur le littoral dans le cadre de sa mission pour l'interdisciplinarité a permis de regrouper plusieurs utilisateurs de l'imagerie hyperspectrale à travers le projet OMPBI (Observation du MicroPhytoBenthos Intertidal par modèle de transfert radiatif V-IR : interactions producteur primaire, biogéochimie et socio-écosystème). Ce projet avait pour ambition le

survol du littoral français métropolitain avec la caméra et le lidar embarqués. S'appuyant sur des projets scientifiques caractérisant au sol les environnements survolés. Il s'agissait justement d'une tentative d'amélioration des connaissances par la spatialisation de certains paramètres clés comme la quantité de chlorophylle A. Le survol d'Arcachon était planifié pour la deuxième année du projet (2017) mais l'appel à projets n'a pas été reconduit.

3.3.3. Ecologie des foraminifères : microhabitats et contribution dans le cycle du carbone

Pour la première fois, nous réalisons à Arcachon l'étude simultanée de la géochimie sédimentaire, à travers les travaux conjoints de Marie-Lise Delgard (doctorante à EPOC) et Florian Cesbron (doctorant au LPG-BIAF), l'écologie des foraminifères avec l'utilisation de la sonde fluorométrique CTG (Cell Tracker Green ©), qui permet une meilleure sensibilité dans la discrimination des individus vivants de foraminifères après fixation chimique, et du métabolisme des foraminifères (Cesbron et al., 2016). En effet, les estimations du métabolisme des foraminifères benthiques étaient jusqu'alors rares et

souvent quelque peu déconnectées de l'étude écologique. Il s'agissait de multiplier la densité de certaines espèces ou genres à leur taux de respiration pour estimer leur contribution à la respiration benthique (Geslin et al., 2011; Piña-Ochoa et al., 2010). Ici, notre ambition était d'introduire la dimension saisonnière du fonctionnement biogéochimique du bassin d'Arcachon. Ainsi, pour chaque campagne de prélèvement, des spécimens de chaque genre représentatif de l'écologie des foraminifères benthiques ont été échantillonnés vivants et analysés. Ceci a permis à la fois d'enrichir la base de donnée existante sur la respiration de l'oxygène et la dénitrification, mais aussi d'avoir une base de données très détaillée permettant d'estimer la contribution des foraminifères aux processus de minéralisation de la matière organique.

La Figure 76 montre les abondances des trois principales espèces de foraminifères pour deux périodes d'échantillonnage contrastées en vase nue (N) et en vase de densité foliaire importante (Z) dans l'herbier de Germanan (Cesbron et al., 2016).

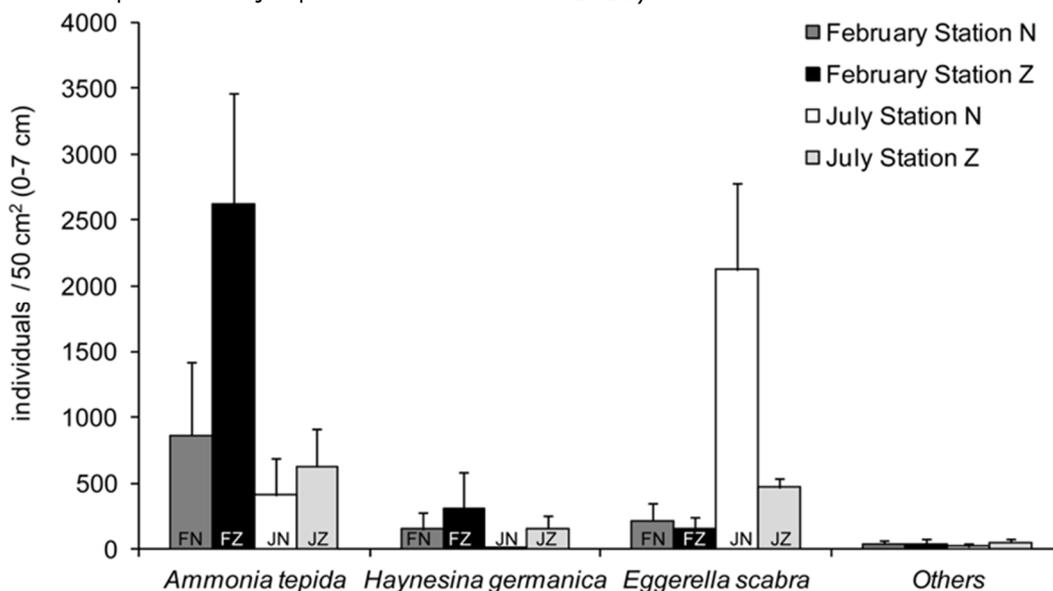


Figure 76 Densité des foraminifères dans les premiers 7 cm de sédiment pour chaque espèce en vase nue (station N) et végétalisée (station Z) en février et juillet 2011. Chaque densité est formulée en individus / 50 cm² et correspond à la moyenne de 3 carottes (Cesbron et al., 2016).

Les résultats montrent des abondances nettement plus importantes pour *Ammonia tepida* et *Haynesina germanica* (espèces carbonatées), en hiver. Seule *Eggerella scabra* (espèce agglutinée) semble prospérer pendant la saison estivale. Le genre *Eggerella* semble aussi se démarquer par le fait que son abondance semble plus importante dans la vase nue alors que les deux autres genres sont plus abondants dans la vase végétalisée. La qualité de la matière organique est sensiblement la même dans les deux sites d'après les indicateurs pigmentaires, cependant, la quantité de carbone organique total est supérieure dans la vase nue, ce qui pourrait expliquer des abondances plus importantes du genre *Eggerella* mais semble contradictoire avec les abondances plus faibles pour les genres *Ammonia* et *Haynesina*. L'explication de ces abondances anormalement faibles réside probablement dans le fait que la plupart des individus échantillonnés en vase nue pendant la période estivale montraient des niveaux de décalcification le plus souvent très avancé comme illustré Figure 77.

Les genres *Ammonia* et *Haynesina* ont des microhabitats situés dans le premier centimètre de sédiment, zone qui en période estivale connaît une importante acidification associée aux processus diagénétiques comme la respiration aérobie et

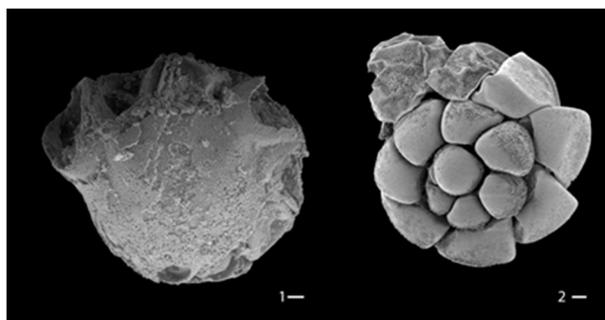


Figure 77 Images MEB de *Ammonia tepida*. A gauche, côté ventral du spécimen avec un test partiellement décalcifié en février (barre d'échelle = 20 µm); à droite côté dorsal du spécimen avec un test totalement décalcifié en juillet. On observe la membrane organique protégeant la cellule (barre d'échelle = 10 µm), (Cesbron et al., 2016).

l'oxydation de composés dissous qui remontent par diffusion vers l'interface. Nous avons ainsi pu mesurer des pH de 6 qui rendent le milieu interstitiel corrosif pour la calcite. Dans les herbiers, le pH semble mieux tamponné dans la rhizosphère maintenant des conditions de préservation de la calcite au long de l'année. Le genre *Eggerella* ne semble pas répondre à la dynamique du pH du fait de son microhabitat plus profond (maximum de densité entre 3 et 5 cm de profondeur). D'autre part, son test agglutiné constitué de composés minéraux, minéraux silicatés et oxydes métalliques (en somme, les phases minérales en équilibre avec le milieu interstitiel correspondant à leur microhabitat), peut expliquer cette non sensibilité aux pH acides de subsurface.

Une autre observation intéressante réside dans le maximum de densité constaté pour *H. Germanica* en juillet dans les herbiers dans le niveau 0,5-1 cm alors que *A. Tepida* a toujours son maximum dans la tranche supérieure de sédiment. Nous avons dans un premier temps interprété cela comme la résultante de la compétition entre ces deux espèces et la présence plus en profondeur d'oxygène associé à l'activité des racines de zostères permettant, malgré une nourriture moins labile, l'établissement d'un microhabitat favorable à *H. Germanica*. Les travaux réalisés sur la capacité de *Haynesina germanica* à séquestrer des chloroplastes (Lopez, 1979) et à les maintenir actifs pendant plusieurs jours et donc à produire de l'oxygène et éventuellement du carbone organique (Jaufrais et al., 2016; Cesbron et al., in press) pourrait apporter un autre argument à la présence d'*Haynesina germanica* plus en profondeur. Enfin, des travaux récents ont montré que *H. Germanica* était moins tolérante que *A. Tepida* à des températures supérieures à 25°C (Wukovits et al., 2017). Un peu comme le microphytobenthos qui

régule son exposition à la lumière (Guarini et al., 2000), *Haynesina germanica* pourrait réguler sa température par une migration dans les premiers millimètres de sédiment.

Bien évidemment, pour mieux comprendre la dynamique de population de ces foraminifères benthiques, un suivi plus fréquent dans le temps permettrait à la fois de mieux comprendre l'intensité et les conditions où la décalcification s'opère, mais aussi de déterminer si la discrimination de microhabitats entre les genres *Ammonia* et *Haynesina* est significative et quel sens écologique lui donner.

Un résultat majeur apporté par nos études sur le métabolisme des foraminifères à Arcachon est sa contribution relative à la respiration benthique totale qui a variée entre 2 et 7 %. Si l'on considère que seule la fraction supérieure à 125 µm a été étudiée et que les organismes dépourvus de tests n'ont pas été échantillonnés, on imagine que la contribution relative des foraminifères benthiques à la reminéralisation du carbone ne peut pas être négligée. D'autre part, nous n'avons pas estimé la contribution relative à la consommation d'oxygène imputable à l'oxydation des composés réduits diffusant vers la surface comme l'ammonium ou les sulfures. Cependant, pour mieux appréhender la réelle contribution des foraminifères benthiques aux cycles biogéochimiques côtiers, il est important de réaliser des études simultanées du métabolisme des différents compartiments de la faune benthique. Etant donnée la dynamique spatio-temporelle inhérente à ce type d'écosystème tempéré, cette tâche semble très difficile par une approche de

terrain unique et encore une fois l'expérimentation, la modélisation et les outils de télédétection semblent incontournables. Alors que la minéralisation benthique semble non négligeable dans ces milieux, la production d'oxygène associée à des processus de kleptoplastidie réalisée par les genres *Haynesina* à Arcachon et *Elphidium* et *Nonionella* plus généralement (Thierry Jauffrais, non publié) semble peu contribuer aux bilan globaux. D'une part, le genre *Ammonia* semble dominer en densité mais surtout en biomasse dans les environnements côtiers, d'autre part, la production d'oxygène brute est dans beaucoup d'environnements intertidaux d'un ordre de magnitude supérieur à la consommation benthique. Autrement dit, le microphytobenthos peut produire à la lumière et à marée basse beaucoup plus d'oxygène que le sédiment n'en consomme, quelque soit l'éclairement (e.g., Serôdio et al., 1997; Denis et al., 2012; **Delgard et al., 2012**), ce qui n'est pas le cas pour les foraminifères kleptoplastes dont la production d'oxygène est du même ordre de grandeur que la consommation (**Jauffrais et al., 2016; Cesbron et al., in press**). Ceci dit, une telle affirmation exige une base de données bien plus large.

3.4. Articles présentés dans cette section en annexe intermédiaire

- Duros, P., Fontanier, C., Metzger, E., Pusceddu, A., Cesbron, F., de Stigter, H.C., Bianchelli, S., Danovaro, R., Jorissen, F.J., 2011. Live (stained) benthic foraminifera in the Whittard Canyon, Celtic margin (NE Atlantic). *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 58, 128–146.
- Schmidt, S., Howa, H., Diallo, A., Martín, J., Cremer, M., Duros, P., Fontanier, C., Deflandre, B., Metzger, E., Mulder, T., 2014. Recent sediment transport and deposition in the Cap-Ferret Canyon, South-East margin of Bay of Biscay. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*
- Duros, P., Fontanier, C., Metzger, E., Cesbron, F., Deflandre, B., Schmidt, S., Buscail, R., Zaragosi, S., Kerhervé, P., Rigaud, S., Delgard, M.-L., Jorissen, F.J., 2013. Live (stained) benthic foraminifera from the Cap-Ferret Canyon (Bay of Biscay, NE Atlantic): A comparison between the canyon axis and the surrounding areas. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 74, 98–114.
- Pastor, L., Deflandre, B., Viollier, E., Cathalot, C., Metzger, E., Rabouille, C., Escoubeyrou, K., Lloret, E., Pruski, A.M., Vétion, G., Desmalades, M., Buscail, R., Grémare, A., 2011. Influence of the organic matter composition on benthic oxygen demand in the Rhône River prodelta (NW Mediterranean Sea). *Cont. Shelf Res.* 31, 1008–1019.
- Pastor, L., Cathalot, C., Deflandre, B., Viollier, E., Soetaert, K., Meysman, F.J.R., Ulses, C., Metzger, E., Rabouille, C., 2011. Modeling biogeochemical processes in sediments from the Rhône River prodelta area (NW Mediterranean Sea). *Biogeosciences* 8, 1351–1366.
- Goineau, A., Fontanier, C., Jorissen, F., Buscail, R., Kerhervé, P., Cathalot, C., Pruski, A.M., Lantoine, F., Bourgeois, S., Metzger, E., 2012. Temporal variability of live (stained) benthic foraminiferal faunas in a river-dominated shelf—Faunal response to rapid changes of the river influence (Rhône prodelta, NW Mediterranean). *Biogeosciences* 9, 1367–1388.
- Goineau, A., Fontanier, C., Jorissen, F.J., Lansard, B., Buscail, R., Mouret, A., Kerhervé, P., Zaragosi, S., Ernoult, E., Artéro, C., Anschutz, P., Metzger, E., Rabouille, C., 2011. Live (stained) benthic foraminifera from the Rhône prodelta (Gulf of Lion, NW Mediterranean): Environmental controls on a river-dominated shelf. *J. Sea Res.* 65, 58–75.
- Thibault de Chanvalon, A., Mouret, A., Knoery, J., Geslin, E., Péron, O., Metzger, E., 2016b. Manganese, iron and phosphorus cycling in an estuarine mudflat, Loire, France. *J. Sea Res., Recent and past sedimentary, biogeochemical and benthic ecosystem evolution of the Loire Estuary (Western France)* 118, 92–102.
- Thibault de Chanvalon, A., Metzger, E., Mouret, A., Knoery, J., Chiffolleau, J.-F., Brach-Papa, C., 2016a. Particles transformation in estuaries: Fe, Mn and REE signatures through the Loire Estuary. *J. Sea Res., Recent and past sedimentary, biogeochemical and benthic ecosystem evolution of the Loire Estuary (Western France)* 118, 103–112.
- Delgard, M.L., Deflandre, B., Metzger, E., Nuzzio, D., Capo, S., Mouret, A., Anschutz, P., 2012. In situ study of short-term variations of redox species chemistry in intertidal permeable sediments of the Arcachon lagoon. *Hydrobiologia* 1–16.
- Delgard, M.L., Deflandre, B., Bernard, G., Richard, M., Kochoni, E., Charbonnier, C., Cesbron, F., Metzger, E., Grmare, A., Anschutz, P., 2016a. Benthic oxygen exchange over a heterogeneous *Zostera noltei* meadow in a temperate coastal ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 543, 55–71.
- Cesbron, F., Lekieffr, C., Nardelli, M.P., Mabileau, G., Jézéquel, D., Geslin, E., Jauffrais, T., Langlet, D., Jorissen, F., in press. Sequestered chloroplasts in the benthic foraminifer *Haynesina germanica*: cellular organization, oxygen fluxes and potential ecological implications. *J. Foraminifer. Res.*
- Jauffrais, T., Jesus, B., Metzger, E., Mouget, J.-L., Jorissen, F., Geslin, E., 2016. Effect of light on photosynthetic efficiency of sequestered chloroplasts in intertidal benthic foraminifera (*Haynesina germanica* and *Ammonia tepida*). *Biogeosciences* 13, 2715–2726.

Projet de Recherche

Projet de recherche

Les thématiques développées au BIAF, LPG-BIAF depuis 2012, restent d'actualité tant le rôle des foraminifères dans les cycles biogéochimiques océaniques reste mal contraint. Les processus de biominéralisation constituent toujours un domaine d'exploration d'actualité dans la communauté scientifique et la capacité de ces organismes à calcifier dans des conditions environnementales (oxygénation, pH, pCO₂, etc...) extrêmement variables reste à préciser. Le rôle des oxydes métalliques comme accepteur d'électron lors de la minéralisation anaérobie chez les foraminifères n'a pas encore été exploré et cela pourrait expliquer l'écologie de certains organismes à tests agglutinés comme le genre *Eggerella*. L'approche couplée entre mesures de laboratoire et analyses environnementales permettant de quantifier la part imputable aux foraminifères dans le recyclage du carbone reste à généraliser pour replacer ce groupe d'organismes à sa juste place dans le benthos. L'influence du foraminifère dans son environnement proche semble être suffisante pour générer de micro-environnements qui pourraient avoir une importance écologique majeure. Ainsi, certains foraminifères capables de produire de l'oxygène par kleptoplastidie pourraient constituer une source d'oxygène ou de nourriture fraîche pour d'autres organismes de l'écosystème benthique.

1. Transferts continent-océan

Dans ce contexte, mon objectif est de pérenniser certaines actions entamées dans le cadre des projets région Pays de la Loire RS2E-OSUNA et COSELMAR, dans les vasières de la Baie de Bourgneuf et de l'estuaire de la Loire avec deux sites ateliers que sont

Plus centrée autour de ma spécialité, la relation entre Fe, Mn et S dans le compartiment sédimentaire reste une thématique qui se réinvente au gré des développements analytiques concernant la spéciation de ces éléments dans la phase dissoute et dans la phase particulaire. La dynamique de la mobilité de ces éléments joue un rôle majeur dans la mobilité des éléments nutritifs que sont P et N et dans des milieux particulièrement impactés par l'action humaine comme les estuaires ou le littoral. Ainsi, malgré la diminution des intrants phosphatés dans les eaux côtières liée à une réglementation plus contraignante, des efflorescences algales génèrent toujours des problèmes environnementaux lorsque les conditions climatiques et hydrologiques favorisent la remobilisation de phosphore depuis le sédiment. Phosphore qui a été accumulé pendant des décennies d'agriculture intensive.

Le projet de recherche développé dans ce contexte est présenté en deux parties, une première autour de problématiques environnementales associées au fonctionnement d'un écosystème en particulier. La deuxième centrée autour des processus biogéochimiques à micro-échelle fortement associés aux développements méthodologiques récents, en cours ou à venir. Bien entendu, les deux parties ne sont pas exclusives l'une de l'autre, bien au contraire.

la Couplasse et Brillantes respectivement. Ces sites constitueraient d'une part, des observatoires de la biogéochimie des vasières intertidales sous l'influence plus ou moins directe de la Loire et, d'autre part des mésocosmes relativement bien

connus pour l'étude de certains processus biogéochimiques générant la transformation des particules provenant de la Loire amont. L'intégration croissante des équipes ligériennes à travers la structure OSU permet d'envisager l'étude des processus benthiques à toutes les échelles spatiales et temporelles et le rôle des vasières dans la

disponibilité des nutriments et in fine dans le statut trophique de l'estuaire de la Loire qui reste un enjeu scientifique et sociétal majeur malgré la diminution des rejets de nutriments dans un contexte global (et régional) de réchauffement climatique et de pression démographique croissants. L'objectif serait ici de mieux préciser le cycle biogéochimique du fer et du

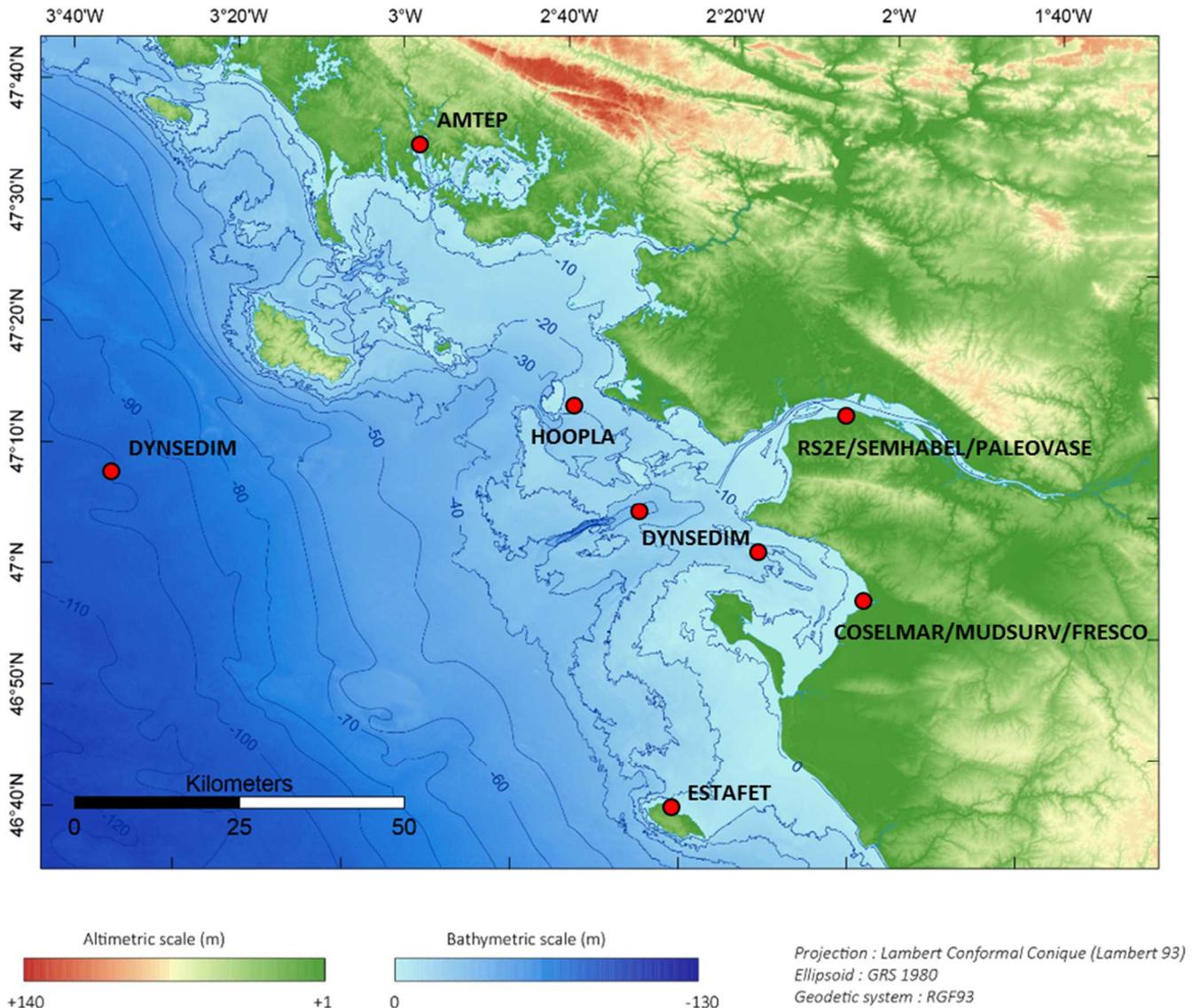


Figure 78 Différentes zones étudiées par le LPG-BIAF depuis 2012. ESTAFET : suivi de marée le long d'un profil de plage sableuse à Kerchalon, Ile d'Yeu (2012-2013). SEMHABEL : cartographie des sédiments superficiels de Nantes à la pointe Saint-Gildas pour la géochimie, la granulométrie et les foraminifères benthiques. RS2E : prélèvement d'eau de surface le long du gradient de salinité de Nantes au Pont d'Yeu à bord de la Thalia et suivi de la vasière des Brillantes (2012-2016). COSELMAR : suivi du sédiment adjacent à un rocher colonisé par des huîtres sauvages avant et après défauinage (2013-2016). PALEOVASE : prélèvement de carottes longues sur les sites RS2E de la vasière des Brillantes (2015). FRESCO : projet stratégie internationale de la Région Pays de la Loire pour la compréhension de l'écologie des foraminifères en milieu côtier. MUDSURV : suivi mensuel de la vasière de la Couplasse en Baie de Bourgneuf (2016-2017). DYNSEDIM : prélèvement de carottes d'interface et carottes longues à bord du Pourquoi Pas ? AMTEP : prélèvement de sédiments dans 4 stations de l'estuaire de l'Auray (2016). HOOPLA : prélèvement de carottes dans les champs à Haploops au large du Croisic (2017).

manganèse pour mieux contraindre les transferts de ces métaux vers le domaine océanique via l'estuaire de la Loire et éventuellement de mieux comprendre la dynamique du phosphore dans ce contexte. Dans cette logique, la proposition du dépôt d'un projet d'ANR dans le défi sociétal 1 « Gestion sobre des ressources et adaptation au changement climatique : vers une compréhension du changement global », avec des collaborateurs scientifiques ayant l'expérience des autres grands estuaires (Seine et Gironde) et des collaborations de la société civile comme le Port autonome de Nantes Saint Nazaire, le GIP Loire Estuaire, l'Agence de l'eau viendraient concrétiser à moyen terme cette recherche. A long terme l'objectif étant de mieux caractériser les transferts entre les côtes françaises et le Golfe de Gascogne. Ces thématiques de recherche ont aussi l'avantage de s'inscrire dans certaines priorités régionales et dans les missions d'observation que s'est fixé l'OSUNA dans son projet HCERES.

Dans ce même contexte de pression anthropique croissante en milieu littoral, les systèmes lagunaires constituent des environnements particulièrement sensibles. En particulier, les lagunes méditerranéennes connaissent des évolutions rapides dans la dynamique hydrologique de leurs masses d'eau qui influence la dynamique des efflorescences algales et en particulier les algues toxiques depuis une quinzaine d'années (Collos et al., 2009; Gowen et al., 2015). Ainsi des sites plus ou moins impactés comme les étangs de Thau et de Berre restent des ateliers dont l'hydrologie est relativement bien contrainte par des structures d'observation animées par l'IFREMER et le GIPREB. Enfin, les zones tropicales qui représentent des enjeux dans l'évolution de la biodiversité constituent aussi des environnements où l'intensité des processus biogéochimiques qui contrôlent le devenir des métaux et donc des nutriments et contaminants

associés fait de ces milieux d'intéressants mésocosmes. La comparaison entre environnements de contextes climatiques différents permet aussi de tendre vers une compréhension plus globale des processus et donc une meilleure description des cycles géochimiques.

1.1. Zone d'influence de l'estuaire de la Loire

1.1.1. Projets en cours ou non encore valorisés

La Figure 78 représente différents points où zones d'échantillonnage dans la zone d'influence de l'estuaire de la Loire réalisés par le LPG-BIAF depuis 2012. Pendant presque une dizaine d'années, cette aire géographique avait été peu investie par le laboratoire dont les activités scientifiques se concentraient sur le domaine marin ouvert. La création de l'Observatoire des Sciences de l'Univers Nantes Atlantique en 2010 et la fusion des laboratoires de Sciences de la Terre de Nantes et Angers en 2012 a quelque peu changé la donne. Cela a permis l'augmentation des échanges entre équipes ligériennes autour des questions environnementales dans le milieu côtier. Cela coïncide aussi avec l'intérêt grandissant pour les foraminifères de la part des agences de l'eau régionales dans le cadre de la directive cadre eau (DCE). Enfin, la participation très active de la Région Pays de la Loire pour le financement de la recherche scientifique n'est pas étrangère à un recentrage autour des questions environnementales en milieu côtier subissant de multiples pressions anthropiques. Pour preuve, les projets RS2E-OSUNA, SEMHABEL, COSELMAR, FRESCO, POLLUSOL et HOOPLA sont financés par la région. Cependant, nous avons aussi bénéficié de forts soutiens de la part du CNRS à travers l'obtention de nombreux projets EC2CO ou LEFE-CYBER comme N-FORLAB, ESTAFET, FORCHLO,

BHYPOLAB, AMTEP, MANGA-2D. Certains de ces projets sont en cours ou sont récemment finis. Ils n'ont pas encore pu être valorisés par des publications scientifiques.

a) HOOPLA

Parmi tous ces projets, le projet HOOPLA est exemplaire à plusieurs titres. Il s'agit d'un projet qui répondait à l'appel à projets lancé par le RFI-WEAMEC (WEst Atlantic Marine Energy Center) dont l'objectif est de fédérer l'écosystème des Energies Marines renouvelables des Pays de la Loire dans les domaines de la Recherche, de l'Innovation et de la Formation, dans la région Pays de la Loire et au-delà. Dans le cadre de ce projet, l'École Centrale de Nantes possède une concession maritime pour installer au large du Croisic des prototypes d'unités de production d'énergie renouvelables. Leur première action a été d'installer un câble électrique reliant un Hub, sur lequel ces prototypes seront connectés, et un transformateur à terre. Ce câble d'une trentaine de kilomètres passe par de nombreux faciès sédimentaires de la vase fine à des sables-graviers. A moins d'une dizaine de kilomètres de la côte, le câble passe par une zone de sédiment fin colonisée par des *Haploops*. Il s'agit d'amphipodes suspensivores de 5 mm qui vivent dans des tubes qu'ils fabriquent au long de leur vie



Figure 79 colonie de *Haploops* avec leurs tubes en polysaccharides de 3 cm de haut au large du Croisic. Crédit photo : Agnès Baltzer.

qu'ils n'abandonnent qu'une fois pour se reproduire (Figure 79).

L'appel à projets a été publié en 2015. Il prévoyait un volet environnemental sur lequel nous nous sommes positionnés. En effet, comme mentionné, les travaux réalisés dans le cadre de la DCE par Frans Jorissen et Christine Barras pour développer l'outil foraminifère benthique comme bio-indicateur de la qualité du milieu trouvaient ici un cadre intéressant de développement puisque ce type de milieu n'avait pas été examiné jusqu'alors. C'est à la sortie d'une réunion de l'OSUNA, qu'Agnès Baltzer, professeure au LETG de Nantes a proposé à Frans Jorissen, Joël Knoery (IFREMER-Nantes) et moi-même de déposer un projet. Agnès Baltzer avait déjà travaillé sur ce type d'environnement en Baie de Concarneau et sur la relation entre l'existence de ces colonies et la présence de pockmarks, éruptions gazeuses associées à la production de méthane en profondeur dans des sédiments riches en matière organique, assez fréquents en milieux estuariens. Le projet HOOPLA (Nouvelles approches méthodologiques pour l'étude de l'impact des ouvrages éoliens en mer sur les habitats benthiques en environnement côtier : cas d'étude d'un champ à Haploops), que je porte, a agrégé également Aurélia Mouret, Maria-Pia Nardelli et Christine Barras du LPG-BIAF et Jean-Marc Rousset et Marine Reynaud de l'École Centrale de Nantes.

Les objectifs de ce projet sont :

- Valider la relation pockmarks/champ à Haploops à partir de données géophysiques ;
- Comprendre cette relation en couplant les données géophysiques à des données géochimiques ;
- Décrire les faunes de foraminifères associés ;

- Etablir une approche de monitoring pour ce type d'environnement.

Dans le cadre de ce projet, nous avons recruté un doctorant, Jean-Baptiste Champilou, qui a commencé sa thèse en décembre 2016.

Les premiers résultats basés sur la campagne POPCORE (mai 2016) et sur des campagnes réalisées à Concarneau semblent confirmer la relation Haploops/Pockmarks. Des résultats préliminaires sur les faunes de foraminifères semblent indiquer une prédominance de l'espèce *Eggerella scabra* suggérant un assemblage particulier de foraminifères benthiques dans ce type d'environnement. L'hypothèse forte que nous faisons dans ce projet est que la relation pockmarks/haploops n'est pas seulement liée à l'occurrence d'éruptions qui génèrent des particules en suspension venant nourrir les *Haploops* mais qu'il y a aussi une relation biogéochimique qui devrait être liée à l'oxydation du méthane par des oxydes de fer permettant la remobilisation de phosphate venant, à son tour, favoriser la production primaire de biomasse.

Ainsi, le projet Hoopla est le fruit de la structuration de la recherche en Sciences de l'Univers impulsée par l'OSUNA et encouragée par la région Pays de la Loire. Ceci souligne en négatif, la difficulté de bénéficier de grands programmes nationaux et européens et le rôle croissant des financements régionaux dont la sanctuarisation ne peut pas être garantie.

b) MUDSURV

Ce projet comme son nom l'indique vise le suivi de la biogéochimie d'une vasière intertidale sur le long terme. L'objectif est d'établir la première série temporelle pluriannuelle d'observation du microphytobenthos et de la géochimie, de la méiofaune et de la macrofaune associée dans la

vasière intertidale de la Couplasse en Baie de Bourgneuf. A l'origine de ce projet, Bruno Jesus (MMS Nantes) est spécialiste de la kleptoplastie chez les organismes marins. Notre collaboration a démarré autour de ces questions chez les foraminifères et continue sur la dynamique des biofilms de diatomées. L'originalité de ce projet réside dans les différentes échelles abordées/microéchelle pour l'oxygène et les faunes benthiques à large échelle pour les survols avec caméra hyperspectrale et pour les suivis satellitaires. Ce projet bénéficie de deux ans de financement de la part de l'OSUNA et a pour objectif la pérennisation des observations grâce à une labellisation nationale notamment. Le financement au-delà de fin 2017 sera en partie assuré par le projet européen BIOTIDE dont Bruno Jesus est co-PI.

Ce type d'observation mensuel permettra de bien appréhender la variabilité saisonnière et nous l'espérons interannuelle et peut-être d'établir les forçages principaux à cette variabilité. Nous avons travaillé aussi lors de 4 sorties de terrain à des observations continues à marée basse afin de documenter les processus de migration du microphytobenthos et leur influence sur les flux d'oxygène. Ce travail constituera une base de données intéressante pour l'élaboration du projet présenté dans la section 1.1.2..

c) POLLUSOL

Le projet POLLUSOL-OSUNA (Pollution diffuse de la terre à la mer) est financé par la Région Pays de la Loire et porté par Thierry Lebeau (LPG-Nantes). L'objectif de ce projet est d'identifier les enjeux scientifiques et sociétaux majeurs autour des pollutions diffuses. En Pays de la Loire, l'importance de la viticulture semble produire la dispersion de

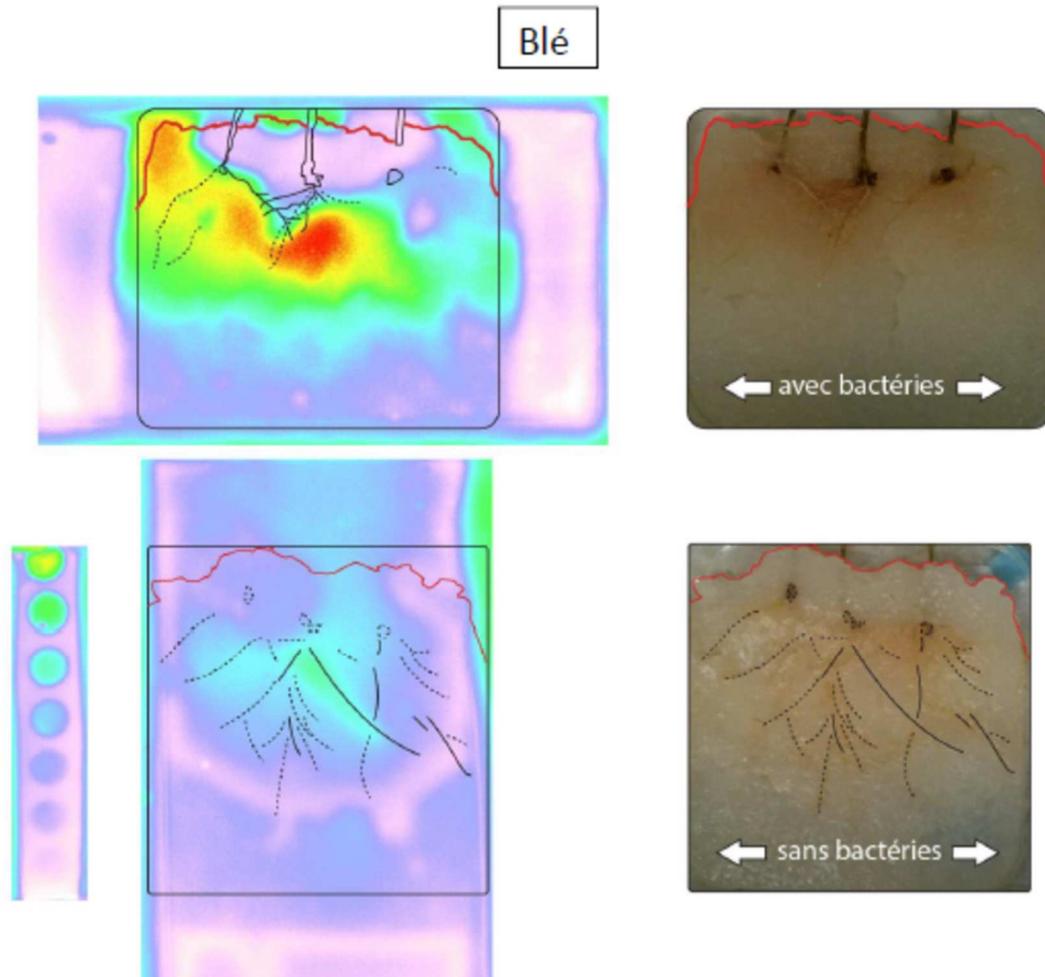


Figure 80 distribution spatiale de sidérophores pour de jeunes plants de blés cultivés au laboratoire dans de l'agarose. En haut, gel inoculé avec des bactéries productrices de sidérophore. En bas, gels non inoculés avec des racines ayant produit des phytosidérophores autour de leurs racines (Le Houedec et al., in prep.)

cuivre dans l'environnement. L'IFREMER, à travers ses réseaux de suivi, a constaté une augmentation depuis plusieurs années de la teneur en cuivre dans des bivalves prélevés sur le littoral attestant d'une augmentation de la pollution diffuse de ce métal. Ainsi, un des projets envisagés est l'étude de l'isotopie du cuivre afin de tracer les sources de cuivre de manière à ne pas imputer sans preuves scientifiques la responsabilité d'une pollution à un acteur économique en particulier.

La région Pays de la Loire et plus largement son bassin versant ont un passé minier qui comprend l'extraction d'uranium (44 mines d'uranium ont existé en Pays de la Loire). Dans le cadre de ses activités, le laboratoire SUBATECH à Nantes étudie

le devenir des radioéléments dans l'environnement. Dans le cadre du projet RS2E nous avons commencé à collaborer sur les datations au ^{210}Pb des sédiments de la vasière des Brillantes dans l'estuaire de la Loire. L'équipe de SUBATECH a publié une étude sur le devenir du tritium rejeté par les centrales nucléaires présentes le long de la Loire en montrant une source en amont de Nantes avec un comportement conservatif du tritium au cours de sa descente à travers l'estuaire (Péron et al., 2016). Dans ce contexte, Catherine Landesman, a commencé à s'intéresser aux techniques DGT pour étudier le devenir du thorium et de l'uranium. Elle m'a naturellement sollicité pour développer ces techniques et les appliquer dans les eaux de la Loire

et les sédiments de la vasière des Brillantes. Cette collaboration s'est faite au travers d'un stage de M1 qui s'est poursuivi en M2. Cette collaboration est basée sur la comparaison entre la concentration de l'élément dissous mesurée directement par ICP-MS dans la colonne d'eau ou après échantillonnage avec un DET dans les eaux interstitielles et la concentration calculée sur le DGT après concentration de l'élément grâce à la résine fixatrice présente dans le gel. Le ratio C_{DGT}/C_{DET} permet de déterminer dans la colonne d'eau le ratio entre élément labile et élément fortement complexé alors que dans les eaux interstitielles elle permet de définir la réactivité de la phase minérale qui porte l'élément analysée (**Metzger et al., 2007a**). Les résultats toujours en cours d'acquisition montrent à travers la comparaison entre données DET et DGT que l'uranium est associé à des phases facilement remobilisables alors que manganèse et fer sont moins facilement remobilisés notamment lorsqu'ils sont associés à des sulfures produits en profondeur par sulfato-réduction. Nous avons pu montrer aussi que la spéciation de l'uranium changeait en fonction de la salinité et que le thorium avait un comportement conservatif dans les eaux de surface et probablement dans le sédiment.

Une autre problématique associée à la diffusion d'un contaminant minéral est liée au bruit de fond géochimique important en plomb dans le massif armoricain et en particulier autour de la faille causée par le cisaillement armoricain à Nantes. Ainsi des jardins ouvriers ont été considérés comme impropres à la culture maraîchère. Dans ce cadre, Thierry Lebeau et collaborateurs étudient les processus de phytoextraction et bioaugmentation permettant la dépollution de sols contaminés. La bioaugmentation consiste à inoculer le sol de bactéries capables de produire des sidérophores qui complexent les métaux immobilisés dans les phases

minérales du sol facilitant ainsi le transfert sol-plante. Cela permet la dépollution sans remplacement des horizons de sol contaminés. De cette problématique est née l'idée de développer des sondes DET-2D pour la cartographie des sidérophores naturellement présents dans le milieu ou produits par des bactéries après inoculation. Comme mentionné section 3.3.1. les sidérophores peuvent être produits par certaines graminées (par exemple, le blé), au niveau de leurs racines ou par des bactéries qui associés aux racines de certaines plantes établissent une relation symbiotique avec ces plantes. Le recrutement d'un post-doctorant (Aubin Thibault de Chanvalon puis Sandrine Le Houedec) a permis de développer une sonde capable de vérifier visuellement l'association entre sidérophores et réseau racinaire pour un plant de blé (Figure 80). Les perspectives à court terme de ce travail sont le test sur des sols cultivés (blé et tournesol) puis sur des herbiers de zostères dans les vasières de Bourgneuf. Le déploiement de ces sondes avec des sondes Fe/P permettra de mieux comprendre les mécanismes de remobilisation du fer et du phosphore autour des réseaux racinaires.

1.1.2. **Projet de projet ANR LEPIROMAN : Loire estuary phosphorus, iron and manganese cycling**

a) **WP 1 : cycles hydrosédimentaires**

Dans le cadre du projet RS2E, nous avons mis en évidence l'importance des dépôts ponctuels massifs sur le contrôle des flux à l'interface sédiment-eau/air. Il apparaît indispensable de mieux contraindre les dépôts sédimentaires nets à travers l'étude des radionucléides comme ^{210}Pb et ^{137}Cs dont les périodes de demi-vie permettent d'appréhender l'échelle du siècle et ^7Be qui permet de couvrir l'échelle saisonnière. Des travaux sur des carottes longues de la vasière des Brillantes ont montré les

limites de l'utilisation de ^{14}C (thèse Matthieu Durand, 2017), avec des inversions d'âges induites par la nécessité du matériel végétal terrestre comme source de carbone. Les approches isotopiques ne permettent de réaliser que des bilans nets de taux de déposition mais ont l'avantage de permettre la quantification des processus de biomixing (Cochran and Aller, 1979). En complément de ce type d'approche, les méthodes sédimentologiques de mesure directe des dépôts à travers l'utilisation d'altimètres ou de repères fixes permettrait de mieux contraindre, dans une vasière comme celle des Brillantes (Figure 81) la dynamique d'engraissement ou d'érosion de ces systèmes et servir comme contraintes aux bilans de masse des métaux et matière organique transitant dans la vasière (Deloffre et al., 2005).

Les approches à plus grande échelle comme l'approche lidar pour les zones émergées et les petits fonds (avec la limitation de la pénétration des faisceaux lasers dans des eaux turbides) et la sismique bathymétrique ou CHIRP permettraient de contraindre la dynamique de déplacement des bancs de sable mais aussi de l'ensemble des vasières



Figure 81 Vue du pôle pétrochimique de Donges depuis la vasière des Brillantes à Corcept (marée haute, coefficient de ~ 120)

influencées par la Loire (dans l'estuaire mais aussi dans le littoral adjacent). Une nouvelle campagne de type Halioloire (RS2E-SEMABEL) permettrait de

comparer les données de bathymétrie avec celles obtenues en septembre 2012. De même, le survol au lidar de la zone permettrait une comparaison de la topographie de la zone intertidale et supratidale permettant une réelle continuité entre les domaines aquatiques et terrestre.

b) WP 2 : cycles biogéochimiques

Dans le cadre de la thèse d'Aubin Thibault de Chanvalon, nous avons réalisé une première tentative de description du cycle du fer pour l'estuaire de la Loire. Bien entendu, cette construction qui servait surtout de base intellectuelle pour définir certaines problématiques dans le cadre d'une thèse de doctorat, manquait de représentativité spatiale et temporelle. Alors que la représentativité des prélèvements réalisés dans le cadre des différentes missions CAMELIA permettait de relativement bien décrire la dynamique des particules en suspension et des eaux de surface à travers l'estuaire de la Loire, cette dynamique était aussi bien décrite pour le compartiment sédimentaire seulement pour 2 points de la vasière des Brillantes, certes la plus vaste de l'estuaire de la Loire.

Une des questions qui reste ouverte dont l'intérêt sociétal est aussi fort que l'intérêt scientifique est l'impact des opérations de dragage dans le chenal de navigation entre le terminal pétrochimique de Donges et l'embouchure de l'estuaire. Il est intéressant de noter ici que beaucoup de contacts et certaines collaborations ont déjà pu être entreprises avec le port autonome de Nantes-Saint-Nazaire indiquant une réelle volonté de comprendre, par les responsables, du rôle du port dans son paysage social, économique mais aussi environnemental. Malgré les efforts du port, à ce jour il est difficile par exemple d'établir l'impact du dragage sur l'occurrence d'événements hypoxiques dans

l'estuaire. Nous pensons que la représentativité des tentatives d'échantillonnage de l'eau et des particules en suspension reste problématique et proposerions une approche basée sur des bilans de masse qui passerait par une meilleure caractérisation des stocks et de la réactivité des sédiments superficiels et notamment leur pouvoir réducteur.

Ce même type d'approche, par la réalisation de carottes sédimentaires le long d'un transect kilométrique d'amont en aval permettrait de caractériser dans le temps les flux entrants et sortants de métaux et nutriments associés, en bénéficiant de modèles d'âge basés sur les travaux du work-package 1. Il est intéressant de noter ici que l'équipe de géochimistes de l'université de Tours a beaucoup travaillé sur la caractérisation minéralogique et chimique des sédiments en amont de l'estuaire de la Loire à Mont Jean sur Loire et dans le bassin versant amont (Dhivert et al., 2016). Cette équipe, menée par Cécile Grosbois pourrait constituer un partenaire privilégié dans ce projet auquel on pourrait ajouter Alexandra Coynel (EPOC-Bordeaux) qui a déjà travaillé avec Tours et Angers dans un passé très récent sur le devenir des métaux dans la Loire et son estuaire. Cette action pourrait bénéficier de prélèvements de carottes longues (5 m) déjà réalisées dans le cadre de Paléovase et DYNSEDIM, campagnes autofinancées en grande partie pour l'instant (projets incitatifs OSUNA et LPG) et qui bénéficieraient d'un cadre financier pour leur meilleure valorisation (Figure 78).

Une autre question restant à préciser tourne autour du découplage entre fer et manganèse. Les travaux réalisés sur les particules en suspension de la Loire (**Thibault de Chanvalon et al., 2016a**), dans les sédiments de la vasière des brillantes dans l'estuaire (**Thibault de Chanvalon et al., 2016b**), et dans la vasière de la Couplasse sur le littoral (travaux non

publiés, projets MUDSURV et COSELMAR) montrent des dynamiques assez différentes entre ces deux éléments. Par exemple, alors que le terme source semble bien défini pour le fer dans les particules entrant l'estuaire, la variabilité saisonnière pour le manganèse empêche sa définition. Un autre exemple est le retard temporel de la remobilisation du fer par rapport à celle du manganèse après un épisode de dépôt dans la vasière des Brillantes. Enfin, les niveaux records enregistrés dans les eaux interstitielles de la Couplasse pour le manganèse qui approchent la millimole par litre nous interpellent. Notre hypothèse est que la réactivité différentielle entre les oxydes de fer et de manganèse ainsi que l'affinité relative de ces métaux vis-à-vis des carbonates et des sulfures génèrent un fractionnement élémentaire entre l'amont de l'estuaire et l'environnement de dépôt final, soit dans les vasières littorales (Bourgneuf et Aiguillon, par exemple) soit dans la grande vasière du plateau continental. L'avancement du projet MUDSURV qui consiste en un suivi mensuel de la biogéochimie de la vasière de la Couplasse à Bourgneuf et l'avancement des travaux sur les carottes prélevées dans le cadre de la campagne DYNSEDIM apporteront sûrement les éléments qui pourront valider cette hypothèse et préciser mieux les cycles de ces deux éléments.

Nous avons vu que la bonne compréhension du cycle du fer dans l'estuaire passait par des méthodes de haute résolution spatiales et notamment les techniques de DET-2D, ces techniques n'existaient pas pour le manganèse lors des travaux du projet RS2E-OSUNA et de la thèse de Thibault de Chanvalon. Ainsi, un des objectifs du projet a été d'appliquer les techniques colorimétriques développées récemment pour l'analyse du manganèse dissous par des collègues nord-américains (Madison et al., 2011; Soto-Neira et al.,

2011). Cette méthode est disponible maintenant (Mouret et al., in prep) et pourra être mise en œuvre pour quantifier l'impact de la bioirrigation dans les processus de transfert à l'interface eau sédiment.

La grande hétérogénéité latérale à l'échelle centimétrique rend difficile l'étude de la dynamique tidale des processus biogéochimiques contrôlant la mobilité des métaux et des nutriments. Dans le cadre du projet RS2E, nous n'avons pas pu discriminer la variable temporelle de la variable spatiale sur la base de déploiement de sondes DET-2D pour le fer et le phosphore (manuscrit de thèse, A. Thibault de Chanvalon). A l'image des travaux réalisés sur la plage de Cassy (**Delgard et al., 2012**), l'approche de suivi temporel en point statique avec des électrodes permettant la mesure in situ semble la méthode à privilégier. D'autant que celle-ci permet de documenter à la fois la période d'immersion et la période d'émersion. La voltammétrie offre aussi l'avantage de la multi-élémentarité et de la spéciation chimique (**Luther III et al., 2008**), en particulier pour la chimie du fer. En effet, nous avons fait l'hypothèse que l'essentiel du recyclage du fer du sédiment vers la colonne d'eau se fait grâce à l'activité de la macrofaune par bioirrigation et que le fer peut s'échapper sous forme de nanoparticules ou de complexes organométalliques (**Thibault de Chanvalon et al., 2017**). Cette technique permettrait d'apporter des arguments pour préciser ces hypothèses.

Ce type de déploiement permettrait aussi de déterminer si la pompe tidale est efficace dans ce type d'environnement jouant ainsi sur la dynamique des eaux interstitielles ou au contraire si la faible perméabilité des couches superficielles de la vase génère un découplage important entre les couches sableuses profondes (paléochenaux, Durand et al. in prep) et les eaux de surface. Des collaborations

entamées récemment avec IFFSTAR Nantes visent à évaluer la pertinence des techniques de géophysique de subsurface pour ce type d'environnement très poreux mais très peu perméable (projet OSUNA-GEOVA). Les techniques géoélectriques ont déjà été appliquées avec succès dans des plages sableuses pour étudier la dynamique du coin salé dans les estuaires sous-terrains dans le cadre du projet ESTAFET par les collègues de I2M à Bordeaux (Buquet et al., 2016), mais dans le cadre de GEOVA l'approche géoélectrique est couplée à une approche sismique permettant théoriquement de réaliser une bonne caractérisation de la géométrie des différentes couches sédimentaires et de la roche encaissante..

c) WP 3 : archivage/paléoenvironnement

Les métaux traces sont de bons proxies des apports détritiques et aussi d'origine anthropogénique. Leur variabilité historique pouvant être reconstitué à travers l'étude de carottes sédimentaires permettrait éventuellement de discriminer la variabilité climatique au cours des derniers siècles de l'influence croissante des activités humaines de la Loire et son bassin versant. Ce travail couplé aux travaux sur les faunes fossiles de foraminifères et sur la palynologie permettrait la réalisation d'une étude multiproxies nécessaires dans ce type d'environnement extrêmement dynamique à différentes échelles spatiales et temporelles et aux forçages multiples (processus d'érosion, régression/transgression, chenalisation, agriculture, etc...). Le consortium existe déjà à travers différents projets comme SEMHABEL, RS2E-OSUNA et l'action du GIP Loire Estuaire et de la Zone Atelier Loire avec les équipes d'EPOC, LPG, GEHCO, M2C, IFREMER Brest et Nantes. Le matériel existe déjà sous la forme de carottes longues (Paléovase, Dynsedim) ou est en cours d'acquisition (Hoopla-Weamec).

d) WP 4 : Upscaling et modélisation

L'objectif vers lequel tend ce projet et la recherche en milieu côtier est l'élaboration d'un modèle biogéochimique capable de décrire et prédire dans l'espace et dans le temps la composition chimique des eaux de surface et des eaux interstitielles ainsi que la dynamique du microphytobenthos et du microphytoplancton. Cela passe par l'observation à l'échelle de l'estuaire et du littoral adjacent qui peut être accomplie grâce aux images satellites ou aéroportées. L'expérience du LPG dans ce domaine est mondialement reconnue comme l'atteste la présence du laboratoire dans de nombreux projets d'exploration de différents corps planétaires du système solaire en collaboration avec le CNES, l'ESA ou la NASA, et des travaux terrestres dans des environnements aussi divers que les reliefs montagneux, les environnements urbains ou littoraux (cf HCERES 2016). Les collaborations entre le LPG et MMS autour de la dynamique du microphytobenthos sont bien établies et ont permis le développement de proxys de biomasse algale à partir de l'analyse spectrale de différents types de biofilms (euglènes, diatomées) permettant l'établissement de cartes comme sur la Figure 82 (Kazemipour et al., 2011, 2012). Les travaux conjoints de MMS et LPG sont sur le point de permettre l'établissement de cartes de la production primaire, ce type de donnée pourrait être validée par des données d'oxygène ou de dioxyde de carbone réalisées in situ que nous sommes en mesure de collecter grâce aux microélectrodes d'oxygène. Ainsi, en octobre 2016, nous avons pu simultanément survoler la baie de Bourgneuf, faire des prélèvements in situ du microphytobenthos, mesurer leur signature spectrale au sol et réaliser des profils d'oxygène. Ce type d'approche combinée peut être répété dans différentes vasières et à différents moments de l'année. Cependant, les

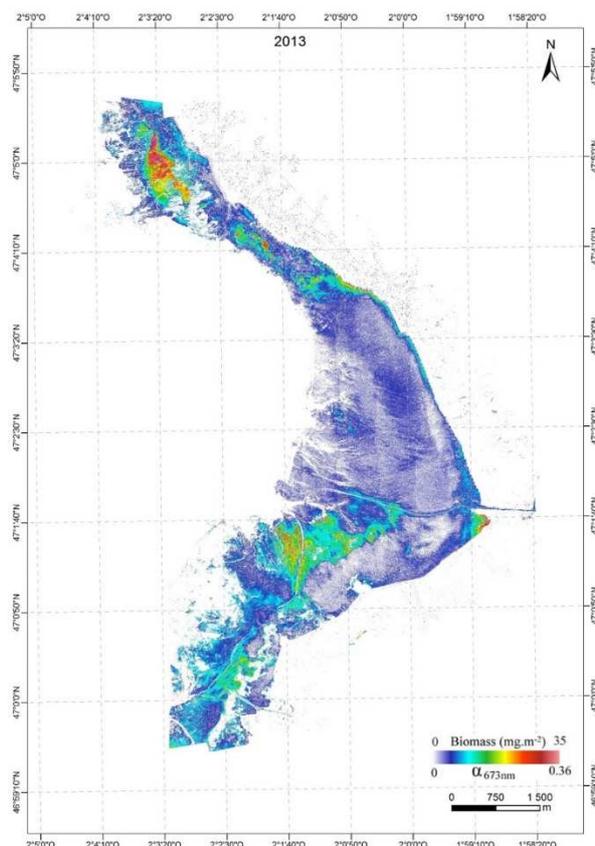


Figure 82 cartographie de la biomasse (chl-a) réalisée à partir du survol de la Baie de Bourgneuf avec une caméra hyperspectrale embarquée (OSUNA)

efforts humains et analytiques sont très importants et l'échelle spatiale et temporelle au-dessus vise à étudier des images satellitaires malgré leur résolution spectrale bien inférieure. Ce type d'approche multi-échelle et multi-proxy est en cours dans le cadre du projet MUDSURV et les retours d'expérience permettront de bien cibler les paramètres à étudier et la fréquence spatiale et temporelle des travaux aux sol, dans l'avion et par satellite.

Les travaux du work-package 2 visent donc à mieux établir la relation entre dynamique sédimentaire, dynamique des nutriments et par conséquent, dynamique de différents compartiments de la faune comme le microphytobenthos, la méiofaune et la macrofaune permettant à partir des cartes de production primaire d'établir des cartes d'intensité pour les processus associés comme la remobilisation des sels nutritifs.

Cette objectif ambitieux ne pourra pas être accompli sans l'élaboration d'un modèle couplant la dynamique hydrosédimentaire et la biogéochimie. L'expérience de l'IFREMER dans ce domaine sera essentiel.

En conclusion, l'année universitaire 2017/2018 permettra d'établir un consortium de chercheurs et instituts et d'adapter le projet aux problématiques propres à chaque partenaire pour une soumission en 2018. L'estuaire de la Loire étant le moins étudié parmi les 3 grands estuaires, l'idée ici serait que les différents work-packages soient coordonnés chacun par un partenaire issu d'un grand estuaire et qu'au sein de chaque work-package participent aux différentes actions des partenaires des 3 estuaires.

1.2. Milieux lagunaires et mangroves

1.2.1. Thau

Dans un contexte de réchauffement climatique et d'oligotrophisation de la lagune, des changements écologiques importants dans les communautés phytoplanctoniques s'est opéré. Ainsi, les blooms d'algues toxiques du genre *Alexandrium* sont devenus saisonniers (Collos et al., 2009) créant un nouveau défi environnemental dans une lagune où la conchyliculture représente une activité économique essentielle. Bien que l'oligotrophisation de la lagune soit une réalité, les épisodes d'anoxie fréquents dans le passé (Souchu et al., 1998) n'ont pas cessé avec des mortalités d'huîtres en 2003 et 2005 par exemple. Les travaux réalisés dans le cadre du projet MICROBENT auquel j'ai participé en tant que doctorant a montré que les importants stocks de phosphore sédimentaire pouvaient, lors de la compartimentation de la colonne d'eau de la lagune, générer une augmentation de la production primaire et donc un feedback positif sur la désoxygénation des eaux de fond jusqu'à l'anoxie complète

(Mesnage et al., 2007; Metzger et al., 2007b). La première difficulté rencontrée lors du projet MICROBENT résidait dans les difficultés logistiques pour suivre un épisode d'anoxie depuis ses premiers stades jusqu'à sa fin. Les outils de télédétection et les sondes in situ ont gagné en précision et en autonomie et permettraient de contextualiser dans le temps et dans l'espace les processus biogéochimiques étudiés jusque-là de manière ponctuelle. Il faut noter qu'à l'époque de MICROBENT le réseau de surveillance (RNO-IFREMER) consistait en un prélèvement tous les 15 jours ou toutes les semaines. D'autre part, les outils d'analyse chimique du sédiment à haute résolution se sont enrichis et certains processus assez peu examinés jusqu'alors concernant le cycle de l'azote pourraient être envisagés grâce aux sondes nitrite/nitrate et ammonium en 2 dimensions développées au laboratoire. La dynamique du phosphore pourrait aussi bénéficier de ces progrès techniques. Ceci permettrait d'éclaircir notamment le décalage entre la zone de remobilisation de fer et celle des sulfures dans la zone centrale de la lagune (station C4, Metzger et al., 2007) qui suggérait des processus secondaires immobilisant à la fois le fer et les sulfures sur une épaisseur d'au moins 15 centimètres. Dans ce contexte, l'étude de la faune des foraminifères pourrait être intéressante. On a dans le sédiment de Thau plusieurs interfaces redox constituant potentiellement autant de microhabitats et les changements d'usages dans le bassin depuis la révolution industrielle couvrent moins d'un mètre de sédiment où les processus taphonomiques (préservation du signal dans les assemblages fossiles) pourraient être intéressants à étudier.

1.2.2. Berre

Pendant 2 ans, j'ai été invité à participer au projet BERTOX (EC2CO, 2010-2012), porté par Olivier

Radakovitch (CEREGE). J'ai travaillé avec Bruno Deflandre (EPOC) sur la description des processus diagénétiques dans différents sites plus ou moins impactés par les nombreuses activités industrielles de l'étang de Berre (pétrochimie, activités aéroportuaires, ...). Malheureusement, nous n'avons pas pu valoriser ces données et cela reste un projet qui devrait devenir plus vivace grâce au récent recrutement de Sylvain Rigaud (ancien doctorant du CEREGE ayant travaillé sur les contaminants métalliques de l'Etang de Berre) à l'Université de Nîmes qui a l'intention de déposer un projet ANR jeunes chercheurs sur cet environnement. La Figure 83 est un exemple de données non valorisée. On peut observer la faible remobilisation de fer, phosphore et sulfures dans un herbier en cours de recolonisation sur un substrat sableux de l'étang de Berre en saison hivernale. La dynamique de cet herbier pourrait être un bon indicateur de l'évolution de la qualité du milieu. Un autre trait intéressant dans l'étang de Berre est la présence d'une zone avec un fond anoxique en permanence permettant l'étude de l'influence de l'oxygénation sur les flux à

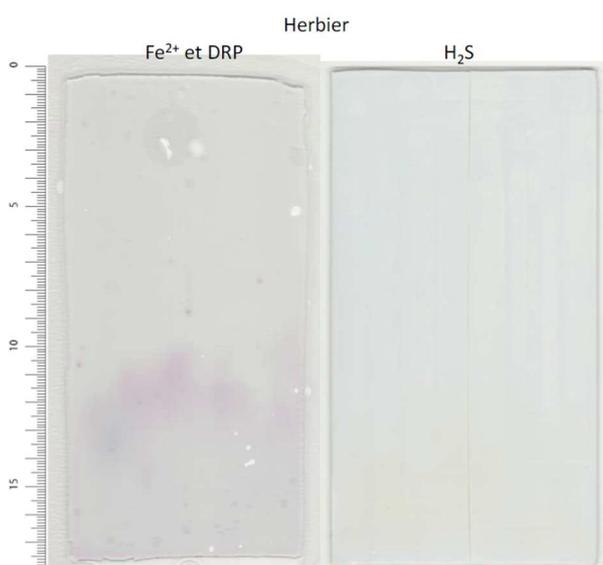


Figure 83 DET 2D déployé dans un herbier de zostères sur substrat sableux en février 2012. A gauche : distribution du fer (rose) et du phosphore (bleu) dissous. A droite : distribution de H₂S (brun), thèse F. Cesbron (2015).

l'interface eau sédiment des métaux, nutriments et contaminants organiques et minéraux associés à l'industrie pétrochimique.

1.2.3. Gradient Latitudinal et gradient d'impact anthropique dans les mangroves brésiliennes

Les mangroves sont des puits de carbone très importants dans les bilans globaux et le lieu d'une biodiversité très importante. Elles sont aussi le siège de transfert de matière solide et dissoute entre continents et océans avec un rôle de filtre important pour certains contaminants minéraux et organiques. De plus, les services écosystémiques et économiques rendus par les mangroves ne sont plus à démontrer.

Des liens tissés depuis très longtemps entre laboratoires français et brésiliens ont généré de nombreux projets dont certains m'ont permis de connaître le Brésil par le prisme scientifique dans le cadre de ma thèse initialement.

Des considérations personnelles et familiales m'ont incité à renouer avec ces liens scientifiques et depuis quelques années, les échanges avec les géochimistes de l'Université Fédérale Fluminense se sont concrétisés par la publication d'un article sur le recyclage des nutriments inorganiques dans des mangroves diversement anthropisées (Matos et al., 2016) et par le dépôt d'un projet CAPES-COFECUB porté par Gwen April (BOREA-MNHN) et Wilson Machado (Geoquímica-UFF) autour des problématiques associées au recyclage du carbone dans les mangroves avec une meilleure représentativité spatiale et temporelle que proposé dans Matos et al. (2016) et aussi une description plus détaillée de la qualité de la matière organique (isotopie, traceurs lipidiques) et des flux sédiment-eau-air (CO₂, O₂).

Ceci me donne l'occasion de valoriser des données acquises pendant ma thèse et jamais publiées avec

une mise à jour possible de certains processus et flux. En effet, mes travaux de thèse ont été menés dans un contexte d'impact d'une friche industrielle aujourd'hui disparue. Il s'agira aussi de déployer des développements méthodologiques plus récents sur des objets déjà étudiés avec les outils de l'époque (2000-2005). Cela autour de la problématique de la remobilisation des métaux et du soufre dans un système très actif vis-à-vis des processus de

diagenèse précoce. Lors de mon doctorat, nous avons vu à quel point l'intense sulfato-réduction était un processus efficace pour piéger les métaux et comment les cycles tidaux et la bioturbation pouvaient remobiliser une partie de ces éléments piégés sans qu'à l'époque des bilans de recyclage/archivage puissent être tentés.

2. Micro-environnements

Comme évoqué dans la partie 1 des « thèmes de recherche », lors du dépôt du projet IZOFLUX, nous avons, Emmanuelle Geslin et moi-même, défini comme objectif méthodologique rêvé une super sonde capable de caractériser en 2 dimensions et à la résolution sub-millimétrique la géochimie des éléments majeurs de la diagénèse dans la phase dissoute, la phase particulaire et la distribution des foraminifères vivants. Aujourd'hui, nous sommes sur le point d'atteindre cet objectif qui semblait très lointain. Mais il reste un peu de travail, notamment sur la caractérisation du solide. Donc un premier objectif à court terme est de finaliser la valorisation des différentes améliorations techniques sous forme d'articles méthodologiques avec dans l'ordre d'avancement, la sonde 2D ammonium, la sonde 2D manganèse, la sonde 2D sidérophores, la sonde 2D foraminifères vivants.

Bien entendu, ces développements techniques ne peuvent pas constituer un objectif en soi, nous évoquerons ici les différentes problématiques que ces techniques aideront à étudier.

2.1. Réactions diagénétiques secondaires

2.1.1. Couplage/découplage Fe-P-S

Florian Cesbron et Aubin Thibault de Chanvalon, dans le cadre de leurs thèses, ont très bien documenté la relation Fe/P/S dans différents contextes côtiers. Cependant, les outils méthodologiques en cours d'acquisition pendant leurs travaux n'ont pas permis de réaliser une réelle synthèse de leurs observations basées sur les sondes DET-2D. Florian Cesbron ne disposait pas des outils numériques mis au point par Aubin Thibault de Chanvalon et ce dernier n'a pas eu le temps de

systematiser leur application. Dans le cadre des herbiers de zostères, l'intensité des flux de sulfures est très variable comme l'attestent les différentes sondes déployées entre 2009 et 2012 non encore valorisées (thèse Florian Cesbron, 2015). Un des objectifs du projet IZOFLUX était d'examiner l'effet des retraits de la colonisation des herbiers sur la mobilité des phosphates et des sulfures. Ceci passe par l'examen d'un certain nombre d'images réalisées à différents moments du cycle de vie des herbiers. La meilleure compréhension de l'influence de la rhizosphère sur la mobilité de ces éléments passe aussi par l'analyse du compartiment sédimentaire à une résolution spatiale comparable à celle du diéssous. Cela notamment pour discriminer le rôle des terries creusés par la macrofaune comme par exemple *Hypogebia* et les racines exsudant de l'oxygène et/ou des sidérophores. Les relations stœchiométriques entre fer et phosphores autour des racines et des terriers pourra être précisée sur la base des travaux d'Aubin Thibault de Chanvalon. Le développement en cours d'une sonde pour la cartographie des sidérophores en 2 dimensions permettra de préciser le mécanisme de remobilisation de fer dans la rhizosphère et en particulier de définir si sa source est sous forme oxydée ou réduite, ceci pouvant expliquer si le fer dans ce cas joue le rôle de micronutriment ou pas pour la plante.

Le suivi de marée présenté dans la section 3.2.3. pour le fer dissous en 2 dimensions dans la vasière des Brillantes n'a pas fini d'être exploité. Nous avons mentionné le fait qu'il apparaît difficile de distinguer le signal temporel du signal spatial. Une façon de le réussir pourrait être de calculer le recyclage interne du fer en fonction du temps d'émergence. En effet, on

peut faire l'hypothèse que la submersion génère un gradient de pression hydrostatique qui remplira les terriers d'eau surnageante favorisant la réoxydation du fer.

Le DET-2D permettant de cartographier les sidérophores a pour base méthodologique la compétition entre un ligand présent dans un gel réactif complexé avec du fer et les ligands organiques présents dans le sol ou le sédiment. Notre complexant artificiel change de couleur lorsqu'il perd son fer. Il s'agit d'une sorte de titration chimique. Le développement de cette technique bénéficie d'une bourse de post-doctorat dans le cadre du projet POLLUSOL-OSUNA (Région Pays de la Loire) et a pour champ d'application des sols pollués (les sidérophores favorisent aussi la mobilité de certains contaminants minéraux comme le plomb) et des vasières colonisées par des herbiers. La connaissance intime des processus à l'œuvre dans notre sonde nous permettra d'orienter une partie de nos recherches sur la spéciation redox du fer et éventuellement d'autres métaux. En effet, les techniques colorimétriques sont de plus en plus appliquées (Viollier et al., 2000; Madison et al., 2011; Oldham et al., n.d.) pour le calcul de la spéciation redox des métaux et la quantification des constantes de complexation environnementales plus réalistes que celle de composés comme l'EDTA classiquement utilisé dans ce type d'étude. On pourrait imaginer ici de réaliser des sondes Fe(II)/Fe(III) ou Mn(II)/Mn(III) en 2 dimensions.

2.1.2. Bioturbation et flux

Dans le cadre de la thèse d'Aubin Thibault de Chanvalon, nous avons suggéré que l'essentiel du transfert du fer du sédiment vers la colonne d'eau est lié à l'activité de la macrofaune qui siphonne son terrier expulsant une eau enrichie en fer. Le temps de résidence du fer à l'état dissous conditionnera

l'efficacité du transfert du fer de la vase estuarienne vers l'océan. Ce qui peut conditionner ce temps de résidence, en particulier pour le fer, est la présence de complexants organiques. Il apparaît donc important d'étudier la spéciation du fer dans ce contexte.

L'image présentée dans la partie « thèmes de recherche » (section 3.2.3.) montre que la cinétique d'oxydation est suffisamment lente pour que celui-ci puisse être expulsé hors du sédiment par bioirrigation sous forme dissoute. Il apparaît important ici de quantifier ces flux à l'instar des calculs réalisés pour le fer et le phosphore.

2.1.3. Couplage azote/manganèse

Grâce à la mise au point de sondes 2D pour le manganèse, l'ammonium et les nitrates, on peut envisager d'examiner l'occurrence de processus d'oxydation anaérobie de l'ammonium par les nitrates ou le manganèse. Nous avons vu que lors de dépôts massifs, la paléo-interface est le siège de réactions secondaires impliquant le manganèse particulaire, sous forme d'oxydes et l'ammonium (Deflandre et al., 2002, thèse L. Pastor, 2011). Est-ce que le même phénomène s'observe dans un contexte estuarien comme à Brillantes ? Est-ce que l'interface redox que constituent les parois des terriers et les rhizomes sont le siège de tels réactions et constituent des micro-environnements enrichis en nitrate dans des environnements réputés ne pas en contenir ? Cette question était déjà formulée dans le projet IZOFLUX et dans la thèse de Florian Cesbron mais les outils n'étaient pas encore développés. Elle est fondamentale dans l'établissement des modalités de formation d'environnements enrichis en nitrates, en particulier lorsque nous examinerons les microhabitats d'organismes capables de dénitrifier comme on le verra section 2.2..

2.2. Microhabitats et rôle des foraminifères sur les cycles géochimiques

2.2.1. Survie en anoxie

Malgré les nombreuses expériences passées et en cours sur la capacité de certains foraminifères à séquestrer des chloroplastes et produire de l'oxygène, l'intérêt métabolique et écologique de cette capacité n'est pas encore clairement établi. Les travaux de Florian Cesbron semblent indiquer une différence de microhabitat entre les espèces kleptoplastes et non kleptoplastes dans les herbiers de zostères à Arcachon mais la résolution spatiale de la distribution des foraminifères ainsi que la variabilité saisonnière des assemblages ne permettent pas à l'heure actuelle de clairement établir ces différences de microhabitat, a fortiori d'en discriminer les forçages biogéochimiques. Un des objectifs clairement définis lors de la thèse qui s'est mué en perspectives était de décrire l'emplacement précis des foraminifères vivants en relation à la présence de terriers de macrofaune et de la rhizosphère. Les techniques d'enrésinement

couplées aux sondes fluorométriques d'activité enzymatiques (CTG) ont offert une perspective réalisable de cet objectif. La méthodologie développée par Joan Bernhard (WHOI) a donc été adaptée à nos mâchoires (Figure 57), afin d'échantillonner le sédiment en regard avec nos sondes DET-2D. Thierry Jauffrais, post-doctorant FRESCO, a été le principal animateur de ces recherches. La difficulté de la technique réside dans le temps d'incubation du CTG (~20h) pendant lequel la plaque de sédiment ne doit pas être exposée à des conditions physico-chimiques éloignées des conditions in situ. Une autre difficulté est le volume d'échantillon considéré : une plaque de 10 cm de long, 5 cm de large et 5 mm d'épaisseur constitué d'un sédiment cohésif peu perméable où la diffusion des différentes solutions (CTG, solvants, résines) est relativement longue et exige un trajet par la plus petite des longueurs de la plaque. Ceci a pour conséquence d'exposer une face du sédiment de conditions redox variables à une même solution. Une alternative à cette difficulté est de manipuler en hypoxie ralentissant l'oxydation des composés

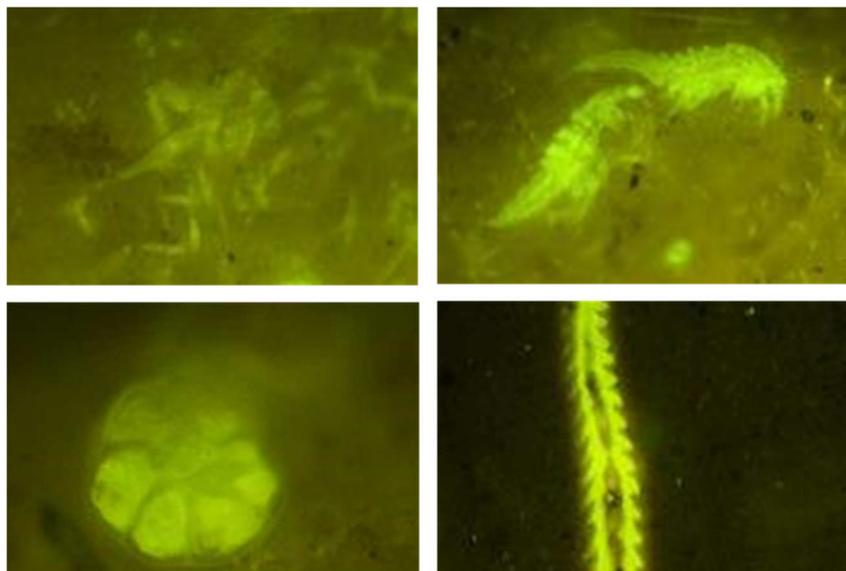


Figure 84 exemples d'organismes benthiques vivants au moment de l'échantillonnage prélevés dans un sédiment enrésiné après incubation au CTG. En haut à gauche, diatomées constituant un biofilm en surface de sédiment. En haut à droite, deux copépodes. En bas à gauche, un foraminifère benthique. En bas à droite, un polychète. Chaque cliché représente environ 1 mm de large (crédit photos : T. Jauffrais).

réduits du sédiment tout en permettant l'activité enzymatique des organismes benthiques aérobies. Ceci a pour avantage de permettre l'analyse géochimique des phases minérales enrésinées.

La Figure 84 montre des clichés réalisés à la loupe binoculaire à fluorescence de la première plaque enrésinée après incubation au CTG. On peut y observer des spécimens typiques de la faune benthique d'une vasière intertidale.

Ce type d'approche couplé avec la cartographie de la chimie des eaux interstitielles offre des perspectives infinies pour l'étude des microhabitats benthiques en milieu côtier. Avec cette technique et les sondes DET-2D pour le manganèse, l'ammonium, le nitrate/nitrite, nous avons construit un projet autour de la biogéochimie du manganèse et de sa biominéralisation. A la suite des travaux de calibration au laboratoire des rapports Mn/Ca chez les foraminifères par rapport au rapport Mn/Ca de l'eau de mer (projet BHYPOLAB, Barras et al., soumis). La validation environnementale est nécessaire. Grâce aux données COSELMAR et MUDSURV, nous avons vu qu'en Baie de Bourgneuf les eaux interstitielles peuvent accumuler près d'une millimole par litre de manganèse dissous dans la couche de remobilisation de cet élément. Nous avons donc sur 10 centimètres de tranche de sédiment toute la gamme de manganèse que nous pouvons rencontrer dans les environnements marins. Notre objectif est donc de caractériser en 2 dimensions les différents microhabitats des espèces présentes en manganèse mais aussi de caractériser la spéciation de l'azote (projet MANGA-2D, porté par Aurélie Mouret). Ensuite, les foraminifères vivants fixés dans la résine pourront être analysés individuellement grâce aux microsondes fluorométriques montées sur microscope. Ceci permettra l'analyse de Mn/Ca de leur coquille et donc permettre la validation de la calibration. Bien entendu, cela suppose que la

géochimie de la coquille intègre un laps de temps correspondant à celui de la chimie des eaux interstitielles. Une des hypothèses formulées déjà avant la thèse de Florian Cesbron était la possibilité des foraminifères de s'accumuler dans des microenvironnements enrichis en oxygène ou en nitrate. Les travaux de Aubin Thibault de Chanvalon ont utilisé le fer dissous comme proxy de l'oxygénation des eaux interstitielles. Peut-être que le couple nitrite/nitrate est plus pertinent. Peut-être que la dénitrification est un métabolisme possible dans ce type d'environnement.

Ce n'est pas vraiment en Baie de Bourgneuf que la question de la dénitrification est la plus prégnante. Par contre, dans le Gullmard Fjord, en Suède, des foraminifères benthiques ont montré des caractéristiques assez particulières. Certains sont capables de dénitrifier, d'autres séquestrent des chloroplastes mais vivent sous la zone photique. L'application de notre « supersonde » 2D pourra permettre de mettre en relation la distribution des dénitrificateurs et des kleptoplastes avec leur environnement géochimique. On pense que les kleptoplastes peuvent rendre d'autres services physiologiques que la production de carbone organique, en particulier liés à l'assimilation de l'ammonium.

2.2.2. Métabolisme des foraminifères agglutinés

Nous avons vu à travers les travaux de Dewi Langlet et Florian Cesbron que l'espèce *Eggerella scabra* vivait dans un environnement suboxique. Les travaux préliminaires dans le cadre du programme Hoopla montrent la prédominance de cette espèce dans des environnements influencés par la méthanogenèse. Ainsi, les environnements suboxiques de prédilection pour ces organismes pourraient être les zones de remobilisation du fer où la matière organique est plus réfractaire que dans

les environnements dominés par une production primaire d'origine marine. On peut faire l'hypothèse que cette espèce est capable de métaboliser les oxydes de fer abondants dans leur environnement et dans leur test carbonaté pour minéraliser la matière organique. Ceci pourrait être examiné en analysant le contenu cytoplasmique en fer de ces organismes avec la difficulté d'extraire le cytoplasme sans le contaminer avec le test agglutiné. Les techniques de microscopie électronique associées aux techniques d'analyse élémentaire sur lame mince pourrait permettre d'identifier des organelles où fer pourrait être stocké. L'utilisation de microélectrodes monospécifiques du fer ou multispécifiques comme les électrodes à amalgame Au/Hg pour décrire d'éventuels flux de fer dissous de l'organisme vers le milieu extérieur comme réalisé pour les expériences

de dénitrification pourrait être envisagée. Ceci permettrait de quantifier ce métabolisme et de définir l'importance de cette espèce dans le cycle du fer.

Conclusion

Difficile de conclure un tel exercice qui sanctionne un début de carrière scientifique ou un faisceau de perspectives scientifiques s'offre comme un terrain de jeu pour encore 25 ans si tout va bien. Par contre, cet espace m'offre la possibilité d'exprimer mon optimisme malgré un contexte financier défavorable. Cet optimisme se justifie dans le fait que le réseau de collaborations que j'ai pu établir depuis mes premières années d'étude me permet d'envisager la réalisation de n'importe laquelle des perspectives évoquées au gré de mes envies. J'ai la chance de travailler au quotidien avec des collègues aussi passionnés et dédiés à leur passion dont le background scientifique varié assure l'émergence d'idées toujours originales. Le contexte régional a aussi évolué en faveur des thématiques de recherche que j'affectionne. En arrivant à Angers, j'avais comme contrainte la réalisation d'une science d'excellence avec des moyens modestes. Contrainte qui favorise la créativité mais qui parfois se heurte à la non disponibilité d'un équipement ou d'un collaborateur externe. La densification de notre

réseau de collaborations local a bénéficié de l'émergence de l'OSUNA qui récompense l'investissement de Patrick Launeau, et celle d'un laboratoire régional des Sciences de l'Univers qu'est devenu le LPG depuis la fusion des sites nantais et angevin. Ainsi, mon investissement dans l'animation de ces deux entités qui parfois peuvent être difficiles à distinguer est une nécessité non seulement du point de vue de l'accessibilité à des compétences et des outils non disponibles dans le site angevin mais aussi l'occasion sans cesse renouvelée d'échanger et d'imaginer de nouvelles idées. J'en tiens pour exemple le couplage de l'imagerie hyperspectrale avec la colorimétrie appliquée aux gels DET-2D. Cette idée m'est venue en assistant à la conférence de Vona Méléder sur la signature hyperspectrale des euglènes et diatomées qui pouvait être déconvoluée à partir d'une bibliothèque spectrale, à l'occasion de la première journée scientifique de l'OSUNA en 2011.

Bibliographie

- Aller, J.Y., Aller, R.C., 1986. Evidence for localized enhancement of biological associated with tube and burrow structures in deep-sea sediments at the HEEBLE site, western North Atlantic. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 33, 755–790. doi:10.1016/0198-0149(86)90088-9
- Amaro, T., Huvenne, V.A.I., Allcock, A.L., Aslam, T., Davies, J.S., Danovaro, R., De Stigter, H.C., Duineveld, G.C.A., Gambi, C., Gooday, A.J., Gunton, L.M., Hall, R., Howell, K.L., Ingels, J., Kiriakoulakis, K., Kershaw, C.E., Lavaleye, M.S.S., Robert, K., Stewart, H., Van Rooij, D., White, M., Wilson, A.M., 2016. The Whittard Canyon – A case study of submarine canyon processes. *Prog. Oceanogr.* 146, 38–57. doi:10.1016/j.pocean.2016.06.003
- Anschutz, P., Charbonnier, C., Deborde, J., Deirmendjian, L., Poirier, D., Mouret, A., Buquet, D., Lecroart, P., 2016. Terrestrial groundwater and nutrient discharge along the 240-km-long Aquitanian coast. *Mar. Chem.*, 13th International Estuarine Biogeochemistry Symposium (IEBS) - Estuaries Under Anthropogenic Pressure 185, 38–47. doi:10.1016/j.marchem.2016.04.002
- Anschutz, P., Zhong, S., Sundby, B., Mucci, A., Gobeil, C., 1998. Burial efficiency of phosphorus and the geochemistry of iron in continental margin sediments. *Limnol. Oceanogr.* 43, 53–64.
- Ba, A., Launeau, P., Robin, M., Moussaoui, S., Michon, C., Giraud, M., Le Menn, E., 2015. Apport du LiDAR dans le géoréférencement d'images hyperspectrales en vue d'un couplage LiDAR/Hyperspectral. *Rev. Fr. Photogrammétrie Télédétection* 0, 5–15.
- Baltzer, A., Ehrhold, A., Rigolet, C., Souron, A., Cordier, C., Clouet, H., Dubois, S.F., 2014. Geophysical exploration of an active pockmark field in the Bay of Concarneau, southern Brittany, and implications for resident suspension feeders. *Geo-Mar. Lett.* 34, 215–230. doi:10.1007/s00367-014-0368-0
- Barranguet, C., Kromkamp, J., Peene, J., 1998. Factors controlling primary production and photosynthetic characteristics of intertidal microphytobenthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 173, 117–126. doi:10.3354/meps173117
- Barras, C., Duplessy, J.-C., Geslin, E., Michel, E., Jorissen, F.J., 2010. Calibration of $\delta^{18}\text{O}$ of cultured benthic foraminiferal calcite as a function of temperature. *Biogeosciences* 7, 1349–1356. doi:10.5194/bg-7-1349-2010
- Bennett, W.W., Welsh, D.T., Serriere, A., Panther, J.G., Teasdale, P.R., 2015. A colorimetric DET technique for the high-resolution measurement of two-dimensional alkalinity distributions in sediment porewaters. *Chemosphere* 119, 547–552. doi:10.1016/j.chemosphere.2014.07.042
- Berg, P., Risgaard-Petersen, N., Rysgaard, S., 1998. Interpretation of measured concentration profiles in sediment pore water. *Limnol. Oceanogr.* 43, 1500–1510. doi:10.4319/lo.1998.43.7.1500
- Berner, R.A., 1984. Sedimentary pyrite formation: An update. *Geochim. Cosmochim. Acta* 48, 605–615. doi:10.1016/0016-7037(84)90089-9
- Bernhard, J.M., Blanks, J.K., Hintz, C.J., Chandler, G.T., 2004. Use of the Fluorescent Calcite Marker Calcein to Label Foraminiferal Tests. *J. Foraminif. Res.* 34, 96–101. doi:10.2113/0340096
- Bernhard, J.M., Buck, K.R., Farmer, M.A., Bowser, S.S., 2000. The Santa Barbara Basin is a symbiosis oasis. *Nature* 403, 77–80. doi:10.1038/47476
- Bernhard, J.M., Ostermann, D.R., Williams, D.S., Blanks, J.K., 2006. Comparison of two methods to identify live benthic foraminifera: A test between Rose Bengal and CellTracker Green with implications for stable isotope paleoreconstructions. *Paleoceanography* 21, PA4210. doi:10.1029/2006PA001290
- Bernhard, J.M., Visscher, P.T., Bowser, S.S., 2003. Submillimeter life positions of bacteria, protists, and metazoans in laminated sediments of the Santa Barbara Basin. *Limnol. Oceanogr.* 48, 813–828. doi:10.4319/lo.2003.48.2.0813
- Bouchet, V.M.P., Sauriau, P.-G., Debenay, J.-P., Mermillod-Blondin, F., Schmidt, S., Amiard, J.-C., Dupas, B., 2009. Influence of the mode of macrofauna-mediated bioturbation on the vertical distribution of living benthic foraminifera: First insight from axial tomodensitometry. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 371, 20–33. doi:10.1016/j.jembe.2008.12.012
- Boudreau, B., 2001. *The Benthic Boundary Layer : Transport Processes and Biogeochemistry: Transport Processes and Biogeochemistry.* Oxford University Press.
- Brendel, P.J., Luther, G.W., 1995. Development of a Gold Amalgam Voltammetric Microelectrode for the Determination of Dissolved Fe, Mn, O₂, and S(-II) in Porewaters of Marine and Freshwater Sediments. *Environ. Sci. Technol.* 29, 751–761. doi:10.1021/es00003a024
- Buquet, D., Sirieix, C., Anschutz, P., Malaurent, P., Charbonnier, C., Naessens, F., Bujan, S., Lecroart, P., 2016. Shape of the shallow aquifer at the fresh water–sea water interface on a high-energy sandy beach. *Estuar. Coast. Shelf Sci., Special Issue: Functioning and dysfunctioning of Marine and Brackish Ecosystems* 179, 79–89. doi:10.1016/j.ecss.2015.08.019

- Carpenter, R., Peterson, M.L., Bennett, J.T., 1982. ^{210}Pb -derived sediment accumulation and mixing rates for the Washington continental slope. *Mar. Geol.* 48, 135–164. doi:10.1016/0025-3227(82)90133-5
- Cathalot, C., Rabouille, C., Pastor, L., Deflandre, B., Viollier, E., Buscail, R., Grémare, A., Treignier, C., Pruski, A., 2010. Temporal variability of carbon recycling in coastal sediments influenced by rivers: assessing the impact of flood inputs in the Rhône River prodelta. *Biogeosciences* 7, 1187–1205. doi:10.5194/bg-7-1187-2010
- Cathalot, C., Rabouille, C., Tisnérat-Laborde, N., Toussaint, F., Kerhervé, P., Buscail, R., Loftis, K., Sun, M.-Y., Tronczynski, J., Azoury, S., Lansard, B., Treignier, C., Pastor, L., Tesi, T., 2013. The fate of river organic carbon in coastal areas: A study in the Rhône River delta using multiple isotopic ($\delta^{13}\text{C}$, $\Delta^{14}\text{C}$) and organic tracers. *Geochim. Cosmochim. Acta* 118, 33–55. doi:10.1016/j.gca.2013.05.001
- Cesbron, F., 2015. Influence de l'herbier de *Zostera noltei* sur la méiofaune benthique et la géochimie de sédiments intertidaux du Bassin d'Arcachon Thèse de doctorat soutenue à l'Université d'Angers.
- Cesbron, F., Geslin, E., Jorissen, F.J., Delgard, M.L., Charrieau, L., Deflandre, B., Jézéquel, D., Anschutz, P., Metzger, E., 2016. Vertical distribution and respiration rates of benthic foraminifera: Contribution to aerobic remineralization in intertidal mudflats covered by *Zostera noltei* meadows. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, Special Issue: Functioning and dysfunctioning of Marine and Brackish Ecosystems 179, 23–38. doi:10.1016/j.ecss.2015.12.005
- Cesbron, F., Lekieffr, C., Nardelli, M.P., Mabilieu, G., Jézéquel, D., Geslin, E., Jauffrais, T., Langlet, D., Jorissen, F., in press. Sequestered chloroplasts in the benthic foraminifer *Haynesina germanica*: cellular organization, oxygen fluxes and potential ecological implications. *J. Foraminif. Res.*
- Cesbron, F., Metzger, E., Launeau, P., Deflandre, B., Delgard, M.-L., Thibault de Chanvalon, A., Geslin, E., Anschutz, P., Jézéquel, D., 2014. Simultaneous 2D Imaging of Dissolved Iron and Reactive Phosphorus in Sediment Porewaters by Thin-Film and Hyperspectral Methods. *Environ. Sci. Technol.* 48, 2816–2826. doi:10.1021/es404724r
- Charette, M.A., Sholkovitz, E.R., 2002. Oxidative precipitation of groundwater-derived ferrous iron in the subterranean estuary of a coastal bay. *Geophys. Res. Lett.* 29, 85–1. doi:10.1029/2001GL014512
- Cochran, K.J., Aller, R.C., 1979. Particle reworking in sediments from the New York Bight apex: Evidence from $^{234}\text{Th}/^{238}\text{U}$ disequilibrium. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 9, 739–IN4. doi:10.1016/S0302-3524(79)80007-9
- Collos, Y., Bec, B., Jauzein, C., Abadie, E., Laugier, T., Lautier, J., Pastoureaud, A., Souchu, P., Vaquer, A., 2009. Oligotrophication and emergence of picocyanobacteria and a toxic dinoflagellate in Thau lagoon, southern France. *J. Sea Res.*, Long-term Phytoplankton Time Series 61, 68–75. doi:10.1016/j.seares.2008.05.008
- Davison, W., Fones, G.R., Grime, G.W., 1997. Dissolved metals in surface sediment and a microbial mat at 100- μm resolution. *Nature* 387, 885–888. doi:10.1038/43147
- Davison, W., Grime, G.W., Morgan, J. a. W., Clarke, K., 1991. Distribution of dissolved iron in sediment pore waters at submillimetre resolution. *Nature* 352, 323–325. doi:10.1038/352323a0
- Davison, W., Zhang, H., 1994. In situ speciation measurements of trace components in natural waters using thin-film gels. *Nature* 367, 546–548. doi:10.1038/367546a0
- de Stigter, H.C., Boer, W., de Jesus Mendes, P.A., Jesus, C.C., Thomsen, L., van den Bergh, G.D., van Weering, T.C.E., 2007. Recent sediment transport and deposition in the Nazaré Canyon, Portuguese continental margin. *Mar. Geol.*, EUROSTRATIFORM: Role and functioning of Canyons 246, 144–164. doi:10.1016/j.margeo.2007.04.011
- Deborde, J., Abril, G., Mouret, A., Jézéquel, D., Thouzeau, G., Clavier, J., Bachelet, G., Anschutz, P., 2008. Effects of seasonal dynamics in a *Zostera noltii* meadow on phosphorus and iron cycles in a tidal mudflat (Arcachon Bay, France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 355, 59–71. doi:10.3354/meps07254
- Deborde, J., Anschutz, P., Auby, I., Glé, C., Commarieu, M.-V., Maurer, D., Lecroart, P., Abril, G., 2008. Role of tidal pumping on nutrient cycling in a temperate lagoon (Arcachon Bay, France). *Mar. Chem.* 109, 98–114. doi:10.1016/j.marchem.2007.12.007
- Dedieu, K., Rabouille, C., Thouzeau, G., Jean, F., Chauvaud, L., Clavier, J., Mesnage, V., Ogier, S., 2007. Benthic O_2 distribution and dynamics in a Mediterranean lagoon (Thau, France): An in situ microelectrode study. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, Biogeochemical and contaminant cycling in sediments from a human-impacted coastal lagoon 72, 393–405. doi:10.1016/j.ecss.2006.11.010
- Deflandre, B., Mucci, A., Gagné, J.-P., Guignard, C., Sundby, B.jør., 2002. Early diagenetic processes in coastal marine sediments disturbed by a catastrophic sedimentation event. *Geochim. Cosmochim. Acta* 66, 2547–2558. doi:10.1016/S0016-7037(02)00861-X
- Delgard, M.-L. 2013. Étude des effets et du rôle des herbiers à *Zostera noltii* sur la biogéochimie des sédiments intertidaux. Thèse de doctorat soutenue à l'Université de Bordeaux 1.

- Delgard, M.L., Deflandre, B., Bernard, G., Richard, M., Kochoni, E., Charbonnier, C., Cesbron, F., Metzger, E., Grmare, A., Anschutz, P., 2016a. Benthic oxygen exchange over a heterogeneous *Zostera noltei* meadow in a temperate coastal ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 543, 55–71. doi:10.3354/meps11570
- Delgard, M.-L., Deflandre, B., Deborde, J., Richard, M., Charbonnier, C., Anschutz, P., 2013. Changes in Nutrient Biogeochemistry in Response to the Regression of *Zostera noltii* Meadows in the Arcachon Bay (France). *Aquat. Geochem.* 19, 241–259. doi:10.1007/s10498-013-9192-9
- Delgard, M.L., Deflandre, B., Kochoni, E., Avaro, J., Cesbron, F., Bichon, S., Poirier, D., Anschutz, P., 2016b. Biogeochemistry of dissolved inorganic carbon and nutrients in seagrass (*Zostera noltei*) sediments at high and low biomass. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 179, 12–22. doi:10.1016/j.ecss.2016.01.012
- Delgard, M.L., Deflandre, B., Metzger, E., Nuzzio, D., Capo, S., Mouret, A., Anschutz, P., 2012. In situ study of short-term variations of redox species chemistry in intertidal permeable sediments of the Arcachon lagoon. *Hydrobiologia* 1–16.
- Deloffre, J., Lafite, R., Lesueur, P., Lesourd, S., Verney, R., Guézennec, L., 2005. Sedimentary processes on an intertidal mudflat in the upper macrotidal Seine estuary, France. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64, 710–720. doi:10.1016/j.ecss.2005.04.004
- Denis, L., Gevaert, F., Spilmont, N., 2012. Microphytobenthic production estimated by in situ oxygen microprofiling: short-term dynamics and carbon budget implications. *J. Soils Sediments* 12, 1517–1529. doi:10.1007/s11368-012-0588-8
- Dhivert, E., Grosbois, C., Courtin-Nomade, A., Bourrain, X., Desmet, M., 2016. Dynamics of metallic contaminants at a basin scale — Spatial and temporal reconstruction from four sediment cores (Loire fluvial system, France). *Sci. Total Environ.* 541, 1504–1515. doi:10.1016/j.scitotenv.2015.09.146
- Diaz, R.J., Rosenberg, R., 2008. Spreading Dead Zones and Consequences for Marine Ecosystems. *Science* 321, 926–929. doi:10.1126/science.1156401
- Diz, P., Barras, C., Geslin, E., Reichart, G.-J., Metzger, E., Jorissen, F., Bijma, J., 2012. Incorporation of Mg and Sr and oxygen and carbon stable isotope fractionation in cultured *Ammonia tepida*. *Mar. Micropaleontol.* 92, 16–28.
- Duport, E., Gilbert, F., Poggiale, J.-C., Dedieu, K., Rabouille, C., Stora, G., 2007. Benthic macrofauna and sediment reworking quantification in contrasted environments in the Thau Lagoon. *Estuar. Coast. Shelf Sci., Biogeochemical and contaminant cycling in sediments from a human-impacted coastal lagoon* 72, 522–533. doi:10.1016/j.ecss.2006.11.018
- Duros, P. 2011. *Écologie des foraminifères benthiques de deux canyons sous-marins de la marge nord-est Atlantique (golfe de Gascogne) : structure des communautés, géochimie des sédiments et applications paléo-environnementales.* Thèse de doctorat soutenue à l'Université d'Angers.
- Duros, P., Fontanier, C., de Stigter, H.C., Cesbron, F., Metzger, E., Jorissen, F.J., 2012. Live and dead benthic foraminiferal faunas from Whittard Canyon (NE Atlantic): Focus on taphonomic processes and paleo-environmental applications. *Mar. Micropaleontol.*
- Duros, P., Fontanier, C., Metzger, E., Cesbron, F., Deflandre, B., Schmidt, S., Buscail, R., Zaragosi, S., Kerhervé, P., Rigaud, S., Delgard, M.-L., Jorissen, F.J., 2013. Live (stained) benthic foraminifera from the Cap-Ferret Canyon (Bay of Biscay, NE Atlantic): A comparison between the canyon axis and the surrounding areas. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 74, 98–114. doi:10.1016/j.dsr.2013.01.004
- Duros, P., Fontanier, C., Metzger, E., Pusceddu, A., Cesbron, F., de Stigter, H.C., Bianchelli, S., Danovaro, R., Jorissen, F.J., 2011. Live (stained) benthic foraminifera in the Whittard Canyon, Celtic margin (NE Atlantic). *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 58, 128–146.
- Froelich, P.N., Klinkhammer, G.P., Bender, M.L., Luedtke, N.A., Heath, G.R., Cullen, D., Dauphin, P., Hammond, D., Hartman, B., Maynard, V., 1979. Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. *Geochim. Cosmochim. Acta* 43, 1075–1090. doi:10.1016/0016-7037(79)90095-4
- García-Robledo, E., Corzo, A., Papaspyrou, S., 2014. A fast and direct spectrophotometric method for the sequential determination of nitrate and nitrite at low concentrations in small volumes. *Mar. Chem.* 162, 30–36. doi:10.1016/j.marchem.2014.03.002
- Geslin, E., Barras, C., Langlet, D., Nardelli, M.P., Kim, J.-H., Bonnin, J., Metzger, E., Jorissen, F.J., 2014. Survival, Reproduction and Calcification of Three Benthic Foraminiferal Species in Response to Experimentally Induced Hypoxia, in: Kitazato, H., Bernhard, J.M. (Eds.), *Approaches to Study Living Foraminifera, Environmental Science and Engineering.* Springer Japan, pp. 163–193.
- Geslin, E., Risgaard-Petersen, N., Lombard, F., Metzger, E., Langlet, D., Jorissen, F., 2011. Oxygen respiration rates of benthic foraminifera as measured with oxygen microsensors. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 396, 108–114.

- Glud, R., Ramsing, N., Gundersen, J., Klimant, I., 1996. Planar optodes: a new tool for fine scale measurements of two-dimensional O₂ distribution in benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 140, 217–226. doi:10.3354/meps140217
- Goineau, A. 2011. Ecologie des foraminifères benthiques dans le pro-delta du Rhône. Détermination d'indicateurs environnementaux et reconstitution historique d'une anthropisation récente. Thèse de doctorat soutenue à l'Université d'Angers .
- Goineau, A., Fontanier, C., Jorissen, F., Buscail, R., Kerhervé, P., Cathalot, C., Pruski, A.M., Lantoiné, F., Bourgeois, S., Metzger, E., 2012. Temporal variability of live (stained) benthic foraminiferal faunas in a river-dominated shelf—Faunal response to rapid changes of the river influence (Rhône prodelta, NW Mediterranean). *Biogeosciences* 9, 1367–1388.
- Goineau, A., Fontanier, C., Jorissen, F.J., Lansard, B., Buscail, R., Mouret, A., Kerhervé, P., Zaragosi, S., Ernoult, E., Artéro, C., Anschutz, P., Metzger, E., Rabouille, C., 2011. Live (stained) benthic foraminifera from the Rhône prodelta (Gulf of Lion, NW Mediterranean): Environmental controls on a river-dominated shelf. *J. Sea Res.* 65, 58–75.
- Goubert, E., Frenod, E., Peeters, P., Thuillier, P., Vested, H.J., Bernard, N., 2010. Utilisation de données altimétriques (Altus) dans la caractérisation de climats hydrodynamiques contrôlant le fonctionnement hydrosédimentaire d'une vasière intertidale: cas de l'estuaire de la Vilaine (Bretagne, France). *Rev. Paralia* 3, 6.1-6.15. doi:10.5150/revue-paralia.2010.006
- Gowen, R.J., Collos, Y., Tett, P., Scherer, C., Bec, B., Abadie, E., Allen, M., O'Brien, T., 2015. Response of diatom and dinoflagellate lifeforms to reduced phosphorus loading: A case study in the Thau lagoon, France. *Estuar. Coast. Shelf Sci., Special Issue: Global Patterns of Phytoplankton Dynamics in Coastal Ecosystems* 162, 45–52. doi:10.1016/j.ecss.2015.03.033
- Grego, M., Riedel, B., Stachowitsch, M., De Troch, M., 2014. Meiofauna winners and losers of coastal hypoxia: case study harpacticoid copepods. *Biogeosciences* 11, 281–292. doi:10.5194/bg-11-281-2014
- Grego, M., Stachowitsch, M., De Troch, M., Riedel, B., 2013. CellTracker Green labelling vs. rose bengal staining: CTG wins by points in distinguishing living from dead anoxia-impacted copepods and nematodes. *Biogeosciences* 10, 4565–4575. doi:10.5194/bg-10-4565-2013
- Guarini, J.M., Blanchard, G.F., Gros, P., Gouleau, D., Bacher, C., 2000. Dynamic model of the short-term variability of microphytobenthic biomass on temperate intertidal mudflats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 195, 291–303. doi:10.3354/meps195291
- Harper, M.P., Davison, W., Tych, W., 1997. Temporal, Spatial, and Resolution Constraints for in Situ Sampling Devices Using Diffusional Equilibration: Dialysis and DET. *Environ. Sci. Technol.* 31, 3110–3119. doi:10.1021/es9700515
- Heinz, P., Geslin, E., 2012. Ecological and Biological Response of Benthic Foraminifera Under Oxygen-Depleted Conditions: Evidence from Laboratory Approaches, in: Altenbach, A.V., Bernhard, J.M., Seckbach, J. (Eds.), *Anoxia, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*. Springer Netherlands, pp. 287–303. doi:10.1007/978-94-007-1896-8_15
- Hesslein, R.H., 1976. An in situ sampler for close interval pore water studies. *Limnol. Oceanogr.* 21, 912–914. doi:10.4319/lo.1976.21.6.0912
- Hines, M.E., Faganeli, J., Planinc, R., 1997. Sedimentary anaerobic microbial biogeochemistry in the Gulf of Trieste, northern Adriatic Sea: Influences of bottom water oxygen depletion. *Biogeochemistry* 39, 65–86. doi:10.1023/A:1005806508707
- Høgslund, S., Revsbech, N.P., Cedhagen, T., Nielsen, L.P., Gallardo, V.A., 2008. Denitrification, nitrate turnover, and aerobic respiration by benthic foraminiferans in the oxygen minimum zone off Chile. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 359, 85–91. doi:10.1016/j.jembe.2008.02.015
- Hulth, S., Aller, R.C., Gilbert, F., 1999. Coupled anoxic nitrification/manganese reduction in marine sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 63, 49–66. doi:10.1016/S0016-7037(98)00285-3
- Jauffrais, T., Jesus, B., Metzger, E., Mouget, J.-L., Jorissen, F., Geslin, E., 2016. Effect of light on photosynthetic efficiency of sequestered chloroplasts in intertidal benthic foraminifera (*Haynesina germanica* and *Ammonia tepida*). *Biogeosciences* 13, 2715–2726. doi:10.5194/bg-13-2715-2016
- Jézéquel, D., Brayner, R., Metzger, E., Viollier, E., Prévot, F., Fiévet, F., 2007. Two-dimensional determination of dissolved iron and sulfur species in marine sediment pore-waters by thin-film based imaging. Thau lagoon (France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 72, 420–431. doi:10.1016/j.ecss.2006.11.031
- Jorissen, F.J., de Stigter, H.C., Widmark, J.G.V., 1995. Selected papers from the Fifth International Symposium of Foraminifera A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Mar. Micropaleontol.* 26, 3–15. doi:10.1016/0377-8398(95)00047-X

- Kazemipour, F., Launeau, P., Méléder, V., 2012. Microphytobenthos biomass mapping using the optical model of diatom biofilms: Application to hyperspectral images of Bourgneuf Bay. *Remote Sens. Environ.* 127, 1–13. doi:10.1016/j.rse.2012.08.016
- Kazemipour, F., Méléder, V., Launeau, P., 2011. Optical properties of microphytobenthic biofilms (MPBOM): Biomass retrieval implication. *J. Quant. Spectrosc. Radiat. Transf.* 112, 131–142. doi:10.1016/j.jqsrt.2010.08.029
- Kitazato, H., M. Bernhard, J. (Eds.), 2014. *Approaches to Study Living Foraminifera*, Environmental Science and Engineering. Springer Japan, Tokyo.
- Koho, K.A., Piña-Ochoa, E., Geslin, E., Risgaard-Petersen, N., 2011. Vertical migration, nitrate uptake and denitrification: survival mechanisms of foraminifers (*Globobulimina turgida*) under low oxygen conditions. *FEMS Microbiol. Ecol.* 75, 273–283. doi:10.1111/j.1574-6941.2010.01010.x
- Kostka, J.E., Luther III, G.W., 1994. Partitioning and speciation of solid phase iron in saltmarsh sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta* 58, 1701–1710. doi:10.1016/0016-7037(94)90531-2
- Langlet, D. 2014. Réponse des foraminifères à l'anoxie dans les milieux côtiers : études in situ de l'écologie des foraminifères benthiques, expériences en laboratoire et analyse du métabolisme anaérobie. Thèse de doctorat soutenue à l'université d'Angers.
- Langlet, D., Baal, C., Geslin, E., Metzger, E., Zuschin, M., Riedel, B., Risgaard-Petersen, N., Stachowitsch, M., Jorissen, F.J., 2014. Foraminiferal species responses to in situ, experimentally induced anoxia in the Adriatic Sea. *Biogeosciences* 11, 1775–1797. doi:10.5194/bg-11-1775-2014
- Langlet, D., Geslin, E., Baal, C., Metzger, E., Lejzerowicz, F., Riedel, B., Zuschin, M., Pawlowski, J., Stachowitsch, M., Jorissen, F.J., 2013. Foraminiferal survival after long-term in situ experimentally induced anoxia. *Biogeosciences* 10, 7463–7480. doi:10.5194/bg-10-7463-2013
- Lansard, B., Rabouille, C., Denis, L., Grenz, C., 2009. Benthic remineralization at the land–ocean interface: A case study of the Rhône River (NW Mediterranean Sea). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 81, 544–554. doi:10.1016/j.ecss.2008.11.025
- Le Bris, A., Rosa, P., Lerouxel, A., Cognie, B., Gernez, P., Launeau, P., Robin, M., Barillé, L., 2016. Hyperspectral remote sensing of wild oyster reefs. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 172, 1–12. doi:10.1016/j.ecss.2016.01.039
- LeKieffre, C., Spangenberg, J.E., Mabilieu, G., Escrig, S., Meibom, A., Geslin, E., 2017. Surviving anoxia in marine sediments: The metabolic response of ubiquitous benthic foraminifera (*Ammonia tepida*). *PLOS ONE* 12, e0177604. doi:10.1371/journal.pone.0177604
- Lombard, F., Erez, J., Michel, E., Labeyrie, L., 2009. Temperature effect on respiration and photosynthesis of the symbiont-bearing planktonic foraminifera *Globigerinoides ruber*, *Orbulina universa*, and *Globigerinella siphonifera*. *Limnol. Oceanogr.* 54, 210–218. doi:10.4319/lo.2009.54.1.0210
- Lopez, E., 1979. Algal chloroplasts in the protoplasm of three species of benthic foraminifera: taxonomic affinity, viability and persistence. *Mar. Biol.* 53, 201–211. doi:10.1007/BF00952427
- Luther III, G.W., Glazer, B.T., Ma, S., Trouwborst, R.E., Moore, T.S., Metzger, E., Kraiya, C., Waite, T.J., Druschel, G., Sundby, B., 2008. Use of voltammetric solid-state (micro) electrodes for studying biogeochemical processes: Laboratory measurements to real time measurements with an in situ electrochemical analyzer (ISEA). *Mar. Chem.* 108, 221–235.
- Ma, S., Luther III, G.W., Keller, J., Madison, A.S., Metzger, E., Emerson, D., Megonigal, J.P., 2008. Solid-State Au/Hg Microelectrode for the Investigation of Fe and Mn Cycling in a Freshwater Wetland: Implications for Methane Production. *Electroanalysis* 20, 233–239.
- Madison, A.S., Tebo, B.M., Luther III, G.W., 2011. Simultaneous determination of soluble manganese(III), manganese(II) and total manganese in natural (pore)waters. *Talanta* 84, 374–381. doi:10.1016/j.talanta.2011.01.025
- Maire, O., Barras, C., Gestin, T., Nardelli, M., Romero-Ramirez, A., Duchêne, J., Geslin, E., 2016. How does macrofaunal bioturbation influence the vertical distribution of living benthic foraminifera? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 561, 83–97. doi:10.3354/meps11929
- Mas, V., Mulder, T., Dennielou, B., Schmidt, S., Khripounoff, A., Savoye, B., 2010. Multiscale spatio-temporal variability of sedimentary deposits in the Var turbidite system (North-Western Mediterranean Sea). *Mar. Geol.* 275, 37–52. doi:10.1016/j.margeo.2010.04.006
- Matos, C.R.L., Mendoza, U., Diaz, R., Moreira, M., Belem, A.L., Metzger, E., Albuquerque, A.L.S., Machado, W., 2016. Nutrient regeneration susceptibility under contrasting sedimentary conditions from the Rio de Janeiro coast, Brazil. *Mar. Pollut. Bull.* 108, 297–302. doi:10.1016/j.marpolbul.2016.04.046
- McGinnis, D.F., Berg, P., Brand, A., Lorrai, C., Edmonds, T.J., Wüest, A., 2008. Measurements of eddy correlation oxygen fluxes in shallow freshwaters: Towards routine applications and analysis. *Geophys. Res. Lett.* 35, L04403. doi:10.1029/2007GL032747

- Mesnage, V., Ogier, S., Bally, G., Disnar, J.-R., Lottier, N., Dedieu, K., Rabouille, C., Copard, Y., 2007. Nutrient dynamics at the sediment–water interface in a Mediterranean lagoon (Thau, France): Influence of biodeposition by shellfish farming activities. *Mar. Environ. Res.* 63, 257–277. doi:10.1016/j.marenvres.2006.10.001
- Metzger, E. 2004. Processus de transfert benthique du cadmium dans deux écosystèmes marins côtiers: La baie de Sepetiba et l'étang de Thau. Thèse de doctorat soutenue à Paris 7.
- Metzger, E., Langlet, D., Viollier, E., Koron, N., Riedel, B., Stachowitsch, M., Faganeli, J., Tharaud, M., Geslin, E., Jorissen, F., 2014. Artificially induced migration of redox layers in a coastal sediment from the Northern Adriatic. *Biogeosciences* 11, 2211–2224. doi:10.5194/bg-11-2211-2014
- Metzger, E., Simonucci, C., Viollier, E., Sarazin, G., Prévot, F., Elbaz-Poulichet, F., Seidel, J.-L., Jézéquel, D., 2007a. Influence of diagenetic processes in Thau lagoon on cadmium behavior and benthic fluxes. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 72, 497–510. doi:10.1016/j.ecss.2006.11.016
- Metzger, E., Simonucci, C., Viollier, E., Sarazin, G., Prévot, F., Jézéquel, D., 2007b. Benthic response to shellfish farming in Thau lagoon: Pore water signature. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 72, 406–419. doi:10.1016/j.ecss.2006.11.011
- Metzger, E., Thibault de Chanvalon, A., Cesbron, F., Barbe, A., Launeau, P., Jézéquel, D., Mouret, A., 2016. Simultaneous Nitrite/Nitrate Imagery at Millimeter Scale through the Water–Sediment Interface. *Environ. Sci. Technol.* 50, 8818–8195. doi:10.1021/acs.est.6b00187
- Metzger, E., Viollier, E., Simonucci, C., Prévot, F., Langlet, D., Jézéquel, D., 2013. Millimeter-scale alkalinity measurement in marine sediment using DET probes and colorimetric determination. *Water Res.* 47, 5575–5583.
- Mojtahid, M., Jorissen, F., Lansard, B., Fontanier, C., 2010. Microhabitat Selection of Benthic Foraminifera in Sediments Off the Rhône River Mouth (nw Mediterranean). *J. Foraminif. Res.* 40, 231–246. doi:10.2113/gsjfr.40.3.231
- Moodley, L., Schaub, B.E.M., Zwaan, G.J. van der, Herman, P.M.J., 1998. Tolerance of benthic foraminifera (Protista: Sarcodina) to hydrogen sulphide. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 169, 77–86. doi:10.3354/meps169077
- Moore, T.S., Shank, T.M., Nuzzio, D.B., Luther III, G.W., 2009. Time-series chemical and temperature habitat characterization of diffuse flow hydrothermal sites at 9°50'N East Pacific Rise. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., Marine Benthic Ecology and Biodiversity: A Compilation of Recent Advances in Honor of J. Frederick Grassle* 56, 1616–1621. doi:10.1016/j.dsr2.2009.05.008
- Mortimer, C.H., 1971. Chemical exchanges between Sediments and water in the great lakes-speculations on probable regulatory mechanisms. *Limnol. Oceanogr.* 16, 387–404.
- Mouret, A., Anschutz, P., Deflandre, B., Chaillou, G., Hyacinthe, C., Deborde, J., Etcheber, H., Jouanneau, J.-M., Grémare, A., Lacroart, P., 2010. Oxygen and organic carbon fluxes in sediments of the Bay of Biscay. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 57, 528–540. doi:10.1016/j.dsr.2009.12.009
- Murray, J.W., 2001. The niche of benthic foraminifera, critical thresholds and proxies. *Mar. Micropaleontol.* 41, 1–7. doi:10.1016/S0377-8398(00)00057-8
- Nardelli, M.P., Barras, C., Metzger, E., Mouret, A., Filipsson, H.L., Jorissen, F., Geslin, E., 2014. Experimental evidence for foraminiferal calcification under anoxia. *Biogeosciences* 11, 4029–4038. doi:10.5194/bg-11-4029-2014
- Nees, H.A., Moore, T.S., Mullaugh, K.M., Holyoke, R.R., Janzen, C.P., Ma, S., Metzger, E., Waite, T.J., Yücel, M., Lutz, R.A., 2008. Hydrothermal vent mussel habitat chemistry, pre-and post-eruption at 9 50'North on the East Pacific Rise. *J. Shellfish Res.* 27, 169–175.
- Ní Fhlaithearta, S., Reichart, G.-J., Jorissen, F.J., Fontanier, C., Rohling, E.J., Thomson, J., De Lange, G.J., 2010. Reconstructing the seafloor environment during sapropel formation using benthic foraminiferal trace metals, stable isotopes, and sediment composition. *Paleoceanography* 25, PA4225. doi:10.1029/2009PA001869
- Oldham, V.E., Jones, M.R., Tebo, B.M., Luther, G.W., n.d. Oxidative and reductive processes contributing to manganese cycling at oxic-anoxic interfaces. *Mar. Chem.* doi:10.1016/j.marchem.2017.06.002
- Pagès, A., Teasdale, P.R., Robertson, D., Bennett, W.W., Schäfer, J., Welsh, D.T., 2011. Representative measurement of two-dimensional reactive phosphate distributions and co-distributed iron(II) and sulfide in seagrass sediment porewaters. *Chemosphere* 85, 1256–1261. doi:10.1016/j.chemosphere.2011.07.020
- Pascal, L., Maire, O., Volkenborn, N., Lacroart, P., Bichon, S., de Montaudouin, X., Grémare, A., Deflandre, B., 2016. Influence of the mud shrimp *Upogebia pusilla* (Decapoda: Gebiidea) on solute and porewater exchanges in an intertidal seagrass (*Zostera noltei*) meadow of Arcachon Bay: An experimental assessment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 477, 69–79. doi:10.1016/j.jembe.2016.01.008

- Pastor, L. 2010. Etude de l'impact des apports du Rhône sur la biogéochimie des sédiments. Thèse soutenue à l'Université Paris 7.
- Pastor, L., Cathalot, C., Deflandre, B., Viollier, E., Soetaert, K., Meysman, F.J.R., Ulses, C., Metzger, E., Rabouille, C., 2011. Modeling biogeochemical processes in sediments from the Rhône River prodelta area (NW Mediterranean Sea). *Biogeosciences* 8, 1351–1366.
- Pastor, L., Deflandre, B., Viollier, E., Cathalot, C., Metzger, E., Rabouille, C., Escoubeyrou, K., Lloret, E., Pruski, A.M., Vétion, G., Desmalades, M., Buscail, R., Grémare, A., 2011. Influence of the organic matter composition on benthic oxygen demand in the Rhône River prodelta (NW Mediterranean Sea). *Cont. Shelf Res.* 31, 1008–1019. doi:10.1016/j.csr.2011.03.007
- Péron, O., Gégout, C., Reeves, B., Rousseau, G., Montavon, G., Landesman, C., 2016. Anthropogenic tritium in the Loire River estuary, France. *J. Sea Res., Recent and past sedimentary, biogeochemical and benthic ecosystem evolution of the Loire Estuary (Western France)* 118, 69–76. doi:10.1016/j.seares.2016.04.003
- Piña-Ochoa, E., Høgslund, S., Geslin, E., Cedhagen, T., Revsbech, N.P., Nielsen, L.P., Schweizer, M., Jorissen, F., Rysgaard, S., Risgaard-Petersen, N., 2010. Widespread occurrence of nitrate storage and denitrification among Foraminifera and Gromiida. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 1148–1153. doi:10.1073/pnas.0908440107
- Podda, F., Michard, G., 1994. Mesure colorimétrique de l'alcalinité. *Comptes Rendus Académie Sci. Sér. 2 Sci. Terre Planètes* 319, 651–657.
- Polsenaere, P., Lamaud, E., Lafon, V., Bonnefond, J.-M., Bretel, P., Delille, B., Deborde, J., Loustau, D., Abril, G., 2012. Spatial and temporal CO₂ exchanges measured by Eddy Covariance over a temperate intertidal flat and their relationships to net ecosystem production. *Biogeosciences* 9, 249–268. doi:10.5194/bg-9-249-2012
- Rabouille, C., Caprais, J.-C., Lansard, B., Crassous, P., Dedieu, K., Reyss, J.L., Khripounoff, A., 2009. Organic matter budget in the Southeast Atlantic continental margin close to the Congo Canyon: In situ measurements of sediment oxygen consumption. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr., Deep-Sea Benthic Ecosystems of the Equatorial African Margin: The Multidisciplinary BIOZAIRE Program A Contribution to Census of Marine Life* 56, 2223–2238. doi:10.1016/j.dsr2.2009.04.005
- Reichard, P.U., Kraemer, S.M., Frazier, S.W., Kretzschmar, R., 2005. Goethite Dissolution in the Presence of Phytosiderophores: Rates, Mechanisms, and the Synergistic Effect of Oxalate. *Plant Soil* 276, 115–132. doi:10.1007/s11104-005-3504-9
- Revsbech, N.P., 1989. An oxygen microsensor with a guard cathode. *Limnol. Oceanogr.* 34, 474–478. doi:10.4319/lo.1989.34.2.0474
- Riedel, B., Zuschin, M., Haselmair, A., Stachowitsch, M., 2008. Oxygen depletion under glass: Behavioural responses of benthic macrofauna to induced anoxia in the Northern Adriatic. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 367, 17–27. doi:10.1016/j.jembe.2008.08.007
- Risgaard-Petersen, N., Langezaal, A.M., Ingvarsdén, S., Schmid, M.C., Jetten, M.S.M., Op den Camp, H.J.M., Derksen, J.W.M., Piña-Ochoa, E., Eriksson, S.P., Peter Nielsen, L., Peter Revsbech, N., Cedhagen, T., van der Zwaan, G.J., 2006. Evidence for complete denitrification in a benthic foraminifer. *Nature* 443, 93–96. doi:10.1038/nature05070
- Robertson, D., Teasdale, P.R., Welsh, D.T., 2008. A novel gel-based technique for the high resolution, two-dimensional determination of iron (II) and sulfide in sediment. *Limnol. Oceanogr. Methods* 6, 502–512. doi:10.4319/lom.2008.6.502
- Santner, J., Larsen, M., Kreuzeder, A., Glud, R.N., 2015. Two decades of chemical imaging of solutes in sediments and soils – a review. *Anal. Chim. Acta* 878, 9–42. doi:10.1016/j.aca.2015.02.006
- Santos, I.R., Eyre, B.D., Huettel, M., 2012. The driving forces of porewater and groundwater flow in permeable coastal sediments: A review. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 98, 1–15. doi:10.1016/j.ecss.2011.10.024
- Sarazin, G., Michard, G., Prevot, F., 1999. A rapid and accurate spectroscopic method for alkalinity measurements in sea water samples. *Water Res.* 33, 290–294. doi:10.1016/S0043-1354(98)00168-7
- Schmidt, S., Howa, H., Diallo, A., Martín, J., Cremer, M., Duros, P., Fontanier, C., Deflandre, B., Metzger, E., Mulder, T., 2014. Recent sediment transport and deposition in the Cap-Ferret Canyon, South-East margin of Bay of Biscay. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*
- Schmidt, S., Jouanneau, J.-M., Weber, O., Lecroart, P., Radakovitch, O., Gilbert, F., Jézéquel, D., 2007. Sedimentary processes in the Thau Lagoon (France): From seasonal to century time scales. *Estuar. Coast. Shelf Sci., Biogeochemical and contaminant cycling in sediments from a human-impacted coastal lagoon* 72, 534–542. doi:10.1016/j.ecss.2006.11.019

- Schnetger, B., Lehnert, C., 2014. Determination of nitrate plus nitrite in small volume marine water samples using vanadium(III)chloride as a reduction agent. *Mar. Chem.* 160, 91–98. doi:10.1016/j.marchem.2014.01.010
- Sempéré, R., Charrière, B., Van Wambeke, F., Cauwet, G., 2000. Carbon inputs of the Rhône River to the Mediterranean Sea: Biogeochemical implications. *Glob. Biogeochem. Cycles* 14, 669–681. doi:10.1029/1999GB900069
- Serôdio, J., Marques da Silva, J., Catarino, F., 1997. Nondestructive Tracing of Migratory Rhythms of Intertidal Benthic Microalgae Using in Vivo Chlorophyll a Fluorescence^{1,2}. *J. Phycol.* 33, 542–553. doi:10.1111/j.0022-3646.1997.00542.x
- Soetaert, K., Meysman, F., 2012. Reactive transport in aquatic ecosystems: Rapid model prototyping in the open source software R. *Environ. Model. Softw.* 32, 49–60. doi:10.1016/j.envsoft.2011.08.011
- Soto-Neira, J., Zhu, Q., Aller, R.C., 2011. A new spectrophotometric method to quantify dissolved manganese in marine pore waters. *Mar. Chem.* 127, 56–63. doi:10.1016/j.marchem.2011.07.009
- Souchu, P., Gasc, A., Collos, Y., Vaquer, A., Tournier, H., Bibent, B., Deslous-Paoli, J., 1998. Biogeochemical aspects of bottom anoxia in a Mediterranean lagoon (Thau, France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 164, 135–146. doi:10.3354/meps164135
- Stieglitz, T.C., Clark, J.F., Hancock, G.J., 2013. The mangrove pump: The tidal flushing of animal burrows in a tropical mangrove forest determined from radionuclide budgets. *Geochim. Cosmochim. Acta* 102, 12–22. doi:10.1016/j.gca.2012.10.033
- Taillefert, M., Neuhuber, S., Bristow, G., 2007. The effect of tidal forcing on biogeochemical processes in intertidal salt marsh sediments. *Geochem. Trans.* 8, 6. doi:10.1186/1467-4866-8-6
- Tesi, T., Puig, P., Palanques, A., Goñi, M.A., 2010. Lateral advection of organic matter in cascading-dominated submarine canyons. *Prog. Oceanogr.* 84, 185–203. doi:10.1016/j.pocean.2009.10.004
- Thibault de Chanvalon, A. 2016. Transformation de la phase solide à travers l'estuaire de la Loire en relation avec son environnement chimique et biologique. Thèse de doctorat soutenue à l'Université de Nantes.
- Thibault de Chanvalon, A., Metzger, E., Mouret, A., Cesbron, F., Knoery, J., Rozuel, E., Launeau, P., Nardelli, M.P., Jorissen, F.J., Geslin, E., 2015. Two-dimensional distribution of living benthic foraminifera in anoxic sediment layers of an estuarine mudflat (Loire estuary, France). *Biogeosciences* 12, 6219–6234. doi:10.5194/bg-12-6219-2015
- Thibault de Chanvalon, A., Metzger, E., Mouret, A., Knoery, J., Chiffolleau, J.-F., Brach-Papa, C., 2016a. Particles transformation in estuaries: Fe, Mn and REE signatures through the Loire Estuary. *J. Sea Res., Recent and past sedimentary, biogeochemical and benthic ecosystem evolution of the Loire Estuary (Western France)* 118, 103–112. doi:10.1016/j.seares.2016.11.004
- Thibault de Chanvalon, A., Metzger, E., Mouret, A., Knoery, J., Geslin, E., Meysman, F.J.R., 2017. Two dimensional mapping of iron release in marine sediments at submillimetre scale. *Mar. Chem.* 191, 34–49. doi:10.1016/j.marchem.2016.04.003
- Thibault de Chanvalon, A., Mouret, A., Knoery, J., Geslin, E., Péron, O., Metzger, E., 2016b. Manganese, iron and phosphorus cycling in an estuarine mudflat, Loire, France. *J. Sea Res., Recent and past sedimentary, biogeochemical and benthic ecosystem evolution of the Loire Estuary (Western France)* 118, 92–102. doi:10.1016/j.seares.2016.10.004
- Ullman, W.J., Chang, B., Miller, D.C., Madsen, J.A., 2003. Groundwater mixing, nutrient diagenesis, and discharges across a sandy beachface, Cape Henlopen, Delaware (USA). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57, 539–552. doi:10.1016/S0272-7714(02)00398-0
- Van der Zwaan, G.J., Duijnste, I.A.P., den Dulk, M., Ernst, S.R., Jannink, N.T., Kouwenhoven, T.J., 1999. Benthic foraminifera: proxies or problems?: A review of paleocological concepts. *Earth-Sci. Rev.* 46, 213–236. doi:10.1016/S0012-8252(99)00011-2
- Viollier, E., Inglett, P.W., Hunter, K., Roychoudhury, A.N., Van Cappellen, P., 2000. The ferrozine method revisited: Fe(II)/Fe(III) determination in natural waters. *Appl. Geochem.* 15, 785–790. doi:10.1016/S0883-2927(99)00097-9
- Wandersman, C., Delepelaire, P., 2004. Bacterial Iron Sources: From Siderophores to Hemophores. *Annu. Rev. Microbiol.* 58, 611–647. doi:10.1146/annurev.micro.58.030603.123811
- Warnken, K.W., Zhang, H., Davison, W., 2004. Analysis of Polyacrylamide Gels for Trace Metals Using Diffusive Gradients in Thin Films and Laser Ablation Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometry. *Anal. Chem.* 76, 6077–6084. doi:10.1021/ac0400358
- Wenzhöfer, F., Glud, R.N., 2002. Benthic carbon mineralization in the Atlantic: a synthesis based on in situ data from the last decade. *Deep Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 49, 1255–1279. doi:10.1016/S0967-0637(02)00025-0

- Wukovits, J., Enge, A.J., Wanek, W., Watzka, M., Heinz, P., 2017. Increased temperature causes different carbon and nitrogen processing patterns in two common intertidal foraminifera (*Ammonia tepida* and *Haynesina germanica*). *Biogeosciences* 14, 2815–2829. doi:10.5194/bg-14-2815-2017
- Zheng, Y., Hou, L., Liu, M., Liu, Z., Li, X., Lin, X., Yin, G., Gao, J., Yu, C., Wang, R., Jiang, X., 2016. Tidal pumping facilitates dissimilatory nitrate reduction in intertidal marshes. *Sci. Rep.* 6, 21338. doi:10.1038/srep21338

Table des matières

AVANT-PROPOS	3
THEMES DE RECHERCHE	7
1. Développements méthodologiques à haute résolution	7
1.1. Nouvelles applications en électrochimie	8
1.1.1. Applications in situ en milieu dynamique	8
a) L'East Pacific Rise	8
b) Applications en milieu intertidal	9
1.1.2. Applications aux métabolismes des foraminifères	11
1.2. Couplage colorimétrie/ techniques de gel/ imagerie hyperspectrale	13
1.2.1. Distribution verticale de l'alcalinité à échelle millimétrique dans des sédiments côtiers	14
1.2.2. Développement d'une sonde combi-née Fe/P dissous en 2 dimensions et à résolution sub-millimétrique pour l'étude des eaux interstitielles.....	15
1.2.3. Sonde combinée NO ₂ ⁻ /NO ₃ ⁻ en 2 dimensions et à haute résolution spatiale	18
1.2.4. Calcul des taux de réaction à haute résolution spatiale en 2 dimensions.....	19
1.3. Articles présentés dans cette section en annexe intermédiaire.....	22
2. Survie en hypoxie/anoxie et métabolismes alternatifs chez les foraminifères benthiques	23
2.1. Approches expérimentales	24
2.1.1. In situ	24
2.1.2. Ex situ	27
2.2. Approches écologiques	31
2.2.1. Echelle millimétrique et CTG	31
2.2.2. Le cas d' <i>Eggerella scabra</i>	32
2.3. Articles présentés dans cette section en annexe intermédiaire	34
3. Processus biogéochimiques benthiques en milieu dynamique : conditions transitoires	35
3.1. Processus hydrosédimentaires	35
3.1.1. Focusing de la matière organique dans les canyons sous-marins	35
3.1.2. Influence des cycles hydrologiques sur les vasières côtières et estuariennes.....	39
a) Dépôts massifs dans le pro-delta du Rhône	41
b) Hydrologie de la Loire et biogéochimie sédimentaire.....	45
3.1.3. Influence des cycles tidaux sur la dynamique des espèces majeures en milieu perméable.....	49
3.2. Influence de la bioturba-tion sur la remobilisation des espèces redox.....	54
3.2.1. Couplage de Fe et P : apports de la modélisation en 2 dimensions pour la compréhension du recyclage benthique et interne au sédiment	55
3.2.2. Espèces azotées : dynamique des processus redox à travers les inter-faces et existence de microniches	58
3.2.3. Rôle de <i>H. diversicolor</i> dans le recyclage du manganèse	60
3.2.4. Foraminifères et sédiments anoxiques : la faute à pas de chance ?.....	61
3.3. Influence de la rhizosph-ère sur les processus diagénétiques en milieu intertidal.....	65
3.3.1. Couplage sédimentaire de Fe, P et S dans un herbier de zostères en croissance.....	66
3.3.2. Influence des herbiers sur les flux benthiques et quelques considé-rations sur la représentativité des mesures et des calculs de flux.....	71
3.3.3. Ecologie des foraminifères : microhabitats et contribution dans le cycle du carbone	74
3.4. Articles présentés dans cette section en annexe intermédiaire.....	77
PROJET DE RECHERCHE	81
1. Transferts continent-océan	81
1.1. Zone d'influence de l'estuaire de la Loire.....	83
1.1.1. Projets en cours ou non encore valorisés.....	83
a) HOOPLA	84
b) MUDSURV	85
c) POLLUSOL.....	85
1.1.2. Projet de projet ANR LEPIROMAN : Loire estuary phosphorus, iron and manganese cycling	87
a) WP 1 : cycles hydrosédimentaires	87
b) WP 2 : cycles biogéochimiques.....	88
c) WP 3 : archivage/paléoenvironnement.....	90

d) WP 4 : Upscaling et modélisation	91
1.2. Milieux lagunaires et mangroves	92
1.2.1. Thau	92
1.2.2. Berre.....	92
1.2.3. Gradient Latitudinal et gradient d'impact anthropique dans les mangroves brésiliennes	93
2. Micro-environnements.....	95
2.1. Réactions diagénétiques secondaires	95
2.1.1. Couplage/découplage Fe-P-S	95
2.1.2. Bioturbation et flux	96
2.1.3. Couplage azote/manganèse	96
2.2. Microhabitats et rôle des foraminifères sur les cycles géochimiques	97
2.2.1. Survie en anoxie.....	97
2.2.2. Métabolisme des foraminifères agglutinés	98
CONCLUSION	100
BIBLIOGRAPHIE	101
TABLE DES ILLUSTRATIONS	112

Table des illustrations

Figure 1 Microélectrodes Hg/Au : à gauche, électrode en PEEK pour des mesures temporelles ; à droite, des électrodes en verre pour profilage (Luther III et al., 2008). L'électrode de gauche à un diamètre de 3 mm... 7	7
Figure 2 Exemples de voltammogrammes provenant d'un déploiement de mai 2008 à la sortie d'un écoulement diffus dans la dorsale Est-Pacifique (Moore et a., pers. com.) 8	8
Figure 3 Oxygène et sulfure libre en fonction de la température pour différentes missions océanographiques dans le site EPR 9°05N (Nees et al., 2008) 8	8
Figure 4 Sonde voltammétrique Analytical Instruments à la base d'une colonie de <i>Tevnia sp.</i> dans une zone d'efflux hydrothermaux au site EPR 9°50'N prise en janvier 2007. crédit photo : Woods Hole Institute..... 9	9
Figure 5 Variation du courant en fonction de la température pour des solutions d'eau de mer contenant 140 µM de HS ⁻ , 480 µM de Mn(II) et 900 µM de Fe(II). (B) courant en fonction de la racine carrée du coefficient de diffusion pour les mêmes solutions (Luther III et al., 2008)..... 9	9
Figure 6 Jug Bay (Chesapeake, Maryland, août 2006)..... 10	10
Figure 7 Distribution verticale des espèces redox labiles dans les sédiments de la Baie de Jug, Chesapeake. Losanges Mn(II), triangles noirs Fe(II), carrés noirs Fe(III), ronds noirs O ₂ . Les deux graphiques présentent des sites éloignés de quelques mètres le long d'un ponton. En dessous le site le plus proche de la rive, en haut celui qui est dans le marais (Ma et al., 2008). 10	10
Figure 8 Dispositif déployé à Cassy, Bassin d'Arcachon pour le profilage et la mesure en temporelle d'espèces redox labiles en voltammétrie avec une électrode Hg/Au ((crédit photo : Bruno Deflandre)..... 11	11
Figure 9 Expérience de mesure du taux de consommation d'oxygène pour 5 individus de <i>Eggerella scabra</i> (thèse Dewi Langlet, 2013). En haut à gauche photo et schéma de la microchambre avec une électrode de 100 µm de diamètre à l'intérieur. En haut à droite, aquarium thermostaté équipé de deux loupes binoculaires horizontales placées perpendiculairement pour permettre l'insertion de l'électrode dans la micro-chambre. En bas à gauche : quelques profils permettant d'après la loi de Fick énoncée au centre de calculer un flux d'oxygène puis un taux de respiration. 12	12
Figure 10 distribution spatiale du fer dissous (magenta) et du sulfure d'hydrogène (gris) dans un sédiment de l'étang de Thau (Jézéquel et al., 2007). 14	14
Figure 11 Profils d'alcalinité sur DET (symboles blancs) de mai 2003 dans une zone conchylicole de l'étang de Thau comparés à un profil de peeper classique (losanges blancs) d'août 2002 (Metzger et al., 2007, 2013). 15	15
Figure 12 Dissolved iron and DRP standards reflectance in the visible-infrared domain acquired by hyperspectral imaging (Cesbron et al., 2014). 16	16
Figure 13 Gel DET/DGT-2D déployé dans un herbier de zostères de la vasière de Germanan, bassin d'Arcachon. En haut à gauche, distribution de H ₂ S. En haut à droite, distribution de Fe (bleu cyan) et P (rose) après traitement informatique. Les panneaux du bas montrent des profils verticaux et horizontaux extraits des images du haut (Cesbron et al., 2014). 17	17
Figure 14 distribution en 2D de nitrite et nitrate dans un sédiment de vasière de l'estuaire de la Loire (Metzger et al., 2016) 19	19

Figure 15 distribution en 2D de fer et phosphore et représentation de [DRP] vs. [Fe] (thèse Thibault de Chanvalon, 2016).	20
Figure 16 Procédure de traitement des données type Savitsky-Golay (thèse Thibault de Chanvalon, 2016).....	20
Figure 17 distribution des taux de réaction pour le fer et le phosphore dissous et représentation de R_{DRP} vs. R_{Fe} (thèse Thibault de Chanvalon, 2016)	21
Figure 18 Trox-model expliquant la profondeur de présence de foraminifères vivant dans le sédiment (zones en noir) en termes de quantité de nourriture disponible et de concentration en oxygène (Jorissen et al., 1995)...	23
Figure 19 Experimental Anoxia Generating Unit (EAGU), projet « Anoxia and Benthic Diversity ». Crédit photo: Mickael Stachowitsch.	25
Figure 20 DET déployées dans la chambre équipée de EAGU, 1 semaine après début de l'incubation.....	25
Figure 21 quantité de foraminifères vivants (CTG) pour les premiers 5 cm en haut et 5 mm en bas en fonction du temps d'incubation (Langlet et al., 2013)	26
Figure 22 occurrence de H_2S pendant le déploiement des DET indiqué par la coloration brune des bandes adhésives en PVC (Metzger et al., 2014)	26
Figure 23 chambre benthique incubée pendant 10 mois. Crédit photo : Tihomir Makovec (Metzger et al., 2014).	27
Figure 24 dispositif expérimental permettant de contraindre les foraminifères à rester dans une tranche de sédiment donnée (Nardelli et al., 2014)	29
Figure 25 exemples de foraminifères dont les nouvelles loges formées n'apparaissent pas en épifluorescence : <i>B. marginata</i> à gauche, <i>C. laevigata</i> au centre et <i>A. tepida</i> à droite (Nardelli et al., 2014)	30
Figure 26 Incubation de 30 jours dans différents microhabitats. A gauche (a) et (b) : taux de survie et nombre d'individus ayant construit de nouvelles loges. A droite (c) et (d) : géochimie associée avec les profils d'oxygène, de pH et de nitrates (Nardelli et al., 2014). On peut noter la différence entre T_{start} et T_{end} pour oxygène et nitrates illustrant la difficulté de maintenir un état stationnaire.....	30
Figure 27 distribution verticale de <i>Eggerella scabra</i> dans deux sites de la vasière intertidale de Germanan pour deux saisons contrastées (Cesbron et al., 2016)	32
Figure 28 compilation des données de consommation de l'oxygène en fonction de la bathymétrie (Wenzhöfer and Glud, 2002).	35
Figure 29 Mer Celtique et Golfe de Gascogne (Erik Gaba, Wikipedia Commons). Les rectangles situent les Canyons de Whittard et Cap Ferret, échantillonnés lors des missions Canyons 2007 et Léviathan.....	36
Figure 30 profilage de l'oxygène d'une carotte d'interface dans un container thermostaté du navire océanographique Pelagia (NIOZ, Pays-Bas).	37
Figure 31 (B) taux d'accumulation, (C) accumulation en masse, (D) focusing ratio, en fonction des profondeurs d'eau des stations le long du canyon de Cap Ferret et de la marge adjacente sud (Schmidt et al., 2014)	38
Figure 32 données océanographiques et paramètres géochimiques majeurs définissant les microhabitats benthiques de la colonne sédimentaire (Duros et al., 2013).....	38
Figure 33 Représentation schématique de l'évolution d'une propriété en fonction du temps et de l'enfouissement dans le cas d'un état stationnaire (Berner, 1972 in Boudreau, 2001).....	39

Figure 34 Profils verticaux de (a) O ₂ dissous, (b) nitrite + nitrate (ΣNO_3) et ammonium, et (c) manganèse dissous et extractible à la station SAG-15 en 1998. Les lignes pointillées indiquent l'emplacement approximatif de l'interface eau-sédiment avant le dépôt (Deflandre et al., 2002).....	40
Figure 35 débit et particules en suspension (MES) à Avignon pendant la durée du projet Chacra (thèse A. Goineau).....	41
Figure 36 localisation des stations de prélèvement du projet Chacra (Pastor et al., 2011).....	41
Figure 37 carbone organique particulaire et sa spéciation dans les sédiments superficiels prélevés en avril 2007 (Pastor et al., 2011).....	42
Figure 39 Géochimie du solide associée à la stratigraphie après dépôt de crue de mai 2008 (Lucie Pastor, manuscrit de thèse, 2010).....	43
Figure 38 Description stratigraphique et carbone organique particulaire en fonction de la profondeur pour une série de carottes de la station AK après dépôt de crue (Cathalot et al., 2010).....	43
Figure 40 évolution de la géochimie des principaux composés dissous en fonction du temps après dépôt de la crue de mai/juin 2008 en station A (Lucie Pastor, manuscrit de thèse, 2010).....	44
Figure 41 abondances relatives des principales espèces de foraminifères benthiques pour différentes fractions granulométriques en station A (Goineau et al., 2012).....	44
Figure 42 schéma conceptuel de la dynamique des foraminifères benthiques en fonction de la perturbation générée par le dépôt de crue de plusieurs décimètres (Goineau et al., 2012).....	45
Figure 43 modèle conceptuel des processus d'érosion et dépôt dans une vase macrotidale de l'estuaire de la Seine en fonction de son débit liquide et solide (Deloffre et al., 2005).....	45
Figure 45 localisation des station sde prélèvement de la vase des Brillantes (Thibault de Chanvalon et al., 2016b).....	46
Figure 44 contexte hydrologique lors des campagnes de prélèvement dans la vase des Brillantes (flèches rouges, Thibault de Chanvalon et al., 2016b).....	46
Figure 46 déploiement de DET-1D par Aubin Thibault de Chanvalon en S2 en septembre 2012.....	46
Figure 47 évolution temporelle de la géochimie de la phase solide réactive (acide ascorbique) et de la phase dissoute sur le schorre (S1) de la vase des Brillantes (Thibault de Chanvalon et al., 2016b).....	47
Figure 48 évolution à courte échelle temporelle de la géochimie des eaux interstitielles de la station S1 de la vase des Brillantes (modifié de Thibault de Chanvalon et al, 2016b).....	47
Figure 49 Schematic depiction of the drivers of porewater (or groundwater) advection in permeable sediments. Driver 1 is the only that results in the input of "new" water to the ocean. Drivers 2e12 are associated with seawater filtration in and out of sediments. All these drivers can be a source of new or recycled nutrients to seawater. The vertical and horizontal scales are not necessarily the same. The small scale on the bottom left of each panel gives a rough idea about the scale of each illustration (Santos et al., 2012).....	49
Figure 50 (a) niveau de l'eau et température mesurés entre 14:00 et 2:00 (8-9 avril 2009). (b) oxygène dissous à 2 et 7 mm sous l'interface eau-sédiment. (c) H ₂ S, FeS (aq) et Fe (III) à 82 mm de profondeur. (d) mêmes paramètres à 107 mm de profondeur. La zone grise indique la période d'immersion (Delgard et al., 2012)..	50
Figure 51 dynamique temporelle de l'oxygène sur la plage Cassy (Bassin d'Arcachon) à marée basse en journée et en soirée (Delgard et al., 2012).....	51

Figure 52 exemple de profils d'oxygène à marée basse in situ à la lumière (à gauche) et ex-situ à l'obscurité (à droite) réalisés en avril 2016 (Mudsurv, OSUNA).....	51
Figure 53 "méduse" déployée à Ker Chalon (Ile d'Yeu) en octobre 2012	52
Figure 54 Evolution de l'oxygène et du manganèse dissous dans 4 stations le long d'un transect entre le pied de la dune et le trait de côte à marée basse (Mouret et al., in prep).	53
Figure 55 Influence de la marée sur la composition chimique des eaux interstitielles dans une mangrove de la Baie de Sepetiba, Brésil. Symboles pleins : marée haute ; symboles vides : marée basse (Thèse E. Metzger, 2004)	54
Figure 56 diffusion de soufre élémentaire provenant de terriers de crabes de la mangrove de Sepetiba (photo D. Jézéquel)	54
Figure 57 à gauche : insertion de la deuxième « mâchoire » dans le sédiment le long des guides présents sur le support de gel (première « mâchoire ») ; à droite : séparation des deux mâchoires (haut) et échantillonnage du sédiment (bas) réalisés en mai 2013 dans la vasière des Brillantes (Estuaire de la Loire).	55
Figure 58 Echantillonnage simultané du sédiment et de ses eaux interstitielles en deux dimensions réalisé en mai 2013 dans la vasière des brillantes (S2). (a) photographie de la tranche de sédiment en vis-à-vis du gel ; (b, c) Fe et P extraits à l'ascorbate pour un cube de 1 cc ; (d, e) 2D DET distribution de Fe et P (Thèse Thibault de Chanvalon, 2016)	56
Figure 59 suivi temporel à la station S1 de la vasière des brillantes en mai 2013 de la distribution en 2D du fer et du phosphore dissous dans les 18 premiers centimètres de sédiment (thèse Thibault de Chanvalon, 2016). ...	57
Figure 60 tranche de sédiment correspondant au gel T4 de la Figure 61	58
Figure 61 Distribution de la concentration de nitrite et exemples de profils extraits pour un sédiment tamisé et homogénéisé de la vasière des Brillantes dans l'estuaire de la Loire de Brillantes, artificiellement "bioturbé" par un tube de 3 cm de diamètre. Les points sont des données et les lignes sont des profils lissés (Metzger et al., 2016)	59
Figure 62 (A et B) distribution spatiale de $\text{NH}_3+\text{NH}_4^+$ dans les eaux interstitielles de la vasière de la Couplasse, en Baie de Bourgneuf (Vendée) ; (C et D) comparaison avec des données obtenues par carottage/centrifugation/analyse colorimétrique en cuve (Barbe et al., in prep)	60
Figure 63 distribution du manganèse dissous dans un sédiment de la Couplasse (Master 2 Barbe, 2016).....	61
Figure 64 à gauche : répartition du fer et du phosphore dissous ; à droite : répartition des foraminifères (<i>A. tepida</i>) colorés au CTG. Les lignes noires représentent les terriers visibles lors de la séparation des « mâchoires » de la sonde (Thibault de Chanvalon et al., 2015)	62
Figure 65 Comparaison de la distribution verticale de la densité de <i>A. tepida</i> entre deux carottes (triangles) et le système des mâchoires (chaque boîte à moustache représente la distribution dans une couche horizontale (Thibault de Chanvalon et al., 2015))	63
Figure 66 distribution verticale des luminophores (particules inertes) et des <i>A. Tepida</i> en présence de différents bioturbateurs après 16 jours d'expérience (Maire et al., 2016)	64
Figure 67 localisation de la station étudiée dans la vasière de Germanan, dans le bassin d'Arcachon lors de l'ANR-Izoflux (Cesbron et al., 2016)	65

Figure 68 schéma conceptuel permettant de formaliser les hypothèses de travail dans l'étude menée sur les herbiers de zostères dans le cadre de la thèse de Florian Cesbron et du projet ANR Izoflux. A gauche sont représentés les différents compartiments redox d'un sédiment côtier homogène à l'état stationnaire et la représentation schématique de l'écologie des foraminifères avec une diminution de la densité et de la diversité des foraminifères en fonction de la disponibilité de la nourriture et de la faculté à vivre en anaérobiose. A droite est représentée l'influence des exsudats d'oxygène par la rhizosphère des zostères et leur possible influence sur le cycle des éléments redox et nutritifs inorganiques.	66
Figure 69 photos des sondes déployées en juin 2012 dans la station de Germanan dans des sites de densités de zostères variables. Le déploiement se fait à marée basse et la récupération à marée haute 4 à 6 heures plus tard.	67
Figure 70 sonde DET-2D vue à marée haute (crédit photo D. Jézéquel). La récupération des plaques se fait en apnée, à l'étale de haute mer.....	67
Figure 71 Sulfure, fer dissous et DRP (phosphore réactif dissous) dans les eaux interstitielles dans les sédiments d'un herbier de zostères plus ou moins densément colonisé. (N) vase nue, (Zi) densité intermédiaire, (Z1 et Z2) répliqués d'une zone à forte densité. Les lignes pointillées représentent l'interface sédiment-eau (SWI). (A) image visible du film PVC ; le marron correspond au sulfure adsorbé. (B) image visible de la sonde DET avec du fer dissous (couleur rouge-violet) et DRP (couleur bleue). (D) image composite en fausse couleur de la sonde DET (partie B) pour le fer dissous. (E) image composite en fausse couleur de la sonde DET (partie B) pour DRP. Notez que les bords des images (D) et (E) sont réduits pour éviter les effets de bord (thèse F. Cesbron, 2015).	68
Figure 72 deux exemples de zones de remobilisation de phosphore sélectionnées dans le gel (N) et le gel (Z2) de la Figure 71 avec quelques profils horizontaux et verticaux de fer, phosphore et sulfure dissous extraits (thèse F. Cesbron, 2015).	70
Figure 73 respiration benthique moyenne à partir d'incubations faites sur des carottes de 10 cm de diamètre diversement colonisées par des zostères d'un platier de la vasière intertidale de Germanan. (N) pour les vases nues et (Z1) à (Z3) pour des biomasses foliaires croissantes. Le nombre de répliqués est compris entre 4 et 6 (Delgard et al., 2016a).....	71
Figure 74 Distribution du fer dissous pour un DET-2D déployé dans la vase nue de Germanan en juin 2012. Le panneau de gauche montre les résultats à la résolution de l'acquisition (60x60 µm), les panneaux suivants avec une résolution descendue à 1 mm ² , puis 5x5 mm et enfin à droite l'image a été moyennée en couches d'épaisseur correspondant au pas de découpe classique d'une carotte sédimentaire (Manuscrit de thèse F. Cesbron, 2015)	72
Figure 75 modélisation des flux de fer dissous à partir de PROFILE (Berg et al., 1998) pour le DET-2D déployé en vase nue en fonction de la résolution verticale du profil moyenné sur toute la largeur du gel (Manuscrit de thèse F. Cesbron, 2015).....	73
Figure 76 Densité des foraminifères dans les premiers 7 cm de sédiment pour chaque espèce en vase nue (station N) et végétalisée (station Z) en février et juillet 2011. Chaque densité est formulée en individus / 50 cm ² et correspond à la moyenne de 3 carottes (Cesbron et al., 2016).	74
Figure 77 Images MEB de <i>Ammonia tepida</i> . A gauche, côté ventral du spécimen avec un test partiellement décalcifié en février (barre d'échelle = 20 µm); à gauche côté dorsal du spécimen avec un test totalement	

décalcifié en juillet. On observe la membrane organique protégeant la cellule (barre d'échelle = 10 μm), (Cesbron et al., 2016).	75
Figure 78 Différentes zones étudiées par le LPG-BIAF depuis 2012. ESTAFET : suivi de marée le long d'un profil de plage sableuse à Kerchalon, Ile d'Yeu (2012-2013). SEMHABEL : cartographie des sédiments superficiels de Nantes à la pointe Saint -Gildas pour la géochimie, la granulométrie et les foraminifères benthiques. RS2E : prélèvement d'eau de surface le long du gradient de salinité de Nantes au Pont d'Yeu à bord de la Thalia et suivi de la vasière des Brillantes (2012-2016). COSELMAR : suivi du sédiment adjacent à un rocher colonisé par des huîtres sauvages avant et après défaunage (2013-2016). PALEOVASE : prélèvement de carottes longues sur les sites RS2E de la vasière des Brillantes (2015). FRESCO : projet stratégie internationale de la Région Pays de la Loire pour la compréhension de l'écologie des foraminifères en milieu côtier. MUDSURV : suivi mensuel de la vasière de la Couplasse en Baie de Bourgneuf (2016-2017). DYNSEDIM : prélèvement de carottes d'interface et carottes longues à bord du Pourquoi Pas ? AMTEP : prélèvement de sédiments dans 4 stations de l'estuaire de l'Auray (2016). HOOPLA : prélèvement de carottes dans les champs à Haploops au large du Croisic (2017). ..	82
Figure 79 colonie de <i>Haploops</i> avec leurs tubes en polysaccharides de 3 cm de haut au large du Croisic. Crédit photo : Agnès Baltzer.....	84
Figure 80 distribution spatiale de sidérophores pour de jeunes plants de blés cultivés au laboratoire dans de l'agarose. En haut, gel inoculé avec des bactéries productrices de sidérophore. En bas, gels non inoculés avec des racines ayant produit des phytosidérophores autour de leurs racines (Le Houedec et al., in prep.)	86
Figure 81 Vue du pôle pétrochimique de Donges depuis la vasière des Brillantes à Corcept (marée haute, coefficient de ~ 120).....	88
Figure 82 cartographie de la biomasse (chl-a) réalisée à partir du survol de la Baie de Bourgneuf avec une caméra hyperspectrale embarquée (OSUNA).....	91
Figure 83 DET 2D déployé dans un herbier de zostères sur substrat sableux en février 2012. A gauche : distribution du fer (rose) et du phosphore (bleu) dissous. A droite : distribution de H ₂ S (brun), thèse F. Cesbron (2015).	93
Figure 84 exemples d'organismes benthiques vivants au moment de l'échantillonnage prélevés dans un sédiment enrésiné après incubation au CTG. En haut à gauche, diatomées constituant un biofilm en surface de sédiment. En haut à droite, deux copépodes. En bas à gauche, un foraminifère benthique. En bas à droite, un polychète. Chaque cliché représente environ 1 mm de large (crédit photos : T. Jauffrais).	97

RÉSUMÉ

Les environnements sédimentaires actuels sont le lieu de nombreuses transformations biogéochimiques contrôlant le recyclage et l'archivage des éléments essentiels à la vie dans la biosphère comme le carbone, l'azote, le phosphore, le soufre, le fer et le manganèse. Les forçages physiques et biologiques exercent un contrôle sur les flux à l'interface eau-sédiment mais aussi à travers le continuum continent-océan. Dans un contexte d'anthropisation croissante obligeant le géologue à penser la période actuelle comme l'Anthropocène, les environnements estuariens et littoraux méritent une attention particulière. La compréhension fine des interactions entre le substrat sédimentaire et les organismes benthiques qui le peuplent est un prérequis pour mieux décrire les cycles biogéochimiques. En conséquence, les outils de haute résolution spatiale que nous avons développés, permettant de décrire la distribution des composés dissous aux interfaces et de quantifier l'intensité des processus diagenétiques, ont permis d'améliorer les connaissances sur la place des foraminifères benthiques actuels dans les cycles biogéochimiques souvent négligée dans les inventaires de la faune benthique. Grâce à ces outils, nous avons aussi pu montrer la prédominance de la bioirrigation comme processus responsable de la remobilisation du fer et du phosphore dans les vasières intertidales. Par des études réalisées dans l'estuaire de la Loire et le pro-delta du Rhône, nous avons pu mettre en évidence l'importance des épisodes de dépôts sédimentaires massifs dans le contrôle de la remobilisation du manganèse, du fer et du phosphore et pu étudier la capacité de résilience des écosystèmes après de tels événements. La diversification du panel d'outils de mesure de la spéciation chimique à haute résolution spatiale dans les eaux interstitielles a ouvert des perspectives intéressantes sur la meilleure compréhension du caractère non stationnaire de certains processus benthiques pouvant influencer le statut trophique des vasières intertidales. De nombreux travaux ont montré l'importance des microniches pour les échanges benthiques mais aussi pour l'écologie de la microfaune. Ainsi l'élaboration de sondes pour le manganèse, le fer, le nitrite, le nitrate, l'ammonium, le phosphore et les sidérophores à résolution millimétrique en deux dimensions pour les eaux interstitielles ouvre la voie à de nombreux champs d'investigation et en particulier dans la meilleure compréhension des processus métaboliques des foraminifères actuels dans des microenvironnements souvent anoxiques.

mots-clés : diagenèse précoce ; foraminifère benthique ; cycle biogéochimique ; fer ; manganèse ; azote ; phosphore ; soufre ; minéralisation ; anoxie ; gel DET.

ABSTRACT

Today's sedimentary environments are the site of many biogeochemical transformations controlling the recycling and the burial of the elements essential to life in the biosphere such as carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, iron and manganese. Physical and biological forcings are essential in controlling fluxes at the water-sediment interface as well as through the continental-ocean continuum. In a context of increasing human imprint, which obliges the geologist to think of the present period as the Anthropocene, estuarine and coastal environments deserve special attention. A precise understanding of the interactions between the sedimentary substrate and the benthic organisms is a prerequisite for better describing biogeochemical cycles. Therefore, high spatial resolution tools that we have developed allowing quantification of fluxes at interfaces and ongoing biogeochemical processes have improved knowledge about the place of modern benthic foraminifera in biogeochemical cycles often neglected in benthic fauna inventories. We have also shown the predominance of bioirrigation for the remobilization of iron and phosphorus in intertidal mudflats. By studying the Loire estuary and Rhone prodelta we have been able to demonstrate the importance of episodes of massive sedimentary deposits in the control of manganese, iron and phosphorus remobilization. In this context we have been able to study the resilience of the ecosystem communities after such events. The expansion of the panel of tools for measuring chemical speciation at high spatial resolution in interstitial waters has opened interesting perspectives on the better understanding of the nonstationary character of certain benthic processes that can influence the trophic status of intertidal mudflats. Many studies have shown the importance of microniches for benthic exchanges but also for the ecology of these environments. Thus, the development of probes for manganese, iron, nitrite, nitrate, ammonium, phosphorus and siderophores with two-dimensional millimeter resolution for interstitial waters widens the field of investigation. In particular, it gives tools for a better understanding of metabolic pathways for foraminifera living in these microenvironments often anoxic.

keywords : early diagenesis; benthic foraminifera; biogeochemical cycling; iron; manganese; nitrogen; phosphorus; sulfur; mineralization; anoxia; DET gel.