

**Etude du métabolisme, à l'échelle de l'écosystème, de  
l'herbier de *Posidonia oceanica* (L.) Delille en Baie de Calvi**



Promoteur : Dr. A. Borges



Willy Champenois  
Dissertation présentée en vue de  
l'obtention du grade de  
Docteur en sciences  
**Année académique 2020/2021**

Université de Liège  
Faculté des Sciences

**Etude du métabolisme, à l'échelle de l'écosystème, de  
l'herbier de *Posidonia oceanica* (L.) Delille en Baie de Calvi**



**Jury:**

Promoteur : Dr. A. Borges  
Président : Prof. J-M Beckers  
Secrétaire: Dr. G. Lepoint  
Prof. D. Davoult  
Prof. M. Grégoire  
Prof. S. Gobert

Willy Champenois  
Dissertation présentée en vue de  
l'obtention du grade de  
Docteur en sciences  
**Année académique 2020/2021**

## Remerciements

À la fin de ce long voyage, c'est un grand plaisir pour moi de remercier le nombre incalculable de personnes qui m'ont aidé, soutenu et surtout supporté (dans les deux sens du terme).

Je remercie Alberto Borges, mon promoteur, pour m'avoir accueilli dans son équipe. Ton engagement, ta vitalité, ta rigueur et ton intégrité scientifique et intellectuelle forcent le respect. Excellent partenaire sur le terrain alliant l'âpreté à la tâche et la camaraderie dans la détente. Que d'heures à rigoler en préparant les « manips » du lendemain ou le conditionnement des prélèvements « jusqu'à pas d'heure » ! Je te remercie de m'avoir fait confiance en me proposant de développer le projet à STARESO. Tu as toujours été là pour moi, aussi bien à Liège qu'à Calvi lors des inévitables et innombrables galères qui ont jalonné ce suivi de 12 ans. Toujours prêt à me soutenir et me suivre dans mes idées, même lorsqu'elles étaient bizarres. Que d'aide dans l'élaboration, la relecture, la traduction des papiers ! De plus, merci de m'avoir déchargé de ce qui est ma hantise : la paperasse et l'administration. Sans toi je n'y serais pas arrivé ou alors en 10 fois plus de temps. Remarque qu'il semblerait que j'aurais ma thèse avant d'être pensionné. **Merci !**

Je remercie Bruno Delille, l'autre jambe du labo. Toujours présent et prêt pour répondre à une question tant théorique que pratique ou résoudre un problème technique. Et en 12 ans il y en a eu ! Je sais que, comme tu le dis si bien, pour différentes choses « High Tech » je suis très « old school » mais ta patience et ta disponibilité m'ont grandement aidé à faire le pas. Entre les problèmes du Pro-Oceanus, le mat météo... tu as toujours répondu présent. Il faut remarquer que tu es le seul homme à m'avoir mis la tête à l'envers en me permettant de participer à ces deux missions en Antarctique, ce qui m'a confronté à des réalités et des problèmes liés à la cryosphère. **Merci !**

Je remercie Vincent-Marc Commarieu dit « Marco ». Que d'heures passées à l'atelier à « bidouiller » des trucs et des machins venant la plupart du temps de chez Superplastique. Combien de pompes et de rack de piles sont passés par tes mains pour être « étanchéifiées ». Que de réveils pendant de nombreuses missions à Calvi, dans le noir du petit matin pour plonger dans de l'eau pas toujours très chaude pendant des heures. Avec, certaines fois, cette sentence à la sortie de l'eau que tu prenais très stoïquement : « Putain la pompe a foiré on relance un cycle de 24 heures demain matin, on a encore le temps ! ». Mais avec ta bonne humeur, cela se passait très bien. On a fini par y arriver ! **Merci !**

Tant qu'à parler de plongées je ne peux pas ne pas remercier tous les binômes des centaines de plongées réalisées lors de mes 52 missions à Calvi. Je pense à Carole, Gilles, Nono, Michèle, Jojo, Loïc et Julien. Bien évidemment je remercie tout particulièrement Sylvain qui a été présent, serviable pendant la totalité de mes missions. Aussi bien pour plonger que pour m'aider à monter et déployer les mouillages. **Merci !**

Je remercie Pierre Lejeune et toute l'équipe de la STARESO et surtout Alex qui pendant toutes ces années a toujours pu répondre et aider à résoudre mes problèmes logistiques. Rôle récupéré avec autant de dévouement par Cyril. Merci à Richard le cuisinier philosophe et

pince sans rire pour les bons moments passés à refaire le monde sur le port pendant que les casseroles mijotaient. Merci à Niluh pour son dévouement, son sourire et sa bonne humeur contagieuse. Votre accueil a toujours été bienveillant et votre aide m'a permis de mener à bien mes manips même si certaines fois cela n'était pas gagné. **Merci !**

Merci à toi Antho, le Don Quichotte de la langouste corse à la recherche de l'impossible rêve. Merci pour ces heures à discuter de « stats » sur le port une mousse à la main. Merci de ton amitié et de tes coups de mains lors de l'élaboration de ce travail. Mais aussi pour ces discussions scientifiques chez toi. **Merci !**

Je te remercie Véro pour les fructueuses discussions scientifiques mais aussi philosophiques. Ton œil de lynx a permis de bien bonifier ce manuscrit. **Merci !**

Je ne peux pas oublier les collègues et amis côtoyés dans le service depuis 14 ans, Matthieu, Kim, Jonathan, Thibaut, Cédric, Fleur, Jean-Pierre, Fanny, François, Loris... Vous avez toujours été là pour un coup de main ou pour rigoler 5 minutes dans ce service où la solidarité n'est pas un mot vide. **Merci !**

Je remercie tout particulièrement Gilles Lepoint et Sylvie Gobert qui m'ont beaucoup appris en partageant leurs connaissances de l'herbier et ce aussi bien à Calvi et en plongée qu'à Liège. Vous m'avez accordé, sans hésiter, beaucoup de votre précieux temps. **Merci !**

Je remercie Jean Marie Beckers et Marilaure Grégoire dans le cadre du mandat d'impulsion du F.N.R.S. qui a permis à ce travail d'exister. Mais aussi d'avoir accepté de faire partie de mon comité de thèse pendant si longtemps. **Merci !**

Je remercie le Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS) (contrats F.4513.06, 2.4.511.09 et 2.4.637.10) et l'Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse dans le cadre de STARE-CAPMED (Station of reference and research on change of local and global anthropogenic pressures on Mediterranean ecosystem drifts) qui ont participé de différentes manières au financement de ce travail. **Merci !**

Je remercie Laura et Gauthier pour la relecture de ce manuscrit et ce, malgré la présence accaparante de leurs deux charmants petits monstres. **Merci !**

Je remercie pêle-mêle Carole, Jean Paul, Monique, Janny, Jean-Jean pour leur soutien depuis que j'ai repris des études en 2005. Je ne peux oublier Anne-Marie et Jean-Luc, mes deux chefs successifs, qui m'ont permis d'aménager mes horaires de travail pour suivre les cours et partir en mission. **Merci !**

Je remercie la société Brasserie Pietra pour l'ensemble de son œuvre.

Il est évident qu'en 11 ans de thèse, j'ai eu le plaisir de rencontrer et de collaborer avec beaucoup de monde et je ne suis pas en mesure, je m'en excuse, de me souvenir de tous, que les oubliés soient ici remerciés. **Merci !**

En ce qui concerne le poulpe la question a été réglée autour d'une plancha.

*A Iris et à Lilas*

## Abstract

Human population is increasing exponentially with a growing occupation of the coastal zone. It is estimated that by 2050, about 70% of the world population will live and/or work within 100 km of coastlines. This trend has been going on for decades and will further impact coastal ecosystems. Furthermore, climate changes will heavily impact littoral zones and their biotopes (sea-level increase, change of wind regime, seawater temperature increase, ...). But the littoral zone is the source of about 40% of the ecosystem goods and services provided by global ecosystems to humankind. It is then important to study the different coastal ecosystems in terms of biogeochemistry to monitor their evolution. Understand the interdependence between these processes and the response of coastal ecosystems to environmental and human stressors will allow to better manage and protect them.

In this context and objective, we monitored metabolic fluxes at community scale in a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Calvi (Corsica, France) at -10 m depth. This monitoring contributes to the study of the biology and ecology of the posidonia meadow since the 1970s at this site by ULiège from STARESO. This high-frequency monitoring over 12 years (2006-2018) was carried out with a permanent mooring equipped with oxymeters. This allowed us to compute by a mass balance of O<sub>2</sub> the gross primary production (GPP), community respiration (CR) and net community production (NCP) over 3275 24h-cycles. GPP, CR and NCP were highly variable whatever the time scale (daily, seasonal, year-to-year). Day-to-day and seasonal variability of metabolic fluxes follows the one of solar irradiance. Solar irradiance, water temperature and chlorophyll *a* were the main variables responsible for the inter-annual variations of metabolic fluxes. We also observed the response of the meadow to extreme weather conditions that nowadays are extreme events (heat-wave, absence of fall-winter storms, ...) that could become the normal situation in future with climate change in the around Mediterranean Sea. Nowadays, GPP peaks in late Spring / early Summer (May-July), when day length is maximal and seawater temperature optimal (17°C to 20°C), the seawater temperature peaking seasonally (~24°C) in late August.

This favorable conjunction of light and temperature for posidonia will not be maintained with a 3°C increase of seawater temperature projected for 2100. Climate models predict that storms in autumn and winter will decrease during the next decades. Data collected during years characterizes by absence of fall storms and/or of mild winters with low winds showed a decrease of both GPP and CR. We showed that this decrease was probably related to the absence of the export of litter, which shadows the benthos, blocking the development of sciaphyle flora. Further, a large part of nutrients stored by *P. oceanica* are absorbed by leaves from the water column. Mild and calm winters favor an early stratification of the water column, re-enforcing its oligotrophic nature. The mooring of oxymeters was an efficient and robust tool to carry out the monitoring of the *P. oceanica* meadow.

We made incubations with benthic chambers during the first three years of the monitoring allowing to make the full budget of inorganic and organic carbon. The *P. oceanica* meadow is largely autotrophic at annual and community scales as GPP is higher than -CR (NCP>0) with 83, -60 and 23 mol de C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> for GPP, CR and NCP, respectively. NCP was positive for 90% of the 3275 daily cycles. The incubations showed that a dissolution of calcium carbonate occurred in the meadow, at a rate of 7 mol Ca CO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>. For seawater pH and total alkalinity standard conditions, this corresponds to an additional sink of 4 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> to be added to 23 moles de CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> sustained by NCP. The *P. oceanica* meadow at -10 m in the Bay of Calvi is a net sink of CO<sub>2</sub> of 27 moles de CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>.

## Résumé

La population humaine croît de manière exponentielle avec un déplacement de plus en plus marqué vers la zone côtière. On estime que plus de 70% de la population mondiale vivra et/ou travaillera à moins de 100 km des côtes d'ici 2050. Ce changement déjà en route depuis des décennies, a et va encore imposer des bouleversements considérables aux écosystèmes côtiers. De plus, les changements climatiques vont lourdement impacter les littoraux mondiaux et leurs biotopes (augmentation du niveau de l'océan, changement du régime des vents, hausse de la température de l'eau de mer,...). Or la frange littorale de l'océan est la source de près de 40% des biens et services rendus à l'humanité par l'ensemble des écosystèmes mondiaux. Il est donc important d'étudier les différents écosystèmes côtiers en terme biogéochimique pour suivre leur évolution. La compréhension de l'interdépendance entre ces processus et de la réponse des écosystèmes côtiers aux facteurs de stress environnementaux et humains permettra de mieux les gérer mais aussi de mieux les protéger.

C'est dans ce contexte et ce but que nous avons effectué un suivi des flux du métabolisme à l'échelle de la communauté sur un herbier à *Posidonia oceanica* en Baie de Calvi (Corse, France) par -10 m de fond. Ce suivi contribue à l'étude de la biologie et écologie de l'herbier de posidonie mené depuis les années 1970 sur ce site par l'ULiège grâce à STARESO. Ce suivi a été réalisé à haute fréquence sur une durée de 12 ans (2006-2018) grâce à un mouillage permanent muni d'oxymètres (optodes). Ce dispositif nous a permis de déterminer, par bilan de masse d'O<sub>2</sub>, la production primaire brute (PPB), la respiration communautaire (RC) et la production communautaire nette (PCN) pour 3275 cycles de 24h. Il apparaît clairement que la PPB, RC et PCN sont hautement variables et ce quel que soit la fenêtre temporelle (jour, saison et année). La variabilité au jour le jour, de même que saisonnière suit celle de l'insolation solaire. Par contre, le suivi à haute fréquence durant 12 ans nous a permis de montrer que l'insolation, la température de l'eau de surface et la concentration en Chlorophylle *a* étaient les paramètres principaux responsables des variations interannuelles des flux métaboliques. Ce suivi nous a aussi permis d'enregistrer les réponses de l'herbier à des situations aujourd'hui extrêmes (vagues de chaleur, absence de tempête automnale,..) qui pourraient devenir la norme pour le pourtour méditerranéen dans le futur avec les changements climatiques. Actuellement le maximum de PPB a lieu fin du printemps-début d'été (Mai-Juillet), période durant laquelle la durée d'ensoleillement est à son maximum alors que la température de l'eau est optimale (entre 17 et 20°C), le maximum de température de l'eau de surface (~24°C) n'arrivant que fin août.

Avec un réchauffement de 3°C de l'eau de surface attendu pour 2100 sur la totalité de l'année cette conjonction favorable à la posidonie de lumière/température ne sera plus maintenue. Les modèles climatiques montrent que la fréquence des tempêtes en automne et en hiver va diminuer dans les prochaines décennies. Les données récoltées pendant les années caractérisées par l'absence de tempêtes automnales et/ou d'hiver peu venteux et doux ont montré une diminution importante aussi bien de la PPB que de la RC. Nous avons montré que cette diminution était certainement liée à la non exportation de la litière, ce qui a pour conséquence de faire écran à la lumière solaire sur le benthos empêchant par la même le développement d'une flore sciaphylle. De plus, une part importante des nutriments stockés par *P. oceanica* est captée dans la colonne d'eau par les feuilles. Des hivers doux et calmes sont propices à une stratification précoce de la colonne d'eau, ce qui renforce le caractère oligotrophe de celle-ci. Un mouillage permanent muni d'oxymètres s'est donc avéré être un outil efficace, robuste et performant pour réaliser un suivi de l'herbier à *P. oceanica*.

Nous avons déployé des cloches d'incubation benthiques dans les trois premières années de ce suivi ce qui nous a permis de réaliser un bilan complet en terme de carbone organique et inorganique. Nous pouvons affirmer que l'herbier à *P. oceanica* est très majoritairement autotrophe au niveau de la communauté car sur base annuelle, la PPB estimée est supérieure à la -RC (PCN >0) avec 83, -60 et 23 mol de C m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> pour respectivement la PPB, la RC et la PCN. Sur les 3275 cycles de 24 h, la PCN a été positive près de 90% du temps. Les incubations benthiques nous ont permis de montrer que l'herbier était le lieu d'une dissolution nette de carbonate à hauteur de 7 mol Ca CO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>. Dans les conditions de pH et d'alcalinité carbonatée de l'eau de mer, cela implique un puits supplémentaire de 4 moles de CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> à ajouter aux 23 moles de CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> nécessaire pour soutenir la PCN. L'écosystème à *P. oceanica* à -10 m en Baie de Calvi constitue donc un puits de CO<sub>2</sub> à hauteur de 27 moles de CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>.

# Table des matières

Chapitre 1- Introduction générale.....	2
1.1 Contexte général.....	2
1.2 Les magnoliophytes marines.....	5
1.2.1 Adaptations des plantes supérieures pour être considérée comme faisant partie des magnoliophytes marine.....	5
1.2.2 Les écosystèmes à magnoliophytes marines.....	10
1.2.3 L'herbier à <i>Posidonia oceanica</i> .....	14
1.3 Objectifs du travail.....	29
Chapitre 2 – Matériel et méthodes général.....	31
2.1 Description du site.....	31
2.2 Détermination des flux métaboliques par bilan de masse d'oxygène.....	36
2.2.1 Bilan de masse d'oxygène en eau ouverte.....	36
2.2.2 Bilan de masse d'oxygène utilisant des incubations benthiques.....	37
2.3 Principe de fonctionnement des optodes.....	38
2.3.1 Principe général.....	38
2.3.2 Mécanisme de fonctionnement.....	39
2.4 Mesure de la pression partielle en CO <sub>2</sub> .....	41
Chapitre 3 - Seasonal and inter-annual variations of community metabolism rates of a <i>Posidonia oceanica</i> seagrass meadow.....	43
3.1 Abstract.....	43
3.2 Introduction.....	44
3.3 Methods.....	45
3.3.1 Description of the study area.....	45
3.3.2 Mooring and anemometer.....	46
3.3.3 Computation of GPP, CR, and NCP by open water mass balance of O <sub>2</sub> .....	47
3.3.4 Computation of GPP, CR, and NCP by mass balance of O <sub>2</sub> in benthic chambers.....	48
3.3.5 Biometry.....	50
3.4 Results.....	50
3.5 Discussion.....	54

Chapitre 4 - Inter-annual variations over a decade of primary production of the seagrass <i>Posidonia oceanica</i> .....	61
4.1 Abstract.....	61
4.2 Introduction.....	61
4.3 Material and methods.....	63
4.4. Results and discussion.....	64
4.4.1 Seasonal and inter-annual variations of GPP in the <i>P. oceanica</i> meadow in the Bay of Revellata.....	64
4.4.2 Possible future evolution of GPP in <i>P. oceanica</i> meadows in response to warming and changes in occurrence of winter storms.....	72
Chapitre 5 - Net community metabolism of a <i>Posidonia oceanica</i> meadow.....	80
5.1 Abstract.....	80
5.2 Introduction.....	80
5.3 Material and methods.....	82
5.3.1 Site description.....	82
5.3.2 Moorings.....	82
5.3.3 Benthic incubations.....	82
5.3.4 Pore-water sampling.....	83
5.3.5 Laboratory analysis.....	83
5.3.6 Metabolic calculations and statistical analysis.....	83
5.4 Results and discussion.....	84
5.4.1 Seasonal and inter-annual variability of GPP, CR and NCP.....	84
5.4.2 Net community metabolic status.....	88
5.4.3 Comparison of community metabolic rates based on oxygen and inorganic carbon changes.....	89
5.4.4 Organic and inorganic carbon mass balance.....	92

Chapitre 6 - Synthèse et perspectives.....	102
6.1 Synthèse.....	102
6.1.1 Pourquoi avoir choisi l'herbier à <i>P. oceanica</i> en Baie de Calvi et pourquoi à 10 m de fond ?.....	102
6.1.2 Un mouillage muni d'oxymètre à -10 m de fond peut-il être utilisé pour suivre les flux métaboliques à haute fréquence.....	103
6.1.3 Quelles sont les variables principales dirigeant la production primaire brute de l'herbier à <i>P.oceanica</i> en Baie de Calvi ?.....	105
6.1.4 Quelle pourrait être l'origine du couplage entre la PPB et la RC ?.....	106
6.1.5 Quel est le statut trophique de l'herbier à 10 m de fond ? .....	106
6.1.6 Quelle est la contribution de la production et dissolution de CaCO <sub>3</sub> aux flux de carbone ? .....	107
6.1.7 Établissement de bilan de masse de carbone organique et inorganique associé à l'herbier à 10 m de fond .....	107
6.1.8 Quel pourrait être le devenir de l'herbier à <i>P. oceanica</i> dans le cadre des changements climatiques ? .....	110
6.2 Perspectives .....	112
Annexe - Flux métaboliques dans la litière de <i>Posidonia oceanica</i> et macroalgues épilithiques .....	113
Bibliographie générale .....	126
Liste des publications, colloques et congrès scientifiques .....	164

# Chapitre I

## Introduction générale

# Chapitre 1- Introduction générale

## 1.1 Contexte général

Selon une prévision de l'Organisation des Nations Unies (ONU), la population mondiale devrait passer de 7.3 milliards actuellement à 11.2 milliards en 2100 (ONU 2020). La tendance générale est au déplacement vers les zones côtières, ce phénomène est appelé « littoralisation ». Actuellement 20% de la population mondiale vit à moins de 30 km de la côte et 58% à moins de 100 km, ce dernier chiffre devrait atteindre plus de 70% en 2050 (Merkens et al. 2016). Ceci implique la transformation profonde du littoral avec des villes toujours plus grandes, des infrastructures urbaines toujours plus nombreuses, une pression sur le littoral toujours plus grande. Ceci a aussi pour conséquence des rejets de plus en plus importants de déchets tant solides que liquides ou gazeux, directement en mer ou amenés par le réseau hydrique et les courants atmosphériques.

Selon la Conférence des Nations Unies sur le Commerce et le Développement (UNCTAD), avec la mondialisation, le transport maritime est devenu, de très loin, le premier mode de transport mondial de marchandises puisqu'en 2018, il représentait plus de 80% du trafic (UNCTAD 2019). Cet état de fait entraîne la création de ports de plus en plus grands et donc la destruction de nombreux biotopes côtiers. Pour réduire les temps et coûts d'acheminement des marchandises, les entreprises ont tendance à se rapprocher des voies de communication et donc des côtes. La boucle est bouclée.

De plus, les zones côtières sont des hauts lieux du tourisme mondial, qui charrie avec lui hôtels et aménagements touristiques. Selon l'Organisation Mondiale du Tourisme (UNWTO), en 2017, le tourisme était la troisième industrie du monde après l'industrie chimique et celle des carburants (UNWTO 2019). L'industrie du tourisme participait pour près de 8% au Produit Intérieur Brut (PIB) mondial, alors que les deux autres y participaient à égalité pour près de 10% chacun. Selon l'UNWTO, en 2017, plus de 75% des voyages touristiques se sont déroulés dans des zones côtières.

L'homme participe de manière importante aux changements climatiques par l'émission des gaz à effet de serre, la déforestation, la destruction des biotopes,... (IPCC 2013). Les implications de ces changements sur le domaine océanique seront importantes. L'augmentation de la température de l'atmosphère va entraîner la fonte des inlandsis et glaciers continentaux. Cette fonte conjointement à l'augmentation de la température de surface de l'eau de surface océanique sont responsables de la montée du niveau des océans. Ces deux phénomènes sont considérés comme également responsables de l'augmentation du niveau des océans de  $3 \text{ mm an}^{-1}$  (e.g. Rahmstorf 2007). L'augmentation du niveau des mers va avoir un impact direct sur les écosystèmes de l'océan côtier. Par exemple, les limites inférieures des herbiers à magnoliophytes marines vont « mécaniquement » se déplacer. Les plages sont déjà soumises à des érosions plus importantes (Vitousek et al. 2017). Les changements climatiques vont avoir des influences sur les régimes des vents. Les modèles prédisent, entre autres, une diminution de la cyclogenèse dans le Golfe de Gènes (Donat et al. 2010). L'augmentation de la température de surface de l'eau de mer va impacter particulièrement les écosystèmes côtiers dont certaines espèces sont sensibles aux fortes températures, la même augmentation entraîne la migration d'espèces tropicales dans les eaux plus nordiques. Zenetos (2010) estimait à un millier les espèces étrangères se trouvant en mer Méditerranée, la très grande majorité provenant des zones tropicales. La tendance entre janvier 2006 et avril 2008 a été une augmentation de l'ordre 2 à 3 nouvelles espèces par 2 semaines. Toujours en Méditerranée, Azzurro et al. (2019) ont recensé 75 espèces de poisson d'origine d'eau chaude capturées par 95 pêcheurs professionnels de 9 pays du pourtour méditerranéen (Boudouresque et al. 2006; 2012; Raitso et al. 2010).

Il semble évident que la pression humaine va augmenter de manière importante sur le domaine marin et plus particulièrement sur les zones côtières.

L'océan côtier est l'interface entre le domaine terrestre, l'océan ouvert et l'atmosphère. Il s'agit de la partie du domaine océanique comprise entre la partie du continent influencée par l'onde de marées et l'isobathe des 200 m, soit la moyenne de la profondeur du sommet du talus continental. Cette surface a varié au cours de l'histoire géologique de la Terre. Les variations majeures du niveau des mers et océans sont attribuées aux fluctuations de l'activité des dorsales océaniques d'une part, et au volume des glaces polaires, d'autre part. À ces variations nous pouvons ajouter les fluctuations dues aux variations thermiques des masses d'eau. La surface actuelle de l'océan côtier est de  $26 \times 10^6$  km<sup>2</sup>, soit 7% du domaine océanique (Gattuso et al. 1998). La pénétration de la lumière permet l'établissement d'écosystèmes benthiques basés sur la photosynthèse de la frange maritime du milieu littoral. Dans l'océan côtier, la production primaire peut s'effectuer aussi bien dans la colonne d'eau que sur le benthos, à condition que la turbidité de l'eau permette à la lumière d'atteindre ce fond. Dans l'océan ouvert celle-ci ne peut se faire que dans les premiers 200 mètres de la colonne d'eau. Le caractère frontalier de la frange littorale implique l'existence de très nombreuses interactions et échanges entre le domaine continental et l'océan côtier. Ainsi, les fleuves sont la source de grandes quantités de matière organique, de nutriments et de matière inorganique pour l'océan côtier. L'océan côtier est lui-même lieu d'échange de matière et d'énergie depuis et vers l'océan ouvert. C'est aussi un lieu d'échange croisé avec l'atmosphère. Avec 350.000 km de littoral, l'océan côtier comporte une grande diversité d'écosystèmes, comme les estuaires, les écosystèmes à magnoliophytes marines, les mangroves, les marais salants, les prairies de Laminariales (« kelp » en anglais), les récifs coralliens et le reste du plateau continental (Gattuso et al. 1998). Ces écosystèmes présentent une composante autotrophe, généralement dominante, au niveau de leur communauté (e.g. Gattuso et al. 1998 ; Duarte et al. 2005; 2010 ; Bouillon et al. 2008). Cela veut dire que ces écosystèmes produisent plus de matière organique grâce à la production primaire brute que ce qu'ils n'en consomment par la respiration. Pour ce qui est des estuaires, à l'inverse, ils ne peuvent fonctionner que grâce à un apport continu de matière organique, soit latéralement (par exemple : marais tidal en zone tempérée et boréale ou mangrove en milieu tropical), soit par les rivières.

Pendant longtemps, l'océan côtier n'a suscité que peu d'intérêt, de par sa faible surface ou de par la complexité de ce système. Mais depuis une vingtaine d'années, les recherches se sont développées (Gattuso et al. 1998 ; Duarte et al. 2005). D'une manière générale, divers auteurs estiment que l'océan côtier est responsable de 14-30% de la production primaire nette océanique, de 80% de l'enfouissement du carbone organique, de 90% de la minéralisation sédimentaire et de 50% de la précipitation de carbonate (Gattuso et al. 1998 ; Duarte et al. 2005; 2010). Avec la problématique de l'accumulation du dioxyde de carbone dans l'atmosphère, l'étude et la quantification des différents puits et sources de carbone sont devenu une nécessité. Dans ce cadre, les milieux côtiers apparaissent comme des acteurs de premier ordre. Les écosystèmes à macrophytes sont des puits de carbone (Gattuso et al. 1998). D'après Duarte (2005), les communautés à macrophytes prennent une part de 50% sur le stockage à long terme du carbone réalisé par l'océan mondial. Sur un enfouissement total de 244 Tg (1012 g) de carbone dans l'océan mondial, 111 Tg le sont dans les communautés à macrophytes, 126 Tg dans l'océan côtier sans macrophyte (delta, estuaire,...) et 6 Tg dans l'océan profond. Il est à remarquer que la partie enfouie est minime par rapport à la production (environ 7%). Ceci implique que la majeure partie de la production sera exportée vers les communautés adjacentes. Lors d'une revue critique des données de l'Organisation des Nations unies pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) pour les années 1950 à 2014, Palomares et al. (2020) estiment que plus de 90% des prises de poissons et d'invertébrés l'ont été dans la zone côtière. Constanza et al. (1997) ont calculé qu'à l'époque 43% de la valeur économique mondiale en biens et services écosystémiques provenaient de l'océan côtier. Barbier et al. (2011) et Barbier (2019) ont publié une synthèse de l'état des lieux des écosystèmes côtiers. D'après ces auteurs 50% des marais salants, 35% de mangroves, 30% des récifs coralliens et 29% des herbiers à magnoliophytes marines ont été perdus ou détériorés. Ceci a entraîné la perte de 33% des prises de poissons et d'invertébrés associés à ces herbiers.

La dégradation des écosystèmes côtiers a entraîné une diminution des biens et services rendus par ces derniers. Par exemple, 69% des écosystèmes côtiers servant de nurseries à de nombreuses espèces d'intérêt commercial ont été touchés ; de même, 63% du pouvoir filtrant et détoxifiant de ces écosystèmes côtiers a été perdu. La dégradation des biotopes et la perte de biodiversité ont favorisé l'arrivée d'espèces invasives. Par exemple, dans le bassin méditerranéen, les herbiers à *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile, 1813 sont envahis par des algues tropicales (*Caulerpa spp*) (e.g. Williams 2007; Holmer et al. 2009). Les écosystèmes côtiers comme les mangroves, les récifs coralliens ou les herbiers à magnoliophytes marines sont des barrières naturelles à l'action des vagues sur le littoral. De par leur altération et/ ou disparition, la houle moins atténuée atteint plus facilement les côtes. Que cela soit au quotidien ou lors d'évènements plus violents (tempêtes Tsunamis, ...), les côtes seront moins bien protégées (Koch et al. 2009). Ainsi le mauvais état des écosystèmes côtiers pourrait expliquer en partie l'effet désastreux du tsunami du 26 décembre 2004 dans la région Indo-Pacifique (Cochard et al. 2008). Le niveau de l'océan augmente et cette montée est actuellement de l'ordre de 3 mm an<sup>-1</sup> (Church & White 2006). Dans certains scénarios concernant les gaz à effet de serre, le GIEC (Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat) prévoit que cette vitesse de montée pourrait doubler au cours de ce siècle (e.g. Nicholls & Cazenave 2010). Les écosystèmes côtiers, par leur croissance et leur nature dynamique (à l'exception des récifs coralliens (Perry et al. 2018), à croissance trop lente), pourraient suivre ces variations du niveau des mers et océans et ainsi continuer à protéger les côtes. Avec la détérioration de ces écosystèmes cet ajustement « automatique » n'est plus possible.

Depuis des décennies, de nombreux auteurs (e.g. Boudouresque & Meinesz 1982; Kirby & Miller 2005; Barbier et al. 2011; de los Santos et al. 2019) s'accordent pour dire que les causes de la dégradation des écosystèmes littoraux sont à chercher dans la gestion du domaine côtier. Cela fait des décennies que l'on assiste passivement à la destruction des biotopes naturels pour permettre la construction de villes et de grandes infrastructures portuaires, industrielles et touristiques ; des décennies que des études objectivent l'eutrophisation des eaux de surface de l'océan côtier et les marées vertes dues aux rejets d'eaux usées (peu ou pas traitées) et à l'hyperfertilisation des sols cultivés ; que des auteurs mettent en garde contre la surpêche et la surexploitation des côtes par le tourisme et ce que cela implique comme destruction. Tous ces maux et leurs conséquences trouvent leur origine dans la 'littoralisation' de l'espace côtier. Avec la littoralisation, une proportion de plus en plus importante de la population mondiale dépend et dépendra des ressources de l'océan, et plus particulièrement de celles de la zone côtière. Cette dépendance sera non seulement alimentaire mais l'océan côtier sera aussi un acteur majeur pour la production d'énergie, le transport, les industries ou les loisirs. Pour lutter contre les effets néfastes de la littoralisation sur les écosystèmes côtiers, il est important d'en étudier le fonctionnement biogéochimique. La compréhension des processus physiques, chimiques, biologiques qui caractérisent les écosystèmes côtiers, la compréhension de l'interdépendance entre ces processus et de la réponse des écosystèmes côtiers aux facteurs de stress environnementaux et humains permettra de mieux les gérer et les protéger.

Avec l'augmentation rapide de l'occupation des zones côtières, il est également important d'en cartographier précisément les écosystèmes et de suivre leur évolution. Ce suivi est nécessaire pour pouvoir les gérer durablement, objectiver et intervenir sur les dommages existants en liens avec des pressions et facteurs de stress anthropiques, ou lors d'accidents écologiques. Dans le cadre des changements climatiques, grâce aux suivis temporels à haute fréquence, il est possible d'enregistrer l'impact sur des écosystèmes d'évènements actuellement occasionnels comme des vagues de chaleurs, le changement de la fréquence des tempêtes. Avec de telles informations, les scientifiques seraient en mesure de modéliser et prédire le devenir des écosystèmes, car ces évènements rares aujourd'hui pourraient devenir la norme dans quelques décennies.

## 1.2 Les magnoliophytes marines

Den Hartog & Kuo (2006) définissent les magnoliophytes marines comme étant des angiospermes exclusivement du domaine marin. Il s'agit d'un groupe écologique donc fonctionnel et non d'un groupe taxonomique. Le nombre de familles, de genres et d'espèces fait débat entre de nombreux spécialistes, et leur identification et classification a fait récemment encore l'objet de publication (Dilipan et al. 2018). Dans le présent travail, nous utiliserons la classification donnée par Den Hartog & Kuo (2006). Il existe 64 espèces de magnoliophytes marines réparties dans douze genres correspondants à quatre familles exclusivement marines (Zosteraceae, Cymodoceaceae, Posidoniaceae et Hydrocharitaceae), auxquelles il faut ajouter deux espèces provenant de familles non exclusivement marines : *Ruppia aff. tuberosa* et *Lepilaena marina* (Ruppiaceae et Zannichelliaceae, respectivement). Des analyses récentes de fossiles datant de la fin du Crétacé et du début de l'Eocène ( $\pm 60$  millions d'années) semblent montrer que les magnoliophytes marines seraient apparues dans la mer Téthys pour ensuite se répandre dans la quasi-totalité de l'océan mondial (Larkum et al. 2018). Les magnoliophytes marines appartiennent à un ordre de plantes à fleurs aquatiques, immergées ou de zones humides : les Alismatales (Larkum et al. 2018). Les fossiles racontent que des angiospermes terrestres de la fin du Jurassique ( $\pm 105$  millions d'années) se sont différenciées pour donner l'ordre des Alismatales qui ensuite ont conduit à l'apparition des magnoliophytes marines actuelles (Waycott et al. 2018).

Quatre caractéristiques sont en général citées comme devant être acquises par une plante supérieure pour être considérée comme faisant partie des magnoliophytes marines (Kuo & den Hartog 2006). Elle doit:

- pouvoir vivre la totalité de son cycle vital en milieu halin;
- pouvoir se développer en étant totalement immergée;
- être munie d'organes d'ancrage (racines, crochets) permettant de lutter contre les courants et les vagues;
- pouvoir être pollinisée en milieu marin.

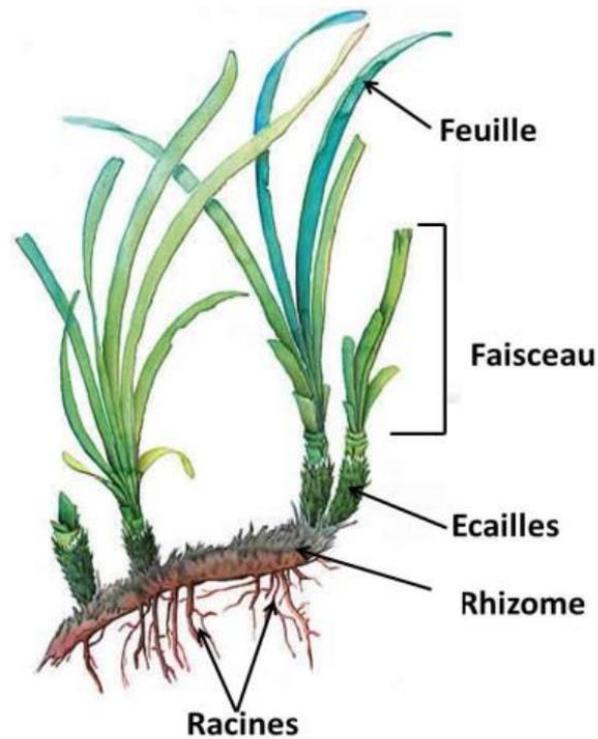
### 1.2.1 Adaptations des plantes supérieures pour être considérée comme faisant partie des magnoliophytes marines

Pour répondre à ces critères d'appartenance, les adaptations ont dû être importantes. Les différentes familles de magnoliophytes marines ont développé, lors de leurs colonisations successives du milieu marin côtier, des stratégies parfois similaires, et des adaptations plus spécifiques. Nous développerons plus particulièrement les principales caractéristiques et adaptations de l'espèce étudiée dans le cadre du présent travail, *P. oceanica*, magnoliophyte marine dominante et endémique de la Mer Méditerranée qui en colonise l'essentiel des côtes.

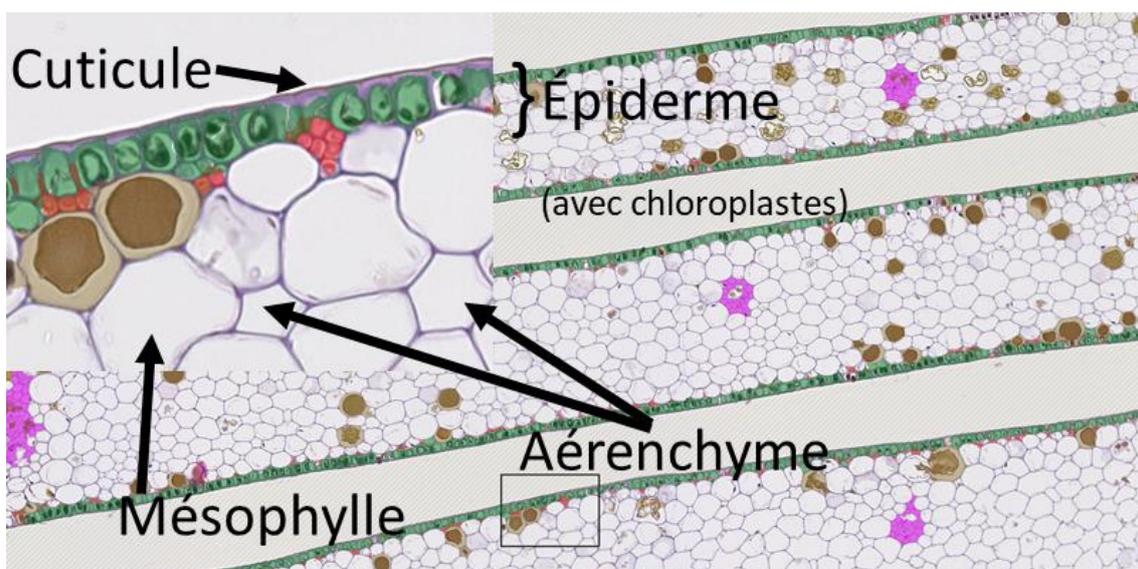
#### a) Les adaptations des feuilles:

Dans l'eau, la vitesse de diffusion de la matière (gaz, molécules et ions) est beaucoup plus faible que dans l'air (James & Larkum 1996). Pour favoriser les échanges de matière ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$ , nutriments, ...), les feuilles de *P. oceanica* sont rubanées (Fig. 1.1), ce qui permet d'avoir un rapport surface volume plus élevé. Dans l'eau, il n'y a pas besoin de réguler l'évapotranspiration ni les échanges de gaz avec l'atmosphère ; les stomates ont donc disparu. La Figure 1.2 (Debeir et al. 2019) montre une coupe transversale d'une feuille de *P. oceanica*. Les feuilles sont recouvertes d'une fine cuticule qui est perméable. Sous celle-ci, se trouve l'épiderme, monocouche, constitué de cellules riches en chloroplastes. Il y a présence d'un système lacunaire bien développé, l'aérenchyme, qui parcourt la totalité de la plante (Kuo & den Hartog 2006). Celui-ci permet la circulation des gaz, en premier lieu de l'oxygène produit par les feuilles vers les parties non photosynthétiques du sédiment (racines et rhizomes). Le  $\text{CO}_2$  de l'aérenchyme peut être utilisé par les feuilles pour réaliser la photosynthèse.

Les cellules de l'épiderme sont en contact intime avec les lacunes remplies de gaz, ce qui va favoriser les échanges gazeux lors de la photosynthèse. La présence de lacunes remplies de gaz assure à la feuille une flottabilité positive, cette flottabilité positive fait aussi partie de l'adaptation. L'aérenchyme est pourvu de septa (Kuo & den Hartg 2006) qui peuvent se refermer si la feuille est coupée par un brouteur ou arrachée par une houle trop violente. Cette caractéristique physiologique permet à la plante de ne pas être envahie par de l'eau de mer lors d'une coupure accidentelle de la feuille.



**Figure 1.1** : Schéma d'un rhizome de *P. oceanica* comportant 4 pousses (Abadi 2012).



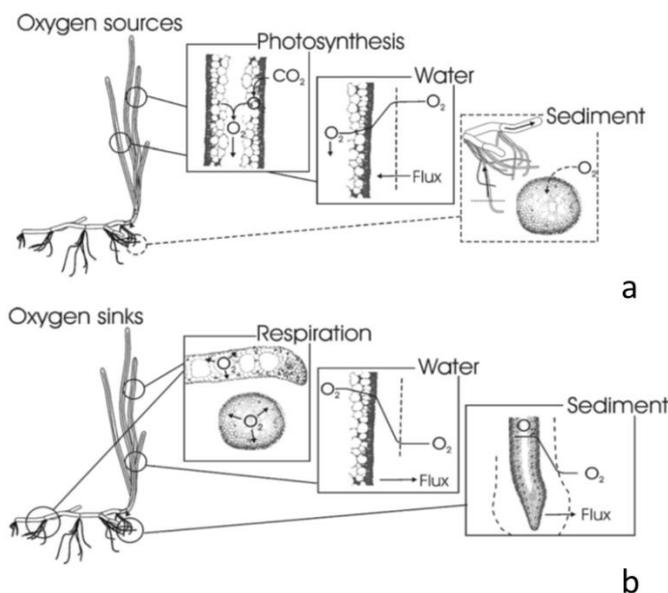
**Figure 1.2** : Coupe transversale d'une feuille de *P. oceanica* (d'après Debeir et al. 2019).

b) Ancrage dans le sédiment :

Le fait de vivre constamment immergée dans une Mer Méditerranée peu soumise à l'action des marées implique que *P. oceanica* n'a qu'un accès restreint à la lumière, et ce durant tout le cycle diurnal. La lumière est rapidement absorbée dans l'eau et diminue exponentiellement avec la profondeur. Gobert (2002) a réalisé des mesures d'absorption de lumière dans une baie oligotrophe de la Méditerranée, la Baie de Calvi, à -10 m de profondeur : au zénith, en été, 70% de la lumière est absorbée par la colonne d'eau, et en hiver avec un soleil plus rasant cette proportion atteint 90%. Les herbiers à *P. oceanica* ont un effet d'auto-ombrage important dû à la taille et à la forte densité de pousses. A cette faible accessibilité à la lumière, la plante répond par les caractéristiques physiologiques de ses feuilles listées ci-dessus qui en optimisent l'absorption: d'une part la fine cuticule ne s'oppose que faiblement au passage de la lumière et d'autre part les chloroplastes se trouvent dans l'épiderme juste en dessous de la cuticule.

c) Les adaptations pour les racines et rhizome :

Le sédiment est anoxique à seulement quelques millimètres de profondeur (Holmer et al. 2003). Lors de la diagenèse dans le sédiment marin en anoxie, les fortes concentrations en sulfates de l'eau de mer en regard des faibles concentrations en nitrate font que la sulfato-réduction sera prépondérante par rapport à la dénitrification (Canfield 1988). Cela résulte en la production essentiellement de sulfures ( $\text{HS}^-$ ) qui sont de puissants phytotoxiques. Pour lutter contre les molécules et ions réduits toxiques, les magnoliophytes marines utilisent l'aérenchyme pour exporter de l'oxygène dans le sédiment (Fig. 1.3). La plante crée ainsi un manchon de quelques dizaines de  $\mu\text{m}$  de sédiment oxygène autour de la pointe de ses racines (Borum et al. 2006). Si la photosynthèse ne suffit pas, de l'oxygène peut être pompé depuis la colonne d'eau pour être ensuite transférée vers le sédiment. Bien que ce mécanisme n'ait, à notre connaissance, jamais été démontré directement pour *P. oceanica*, il l'a été pour d'autres magnoliophytes marines dont *Zostera marina* et *Z. muelleri* (Brodersen et al. 2015a ; 2015b). Ce mécanisme peut être déduit, indirectement pour *P. oceanica*, de la stabilisation ou de la diminution des concentrations des espèces réduites du soufre alors que la vitesse de sulfato-réduction est élevée dans le sédiment d'un herbier à *P. oceanica* (e.g. Holmer 2003).



**Figure 1.3 :** Schémas représentant le mouvement et flux d'oxygène dans les magnoliophytes marines. La partie a concerne l'acquisition d'oxygène et la partie b, la consommation d'oxygène. Il est à noter que l'acquisition d'oxygène (panneau a) au niveau des racines n'est que très rare car le sédiment est généralement anoxique (Borum et al. 2006).

Les herbiers sont soumis à une constante « pluie » de particules sédimentaires. Cette sédimentation permet d'un côté, l'enfouissement des rhizomes et donc de faciliter son ancrage sur substrat meuble, mais d'un autre côté, il oblige la pousse à investir dans la croissance verticale de ses rhizomes pour éviter l'enfouissement (Marbà & Duarte 1998). Les faisceaux de *P. oceanica* à croissance verticale sont appelés faisceaux orthotropes (voir plus - bas), en comparaison de ceux à croissance horizontale appelés plagiotropes, qui permettent la colonisation du substrat (Boudouresque et al. 2012). De plus, *P. oceanica* possède de très longues racines qui peuvent dans certains cas atteindre plusieurs dizaines de centimètres, ceci participe à l'ancrage de la pousse.

d) Reproduction en milieu marin:

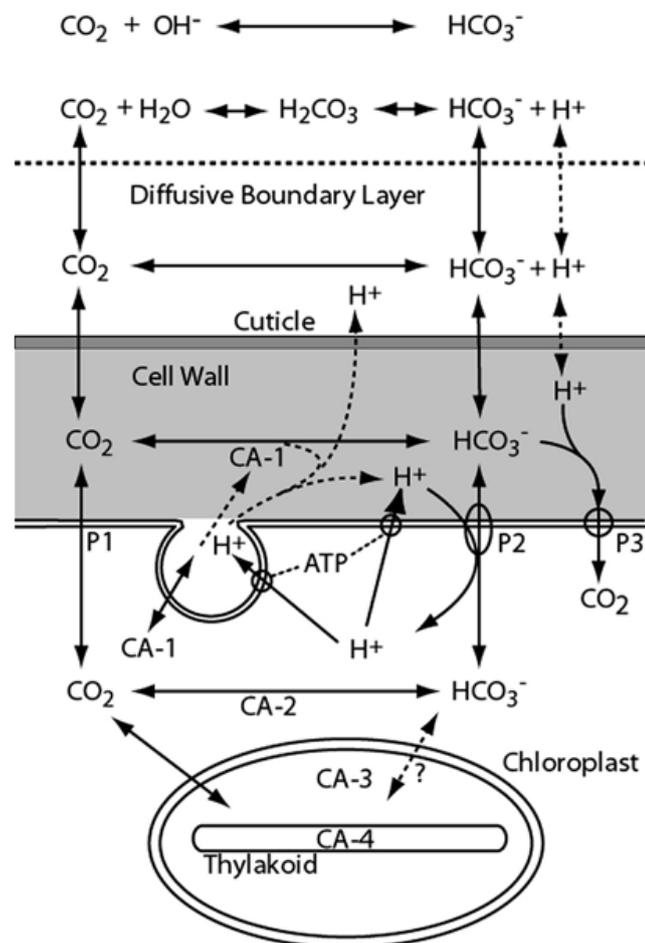
La reproduction de *P. oceanica* est essentiellement asexuée et se fait par simple bouturage. En ce qui concerne la reproduction sexuée, celle-ci s'effectue grâce à une pollinisation hydrophile (Ackerman 2006). *P. oceanica* a acquis diverses caractéristiques permettant de s'affranchir, lors de la pollinisation, de l'absence d'insectes et de vent en milieu marin. Les fleurs produisent des grains de pollen qui sont assemblés en filaments verticaux et se déplacent avec les courants. Les ovaires sont munis de stigmates ramifiés, ce qui favorise l'accrochage des filaments de pollen. De plus, la substance qui permet au pollen d'adhérer aux stigmates est insoluble dans l'eau, contrairement à son équivalent chez les plantes terrestres.

e) Acquisition du carbone inorganique en milieu halin:

Une autre adaptation de *P. oceanica* au milieu marin est sa capacité d'acquérir le CO<sub>2</sub> indispensable à la photosynthèse via les ions hydrogénocarbonate (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>). *P. oceanica* est une plante avec un métabolisme en C3 (Kuo & den Hartog 2006; Larkum et al. 2006) qui transforme le CO<sub>2</sub>, source de carbone inorganique, grâce à l'enzyme Ribulose 1,5 bisphosphate carboxylase/oxygénase (RubisCO) en un sucre en C6 instable. Celui-ci se décompose instantanément en un dérivé d'un sucre en C3 (3-phosphoglycerate) qui, lui, est stable. La dénomination de plante avec un métabolisme en C3 provient donc de ce sucre intermédiaire en C3 du cycle de Calvin-Benson. Pour réussir la colonisation du milieu marin, les plantes avec un métabolisme en C3 ont dû résoudre le problème de la faible disponibilité du CO<sub>2</sub> en milieu marin. Dans l'eau de mer, le pH se trouve en général aux environs de 8, et cette valeur de pH, la forme de loin la plus dominante du carbone inorganique est l'ion hydrogénocarbonate (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>). Or, le fonctionnement de la RubisCO requiert du CO<sub>2</sub>. De plus, lors de la photosynthèse, il y a production d'oxygène moléculaire qui peut se lier à la RubisCO lors de la photo-respiration. Cet oxygène doit donc être évacué pour ne pas inhiber la photosynthèse. Un autre problème est lié à la diffusion moléculaire des gaz qui, dans l'eau, est 10.000 fois plus lente que dans l'air (James & Larkum 1996). À l'interface entre l'eau et la paroi des cellules de l'épiderme, il existe une couche limite de diffusion moléculaire qui peut être d'une épaisseur relativement importante comprise entre 140 à 440 μm et variant en fonction de la turbulence de l'eau de mer (Borum et al. 2006). L'existence de cette couche va ralentir les transferts de matière aussi bien d'ions que de gaz. Dans la couche de diffusion, les gradients de concentrations sont les seuls moteurs des échanges à une température donnée et donc à coefficient de diffusion moléculaire donné. Les phanérogames ont acquis de nombreuses adaptations leur permettant de maximaliser leur métabolisme en milieu marin. La plus importante de ces adaptations est sans conteste la possibilité d'incorporer le HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> comme source de carbone inorganique. Cette possibilité est démontrée pour la majorité des espèces de magnoliophytes marines (e.g. Beer et al. 2002), y compris les espèces du genre *Posidonia* (Invers et al. 1999). Pour l'acquisition du carbone inorganique il existe principalement trois voies : l'une basée sur le CO<sub>2</sub>, les deux autres sur HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> (Larkum et al. 2006) :

- le CO<sub>2</sub> dissous dans l'eau de mer peut diffuser directement et passivement vers l'intérieur de la cellule, pour ensuite être intégré au cycle de Calvin-Benson.

- l'ion  $\text{HCO}_3^-$ , la forme la plus importante de carbone inorganique, ne peut traverser passivement la membrane cellulaire. Deux mécanismes sont alors possibles : soit l'ion  $\text{HCO}_3^-$  est transformé en  $\text{CO}_2$  à l'extérieur de la cellule, soit cette transformation est effectuée dans le cytoplasme mais il y a alors nécessité d'un transport membranaire actif. La Figure 1.4 illustre ces trois mécanismes.



**Figure 1.4 :** Schéma représentant les voies possibles d'acquisition du carbone inorganique lors de la photosynthèse (Larkum et al 2006).

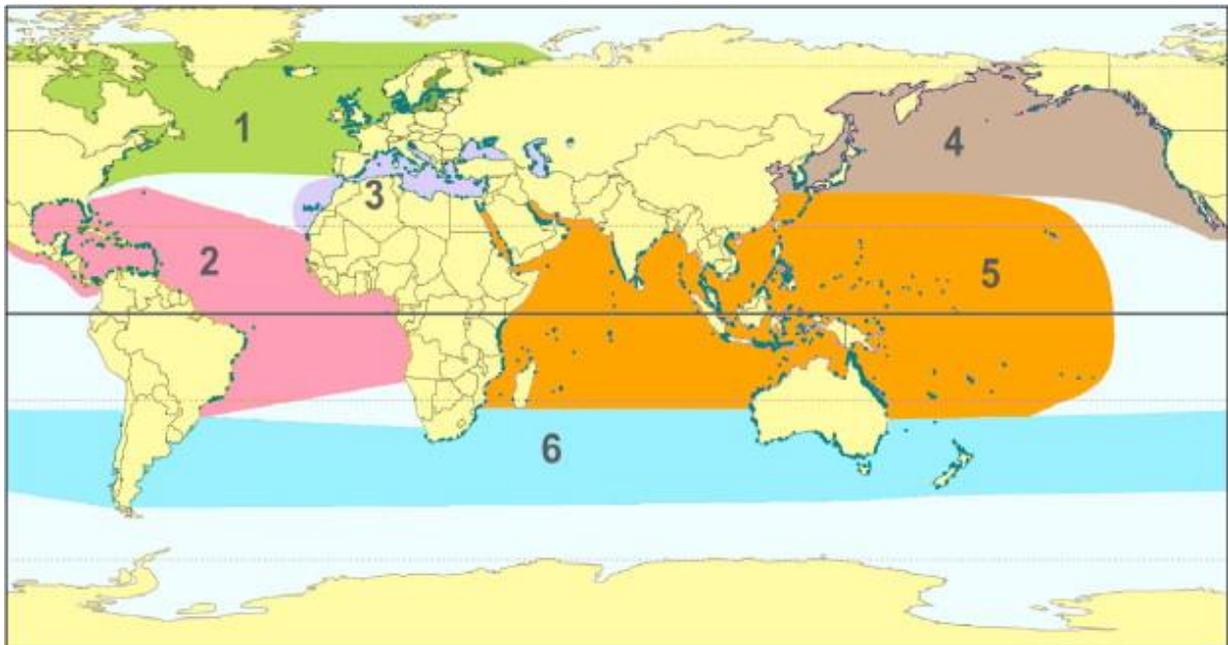
Dans le premier mécanisme d'incorporation du carbone inorganique (P1 sur la Fig. 1.4), le  $\text{CO}_2$  diffuse simplement au travers de la couche de diffusion. La concentration en  $\text{CO}_2$  pourrait être augmentée dans la couche de diffusion grâce à des protons produits par la cellule qui seraient exportés dans la couche de diffusion où ils réagiraient avec les ions  $\text{HCO}_3^-$  pour former du  $\text{CO}_2$  et de l'eau. Pour les seconde et troisième voies la cellule produirait une enzyme, l'anhydrase carbonique (Bager & Price 1994), qui convertit les ions  $\text{HCO}_3^-$  en  $\text{CO}_2$  dans la membrane (P3 sur la Fig. 1.4) avant que le  $\text{CO}_2$  ne traverse passivement la membrane cellulaire. Le troisième mécanisme d'incorporation (P2 sur la Fig. 1.4) serait dû à un transport actif de l'ion  $\text{HCO}_3^-$  dans la cellule où l'action de l'anhydrase carbonique transformerait cet ion en  $\text{CO}_2$ . Les travaux de différents chercheurs (Raven et al. 1995; James et al. 1996; Björk et al. 1997; Invers et al. 2001; Raven et al. 2002) ont démontré que la prise de carbone inorganique dissous se faisait très majoritairement par l'assimilation de l'ion  $\text{HCO}_3^-$ . Pour Raven et al. (1995), le  $\delta^{13}\text{C}$  de la matière organique produite, inférieur à -10 ‰ indiquerait la seule utilisation de l'ion  $\text{HCO}_3^-$  par la plante. En Baie de Calvi le  $\delta^{13}\text{C}$  de *P. oceanica* est proche de cette valeur de -10 ‰ (Dauby et al. 1989).

## 1.2.2 Les écosystèmes à magnoliophytes marines

Les magnoliophytes marines forment de vastes « prairies » sous-marines et intertidales, mono- ou pluri-spécifiques appelées herbiers. Les structures des herbiers sont en de nombreux aspects assez similaires. Ils comportent deux compartiments producteurs : la phanérogame et ses épiphytes (Mateo et al. 2006; Borowitzka et al. 2006). Les herbiers ne sont que rarement la cible de macro- brouteurs. Il existe quelques exceptions avec, par exemple, le dugong (*Dugong dugong*) aussi appelé « vache de mer ». Le transfert d'énergie vers les autres niveaux de la chaîne trophique se fait essentiellement par la voie détritique. Les écosystèmes à magnoliophytes marines sont autotrophes au niveau de la communauté, c'est-à-dire qu'ils produisent un excédent de matière organique et d'oxygène. Ces excédents sont exportés vers les écosystèmes adjacents.

### 1.2.2.1 Répartition mondiale des magnoliophytes marines

Mis à part en Antarctique, les herbiers à magnoliophytes marines se développent dans la quasi-totalité de la zone côtière océanique (Fig. 1.5). Dans un récent article, McKenzie et al. (2020) estimèrent que la surface occupée par ces écosystèmes pourrait être de 266.000 km<sup>2</sup> si l'on fait la somme des 160.000 km<sup>2</sup> mesurés avec certitude aux 106.000 km<sup>2</sup> moins bien connus. Cette superficie représente 1% de l'océan côtier et 0.07% de l'océan mondial. À titre de comparaison, ces mêmes auteurs indiquent que les récifs coralliens, les mangroves et les marais salants occupent des surfaces de respectivement 290.000, 150.000 et 540.000 km<sup>2</sup>, alors que les estuaires occupent environ 1.000.000 km<sup>2</sup>.



**Figure 1.5 :** Localisations (points bleu) des herbiers à magnoliophytes marines documentés (Short et al. 2007). Bio-régions des magnoliophytes marines (Short et al. 2007) : 1. Atlantique Nord tempéré ; 2. Atlantique tropical ; 3. Méditerranée ; 4. Pacifique Nord tempéré ; 5. Indo - Pacifique tropical ; 6. Océans tempérés du sud.

Short et al. (2007) ont décrit la répartition des magnoliophytes marines en six bio-région. (Fig. 1.5). La région Atlantique Nord tempérée est caractérisée par une faible diversité (cinq espèces) dominée par *Z. marina*. La région Atlantique tropical comprend dix espèces dont trois, *Thalassia testudinum*, *Syringodium* filiforme et *H. wrightii* sont les plus répandues. Neuf espèces sont présentes dans la région Méditerranée, et *P. oceanica* y est prédominante. La région Pacifique Nord tempéré est caractérisée par une forte diversité (15 espèces) mais dominée par 3 genres, *Zostera*, *Ruppia* et

*Phyllospadix*. La région Indo-Pacifique tropicale est la plus diversifiée, avec 24 espèces et un genre très représenté : *Halophila*. La région des océans tempérés du sud comprend 18 espèces, sans domination de genre ou d'espèces. Certains genres ont une très large distribution géographique tandis que d'autres ont une distribution plus restreinte. Par exemple quatre genres (*Thalassia*, *Syringodium*, *Halodule* et *Enhalus*) ne se trouvent que dans des eaux chaudes tandis que cinq autres genres sont essentiellement présents dans des zones tempérées (*Phyllospadix*, *Heterozostera*, *Posidonia* et *Amphibolis*). Seul *Zostera marina* est capable de vivre au-dessus du cercle polaire, formant des herbiers au nord de la Norvège, en Islande et au Groenland mais aussi au nord de la mer de Béring. Cela en fait l'espèce la plus septentrionale. Quant à l'espèce la plus australe elle appartient aussi au genre *Zostera*, il s'agit de *Z. capensis*.

#### 1.2.2.2 Biens et services écosystémiques rendus par les herbiers à magnoliophytes marines

Les herbiers à magnoliophytes marines sont d'un très grand intérêt non seulement écologique, mais aussi économique. Ce qui suit ne se veut pas exhaustif mais reprend les principaux biens et services rendus par les herbiers en général, avec un accent plus particulier mis sur les herbiers à *P. oceanica*.

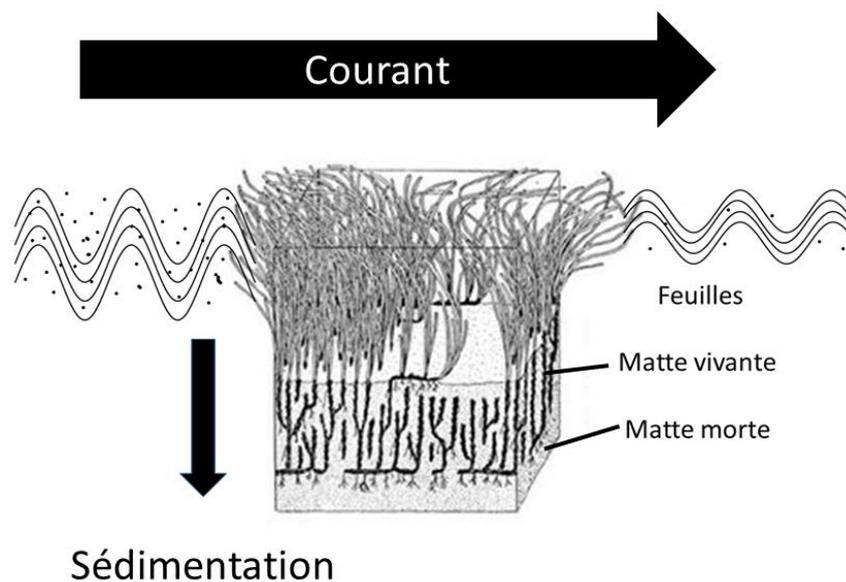
a) Les herbiers de magnoliophytes marines abritent une très grande biodiversité :

Les herbiers sont des frayères, des nurseries (Guidetti 2000) et un lieu de vie pour de très nombreuses espèces tant végétales qu'animales. En Méditerranée, plus de 400 espèces végétales et plusieurs milliers d'espèces animales, soit plus ou moins 20% des espèces recensées dans cette mer, se retrouvent dans les herbiers à *P. oceanica* (Boudouresque 2006). Les écosystèmes à magnoliophytes marines ont un rôle de nurseries pour plus d'un cinquième (Unsworth 2019) des 25 espèces de poissons les plus pêchées dans le monde. C'est le cas par exemples du colin d'Alaska (*Gadus chalcogrammus*), qui était en 2016 le poisson le plus pêché au monde, mais aussi de la sardine du Pacifique (*Clupea harengus*) et de la morue (*Gadus morhua*) qui étaient respectivement les sixième et onzième dans le classement des espèces pêchées (établi par la FAO, Unsworth, 2019). Dans les régions côtières de nombreux pays en voie de développement, la pêche locale et artisanale est la source de protéine animale la plus importante. Selon Cullen-Unsworth et al. (2014), la pêche le long des côtes mais aussi le ramassage d'invertébrés dans les herbiers à marée basse représentent une ressource essentielle pour ces populations pauvres. Plus d'un milliard de personnes vivent à moins de 100 km d'herbiers de magnoliophytes marines, dont une grande partie dans la région Indo pacifique. Par exemple, en 2012, plus de 50% (en masse) des poissons débarqués dans l'est de l'Indonésie étaient associés aux magnoliophytes marines. Dans une étude en 2012-2013 aux Caraïbes, Baker et al. (2015) obtinrent des résultats similaires. Dans les régions tropicales et subtropicales, les données de débarquements (13 études) montraient que  $79 \pm 18\%$  des captures dépendaient des herbiers (Unsworth 2019). Pour la Méditerranée, Jackson et al. (2015) estimèrent que 30 à 40% des prises étaient associées aux herbiers, ce qui représentait en 2012 une valeur marchande estimée à minimum 200 millions d'euros.

b) Les herbiers à magnoliophytes marines sont des ingénieurs côtiers :

Les herbiers transforment et stabilisent leur environnement. Pour ce qui est de *P. oceanica*, ses longues feuilles ralentissent le courant, ce qui va d'une part, entrainer une sédimentation des particules en suspension et d'autre part, empêcher la remise en suspension du sédiment (e.g. Gacia & Duarte 2001; Koch et al. 2006). Sur substrat meuble, la plante va croître verticalement par le développement de rhizomes verticaux (orthotropes) et ainsi éviter l'enfouissement (Fig. 1.6). L'ensemble de l'écosystème herbier à *P. oceanica* va donc croître vers le haut. La vitesse de croissance verticale est fonction de la profondeur et de l'hydrodynamisme, et est comprise entre 10 et 18 cm par millénaire pour les herbiers à *P. oceanica* (Mateo et al. 1997; Boudouresque et al. 2006). L'action concomitante de l'accumulation sédimentaire et le développement des racines et rhizomes de *P. oceanica* va créer une couche appelée mat. On peut donc définir la mat comme un ensemble

hétérogène composé de sédiments d'origines diverses, de racines et rhizomes de *P. oceanica*. Cette matre est plus ou moins « cimentée » par les carbonates de calcium et de magnésium produits par la décomposition in situ de certains débris épiphytes végétaux (algues corallines ...) et animaux (bryozoaires, polychètes ...) mais aussi produits par l'accumulation de tests et autres débris de coquilles (foraminifères, bivalves ...) (Marbà et al. 2006). La matre est donc une structure résistante mais dynamique. La croissance de la matre va impliquer le recouvrement de l'ancienne couche qui, elle, va mourir. La présence de l'herbier et surtout de l'existence de la matre fixe le sédiment, ce qui protège la côte et les plages de l'érosion : il stabilise ainsi le trait de côte. Parmi les différentes structures identifiées d'herbiers à *P. oceanica*, citons l'herbier récif barrière dont le seul nom illustre bien la fonction (Boudouresque et al. 2006). Le ralentissement du courant par les feuilles a aussi pour effet de diminuer la remise en suspension des particules sédimentaires; de ce piégeage résulte une diminution de la turbidité de la colonne d'eau. Une colonne d'eau moins turbide permet une meilleure pénétration de la lumière, et donc une production primaire benthique plus importante. Les feuilles de *P. oceanica* tombées pendant l'automne vont, en partie, s'échouer sur le rivage où elles formeront d'épaisses banquettes (Fig. 1.7). Il n'est pas rare de trouver des banquettes de plus d'un mètre de haut, de plusieurs mètres de large sur des étendues de plusieurs centaines de mètres de long (Mateo et al. 2003). Celles-ci protégeront les plages de l'érosion durant les tempêtes hivernales.



**Figure 1.6** : Schéma de l'effet des feuilles sur la colonne d'eau : en passant à travers l'herbier le courant est ralenti, ce qui entraîne une sédimentation des particules en suspension. (d'après Boudouresque et Meinesz, 2006)



**Figure 1.7 :** Banquettes de litière de *P. oceanica* sur la plage d'Ogliastro (Corse) en automne 2019.

c) La présence de l'herbier agit sur le maintien du bon état écologique des biotopes adjacents :

Les herbiers protègent les plages et permettent d'avoir des eaux claires. Ces effets bénéfiques sont non seulement vitaux pour la pérennité du milieu côtier, mais ils ont aussi des répercussions positives sur le tourisme. Selon l'Organisation Mondiale du Tourisme (institution spécialisée des Nations Unies ; UNWTO 2019), sur base annuelle, près du tiers des touristes mondiaux prennent leurs vacances sur le pourtour méditerranéen ; cela en fait la première destination de vacances au Monde. Pendant la période estivale de 2018, 350.000.000 de touristes se sont rendus dans cette région, ce qui représentait 51% du tourisme international à cette période. Les flux financiers sont très importants ; ainsi, le chiffre d'affaire annuel du tourisme en Méditerranée était de 570 milliards de dollars, soit 3% du PIB mondial. On peut donc dire que les herbiers à *P. oceanica* sont des acteurs économiques de premier ordre dans le bassin méditerranéen (UNWTO 2019).

d) Les herbiers sont aussi des acteurs de la séquestration du carbone :

Dans le cas de *P. oceanica*, comme évoqué précédemment, la matte est un ensemble de matière organique d'origines diverses, mais essentiellement composée de rhizomes, de racines, c'est-à-dire de matière carbonée très réfractaire, le tout compacté dans un ciment calcaire d'origine biogène. Malgré une forte activité bactérienne dans les premiers millimètres de la matte qui assure la reminéralisation pour partie de la matière organique (Holmer et al. 2003), la majeure partie du carbone organique de la matte va s'y trouver séquestrée pour des millénaires. La matte apparaît clairement comme un puits de carbone et de nutriments.

e) Les herbiers permettent de purifier la colonne d'eau de différentes manières :

- en provoquant la sédimentation de particules sur lesquelles des polluants peuvent être adsorbés ce qui les piègera dans les sédiments pour plusieurs milliers d'années (e.g. Serrano et al. 2011).

- en absorbant directement dans la biomasse des racines et rhizomes ou par déplacement depuis les feuilles des éléments traces (Hg, Cr, Ni, Pb, ...) et autres polluants vers les racines et rhizomes. Ceux-ci seront ainsi stockés dans la matière organique, vivante puis morte de la matte. Ce caractère bioaccumulateur permet d'utiliser les tissus des magnoliophytes marines comme bio-indicateurs de la qualité de l'eau et des sédiments. (e.g. Marbà et al. 2013; Richir & Gobert 2014).

- certaines magnoliophytes marines produisent des substances antibiotiques et antifongiques. Ces molécules, isolées, sont en mesure d'être utilisées pour lutter contre des agents pathogènes qui affectent aussi bien l'Homme que les poissons ou les invertébrés. Par exemple, *Halophila stipulacea*, *Cymodocea serrulata* et *Halodule pinifolia* produisent un composé dont le principe actif permet de lutter contre *Staphylococcus aureus* (e.g. Kannan et al. 2010).

- la présence d'herbiers de magnoliophytes marines aux côtés de fermes aquacoles permet de diminuer la concentration en nutriments dans la colonne d'eau à travers leur assimilation par la plante et ses épiphytes végétaux (e.g. Sandoval-Gil et al. 2016). L'herbier agit ici comme biofiltre.

La valeur monétaire des biens et services rendus par les herbiers à *P. oceanica* selon Vassallo et al. (2013), s'établit à 172 € m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> tandis que pour Campagne et al. (2015) elle serait comprise entre 283 et 513 € m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>.

### 1.2.2.3 Déclin des herbiers à magnoliophytes marines

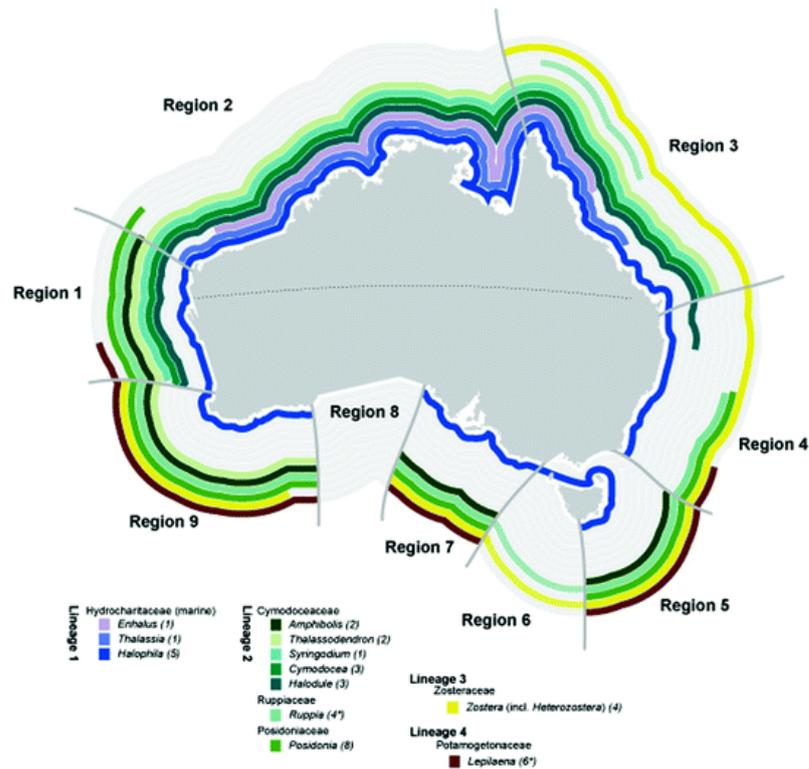
Waycott et al. (2009) ont synthétisé 1128 observations sur 215 sites d'herbiers couvrant la période allant de 1879 à 2006. Sur ces 215 sites, 128 étaient en régression, 51 étaient en croissance et 36 restaient inchangés. De plus, la vitesse de déclin des herbiers s'accélère : la perte était inférieure à 1% an<sup>-1</sup> avant 1940 mais était de 5% an<sup>-1</sup> entre 1940 et 1980. Waycott et al. (2009) ont calculé que pour la période allant de 1980 à 2006, la surface occupée par les herbiers avait diminué de 35%. Alors que la surface totale maximale occupée par ces 215 sites était de 11592 km<sup>2</sup> en 1879 elle n'était plus que de 3370 km<sup>2</sup> en 2006, soit à peine 29% (27 km<sup>2</sup> an<sup>-1</sup> d'herbier perdu). Pour 77 des 128 sites en déclin, Waycott et al. (2009) ont identifié essentiellement deux causes directes : le développement côtier et les travaux de dragage. Mais aussi une cause indirecte : la détérioration de la qualité de l'eau. Ces auteurs ont pu expliquer les raisons de l'expansion de 29 des 51 sites. Onze sites ont vu leur surface augmentée car la qualité de l'eau avait été améliorée. Pour les 18 autres sites, il s'agit d'une récupération normale suite à par exemple, une maladie, une tempête. Ce sont donc bien les mêmes facteurs qu'évoqués précédemment qui influent sur le déclin ou la récupération d'herbiers stressés.

Afin d'estimer l'amplitude du déclin mondial des herbiers à magnoliophytes marines, Waycott et al. (2009) extrapolèrent leurs observations à la totalité des herbiers. Avec une surface estimée à 177000 km<sup>2</sup> et une perte de 29%, ces auteurs calculèrent une perte de 51000 km<sup>2</sup> de surface d'herbiers en 127 ans. Il faut remarquer un certain biais dans la répartition géographique des sites étudiés, la très grande majorité des sites se trouvant en Amérique du Nord, en Europe et dans le sud de l'Australie. Dans une étude centrée sur l'Europe, de los Santos et al. (2019) arrivent à des conclusions similaires, tant pour les surfaces d'herbiers disparus que sur les causes de cette disparition.

### 1.2.3 L'herbier à *Posidonia oceanica*

La famille Posidoniaceae comporte un genre, *Posidonia* et neuf espèces. Huit d'entre-elles se rencontrent le long des côtes du sud de l'Australie (Fig. 1.8). La neuvième, *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile, 1813 est endémique de la Méditerranée (Gobert et al. 2006). Les estimations généralement acceptées pour l'étendue des herbiers à *P. oceanica* couvrant les fonds marins côtiers méditerranéens sont comprises entre 12.000 à 50.000 km<sup>2</sup> soit 0.5 à 2% de la surface totale de cette mer (e.g. Pasqualini et al. 1998 ; Bonacorsi et al. 2013 ; Telesca et al. 2015). Le grand niveau d'incertitude des surfaces occupées par les herbiers à *P. oceanica* découlait de la méthode d'estimation de celles-ci par le passé, basée sur l'extrapolation et non sur des mesures directes (Bonacorsi et al. 2013). Si la régression des herbiers de *P. oceanica* ne fait aucun doute, l'importance des surfaces exactes couvertes par ceux-ci fait l'objet de nombreux travaux cartographiques (e.g. Boudouresque et al. 2009 ; Jorda et al. 2012; Marbà et al. 2014). En 2015, Telesca et al. (2015) ont fait état des seules mesures directes de la surface occupée par les herbiers à *P. oceanica*. Ils obtinrent 12274 km<sup>2</sup> pour un trait de côte de 11907 km. D'un autre côté, ces mêmes auteurs déterminèrent que *P. oceanica* était absente sur 12622 km de trait de côte. Comme la ligne de côte pour la Méditerranée est de plus de

46000 km, il reste près de 25000 km de côte à explorer pour aboutir à une cartographie précise des surfaces colonisées par cette plante. En comparant les mesures obtenues et d'anciennes données, Telesca et al. (2015) estimèrent que les herbiers à *P. oceanica* ont vu leur surface réduite de 34% en 50 ans. de los Santos et al. (2019) propose, pour l'époque de 1869 à 2016, une perte d'un tiers des surfaces des herbiers à magnoliophytes marines européens. Plus particulièrement pour les herbiers à *P. oceanica*, ces auteurs ont recensé pour la même époque sur 57 herbiers couvrant une surface totale maximum de 38420 ha, une perte de 19% pour 37 sites et un gain de 0.5% pour 6 autres. Cela représente une perte totale de -6990 ha pour l'ensemble.



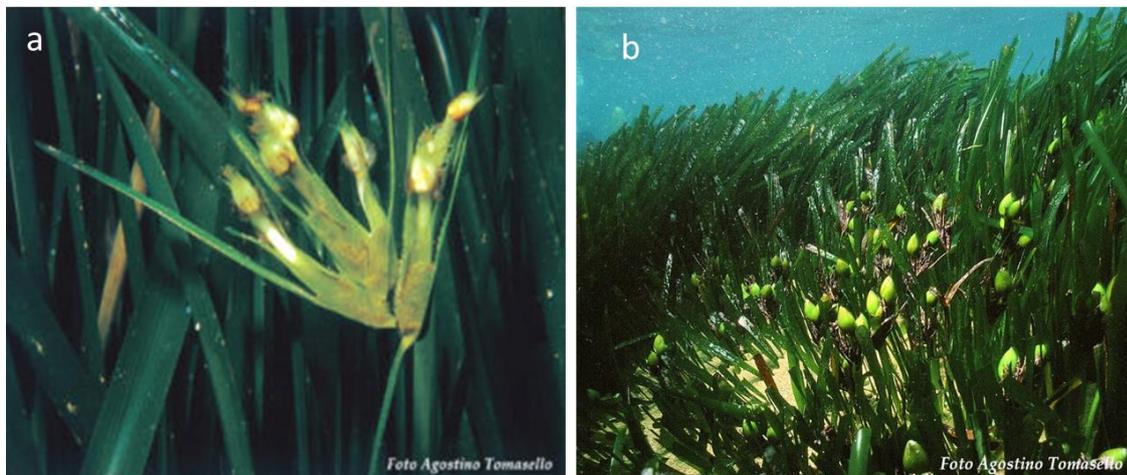
**Figure 1.8 :** Répartition des herbiers à magnéliophytes marines en Australie. Il est à remarquer que les 8 espèces endémiques de *Posidonia* ne sont présentes que dans la zone tempérée de l'Australie (Larkum et al. 2018).

### 1.2.3.1 Principaux compartiments de l'herbier à *Posidonia oceanica* impliqués dans les flux de carbone

#### a) *Posidonia oceanica* :

Les feuilles de *P. oceanica* sont rubanées et ont une croissance acropétale (i.e. de la base vers le sommet) (Boudouresque et al. 2012). Suivant la saison, elles peuvent mesurer de quelques cm à plus d'un m de long (Fig. 1.3). Leur largeur est assez constante, de 0.9 à 1.0 cm (Gobert 2002). Les feuilles à insertion alterne distique sont regroupées en un faisceau ; les nouvelles feuilles apparaissent en son centre. Les feuilles les plus âgées se trouvent donc à l'extérieur. Si la croissance a lieu tout au long de l'année, elle est plus importante au printemps (Gobert 2002). En automne et en hiver, les vieilles feuilles adultes sénescentes, plus ou moins nécrosées sont facilement arrachées par les nombreuses tempêtes sévissant en Méditerranée à ces époques. Le faisceau de feuilles de cette plante décidue est ainsi renouvelé une fois l'an. La base des feuilles mortes tombées reste fixée au rhizome pour donner les écailles. Le temps de vie moyen d'une feuille est compris entre 7 et 12 mois, suivant la période d'apparition de celle-ci. Le remplacement complet de la canopée de l'herbier, à - 10 m de profondeur, s'effectue en moyenne tous les 55 à 90 jours. La biomasse en matière sèche (ms) de feuilles de la canopée de l'herbier est, à - 10 m, d'environ 600 g<sub>ms</sub> m<sup>-2</sup> (Bay 1984; Gobert 2002). Le temps de vie d'une feuille et le temps de renouvellement de la canopée peuvent être considérés comme

relativement longs pour *P. oceanica* comparativement aux autres magnoliophytes marines (Waycott et al. 2006). Les tiges portant les faisceaux de feuilles portent le nom de rhizomes. Ils sont plus ou moins cylindriques avec un diamètre moyen de 0.97 cm. La distance entre deux faisceaux voisins est en moyenne de 2.81 cm. Leur croissance est très lente, de l'ordre du cm par an (Waycott et al. 2006). Ces rhizomes sont très lignifiés. Ils sont de deux types, l'un à développement horizontal (plagiotrope), l'autre à développement vertical (orthotrope). Les rhizomes plagiotropes permettent à la plante de coloniser le substrat tandis que les rhizomes orthotropes permettent à la plante de lutter contre l'ensevelissement consécutif à l'accumulation des sédiments. Les racines sont relativement droites et non ramifiées, elles ont un diamètre de 1.8 mm et peuvent mesurer quelques dizaines de cm de long. Ces racines ont deux rôles : un rôle d'ancrage de la plante et un rôle de prélèvement de nutriments dans le substrat (Boudouresque et al. 2006). L'ensemble rhizomes et racines a une biomasse relativement stable tout au long de l'année. A - 10 m de profondeur, celle-ci est d'environ 2000 g<sub>ms</sub> m<sup>-2</sup> (Bay 1984; Duarte et Chiscano 1999; Gobert 2002). La reproduction de *P. oceanica* s'effectue essentiellement par simple clonage, mais aussi par reproduction sexuée. Lors de cette dernière, la plante produit des fleurs (Fig. 1.9a) et des fruits (Fig. 1.9b). Les fruits, qui portent le nom d'olives de mer, ont une flottabilité positive et seront emportés par les courants marins. Après un certain temps, qui est fonction des conditions, le fruit coulera ou s'échouera sur le littoral. Si les conditions sont favorables (lumière, salinité, structure du sédiment ...), la graine germera et produira une jeune pousse, individu fondateur d'une nouvelle tache d'herbier. Il est à noter que dans le bassin nord occidental de la Méditerranée dont fait partie la Baie de Calvi, les floraisons de *P. oceanica* étaient très rares jusque dans les années 90, mais semblent devenir plus fréquentes (Gobert et al. 2001; Gobert 2002). Cette hausse du taux de floraison a été mise en relation par certains auteurs avec l'augmentation des épisodes de vagues de chaleurs de ces dernières années (Diaz-Almela et al. 2006; Ruiz et al. 2018).



**Figure 1.9 :** Photographies de fleurs (a) et de fruits (b) de *P. oceanica*.

#### b) Les épiphytes :

Etant donné le temps de vie relativement long des feuilles et la grande surface foliaire qui peut dépasser les 10 m<sup>2</sup> par m<sup>2</sup> d'herbier, à - 10 m de profondeur (Bay 1984; Gobert 2002), *P. oceanica* représente un excellent substrat pour la colonisation par une faune sessile et une flore formant la communauté épiphyte des feuilles de posidonie. La flore épiphyte est composée d'une part, d'un feutrage épiphyte comprenant des diatomées et des cyanobactéries et d'autre part, des macroalgues. Dans les macroalgues, on trouve principalement des rhodophycées (algues rouges), des phaeophycées (algues brunes) et des chlorophycées (algues vertes). Des algues encroûtantes telles les mélobésiées et corallinacées sont aussi fort présentes. La biomasse des épiphytes peut représenter jusqu'à plus de 30% de la biomasse foliaire de la canopée (Mazzella & Ott 1984; Lepoint et al. 1999; Gobert 2002;

Jacquemard & Dumoulin 2003; Borowitzka et al. 2006). De par leur abondance, les algues épiphytes représentent un compartiment important de l'écosystème herbier à *P. oceanica*. Les algues calcaires sont responsables d'un dépôt de carbonate de calcium et de magnésium qui peut atteindre plus de 100 g de carbonate mixte par m<sup>2</sup> et par an<sup>-1</sup> (Canals & Ballesteros 1997). Les différentes contributions à la production primaire totale dans les herbiers de phanérogames marines se situent à 24-38% pour la production foliaire, 33-42% pour les macroalgues benthiques et à 20-60% pour la flore épiphyte des feuilles (Mateo et al. 2006; Duarte & Chiscano 1999; Lepoint et al. 1999).

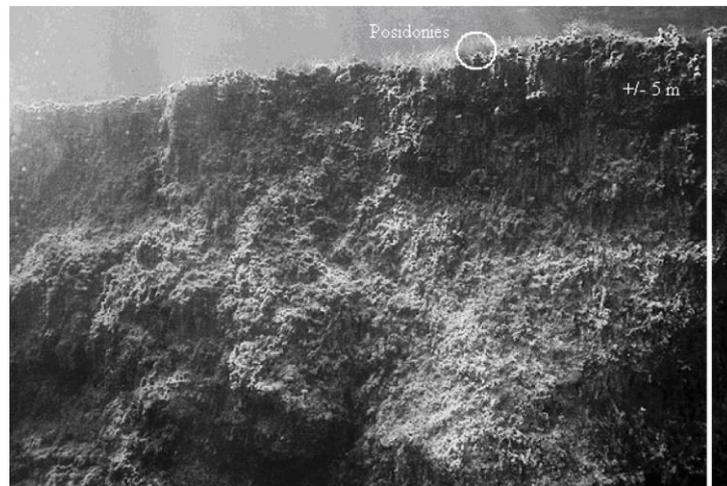
Une part non négligeable des épiphytes foliaires sont des animaux sessiles. La proportion épifaune/épiflore dépend entre autres de la profondeur. En Baie de Calvi, à - 10 m de profondeur, ce rapport est en moyenne de un pour trois (Lepoint et al. 1999). L'épifaune est dominée par des animaux filtreurs : ascidies, hydrozoaires, bryozoaires, foraminifères et polychètes. Plusieurs espèces sont inféodées à *P. oceanica*, dont le bryzoaire *Electra posidoniae* (Romero 1988; Marbà et al. 2006; Borowitzka et al. 2006). Ces animaux, suspensivores, jouent un rôle actif dans la sédimentation particulaire dans les herbiers à phanérogame marine (Agawin et Duarte 2002).

#### c) La matre :

L'herbier à phanérogame marine est continuellement soumis à un flux sédimentaire. Les particules sédimentaires peuvent provenir de l'extérieur (allochtone) de l'herbier mais peuvent aussi être produites par celui-ci (autochtone). Les apports allochtones sont dus aux courants qui charrient tout un ensemble de particules aussi bien organiques que minérales. L'apport autochtone de particules est le résultat de l'intense activité biologique de l'herbier. Une partie de la biomasse produite va simplement 'tomber' sur place ; il s'agit en grande partie de la chute automnale et hivernale des feuilles et de leur épiphytes qui, pour la fraction qui restera dans l'herbier (i.e. non exportée par les tempêtes), sera fragmentée par les détritivores. Cette matière organique et minérale, particulaire et fragmentaire est plus ou moins cimentée par les carbonates de calcium et de magnésium produits par la décomposition *in situ* de certaines épiphytes végétales (algues corallines ...) et animales (bryozoaires, polychètes, ...), mais aussi produits par l'accumulation de tests et autres débris de coquilles (foraminifères, bivalves, ...) (Marbà et al. 2006). La croissance des rhizomes orthotropes permet à l'herbier de contrer l'ensevelissement dû à la sédimentation. L'accumulation des grains de sédiments, des rhizomes et des racines, vivants et morts, cimentés s'appelle la matre. La vitesse de croissance verticale est très variable et est fonction entre autres, de la profondeur et de l'hydrodynamisme. Des datations au <sup>14</sup>C sur des rhizomes ont permis d'estimer des vitesses de croissance verticale de la matre. Au large de la Catalogne et sur une période de plus de 3000 ans, Mateo et al. (1997) estimèrent à 18 cm siècle<sup>-1</sup> la vitesse de croissance verticale. Dans la rade de Giens (France), un bateau romain coula vers 60-50 avant J.C. et a été retrouvé enfoui sous une matre de plus de 2 m (Fig. 1.10) correspondant donc à une croissance de 10 cm siècle<sup>-1</sup> (Boudouresque 2006). Boudouresque et al. (1984) estimèrent que la vitesse de croissance verticale de la matre pouvait être évaluée à 10 cm siècle<sup>-1</sup> sous la pointe du moulin (Port-Cros, Vars, France). Boudouresque (2006) a estimé que la croissance de la matre en Baie de Calvi (Corse, France) devait être plus faible, bien que non quantifiée. Sur la Figure 1.11, on peut voir une accumulation de matre sur plus de 5 m d'épaisseur.



**Figure 1.10 :** Epave romaine (60-50 A.V. J.C) retrouvée en rade de Giens sous 2 m de matte. La flèche indique la matte (Boudouresque et al. 2006).



**Figure 1.11 :** Matte de plus de 5 m de haut (îles Baléares). L'échelle est donnée par les faisceaux de *P. oceanica* se trouvant au sommet (Adaptée de Mateo et al. 2006).

d) La colonne d'eau :

La Méditerranée est une mer oligotrophe. En Baie de Calvi, les concentrations en azote inorganique dissous ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$  et  $\text{NO}_2^-$ ) sont rarement supérieures à  $3 \mu\text{M}$ , et 20 fois moins pour la concentration en phosphate (Lepoint 2002; Gobert 2002; Richir et al. 2012). *P. oceanica* est une plante adaptée à croître dans une eau claire à faible teneur en nutriments (Gobert et al. 2002). Après un hiver qui peut être tempétueux et la déstructuration de la colonne d'eau, qui l'enrichissent en nutriments, l'augmentation de la disponibilité en lumière favorise une efflorescence phytoplanctonique printanière qui a lieu pendant quelques semaines de janvier à mars selon les années. Cette efflorescence est éphémère vu les faibles concentrations en nutriments qui seront rapidement consommées. De la fin du printemps à la fin de l'automne, la colonne d'eau est caractérisée par une thermocline empêchant tout apport de nutriments des eaux profondes vers les eaux de surface. La colonne d'eau ne sera donc plus, au cours de cette période stratifiée, le siège d'une forte production primaire pélagique ni d'une importante production secondaire pélagique qui malgré tout soutient quelques poissons planctonophages tels la castagnole (*Chromis chromis*). L'absence de plancton en grande quantité est bénéfique pour l'herbier, minimisant l'ombrage et favorisant par conséquent de bonnes conditions lumineuses pour la photosynthèse benthique. Le compartiment pélagique a une très faible influence sur le cycle du carbone. En Baie de Calvi, la PPN du phytoplancton, sur base

annuelle, a été estimée à 70 tonnes de carbone pour l'entièreté de la baie soit 22 km<sup>2</sup> (Vélimorov et al. 2016). Cela ne représente que 5.2% de la production estimée pour les seules feuilles de posidonie dans l'entièreté de la baie, soit 1340 tonnes de carbone (Bay 1984 ; Gobert 2002).

### 1.2.3.2 Le devenir de la production primaire

La Figure 1.12 propose un schéma simplifié des relations trophiques dans l'herbier à *P. oceanica*. *P. oceanica* est en partie constituée de matières carbonées très réfractaires telles que la lignine et des corps phénoliques rendant difficile et peu avantageuse la consommation des feuilles et rhizomes par des animaux (Mateo et al. 1997; Agostini et al. 1998). En Méditerranée nord occidentale, il existe essentiellement deux macro consommateurs des feuilles de *P. oceanica* auxquels nous pouvons ajouter des consommateurs plus secondaires tels que des crustacés isopodes ou amphipodes. Pour les principaux, l'un est un poisson, la saupe (*Sarpa salpa*) et l'autre un oursin (*Paracentrotus lividus*) (Pergent et al. 1997; Gobert 2002). Cependant, de nombreux organismes de la faune mobile associés à l'herbier consomment également la plante, comme des crustacés isopodes ou amphipodes, des crabes (*Pisa spp.*). (Boudouresque et al. 2006 ; Sturaro et al. 2009; Michel et al. 2014). Pergent (1997) estime que 10 à 15% de la production primaire sont broutés par des herbivores. Les épiphytes foliaires sont broutés par de nombreux consommateurs tels que des gastéropodes (par exemple *Gibbula umbilicaris*) et des crustacés (amphipodes notamment), mais aussi des poissons. Selon Pergent (1997), il n'est pas rare de retrouver des morceaux de feuilles peu digérés dans les fèces provenant d'un banc de saupes. De même *Paracentrotus lividus* semble préférer les feuilles épiphytées aux autres (Boudouresque 2006). Ceci tend à montrer que la cible des herbivores serait plus les épiphytes que les feuilles de posidonie elles-mêmes. Les feuilles de *P. oceanica* sont peu digestes, de plus elles sont pauvres en nutriments (azote et phosphore organique). Par contre, elles peuvent être un apport de carbone et d'énergie important. L'analyse d'isotope stable (<sup>13</sup>C et <sup>15</sup>N) montre que les feuilles de *P. oceanica* sont une partie importante de la diète de *S. Salpa* adulte et moins pour les juvéniles (Havelange et al. 1997 ; Thomas et al. 2006). Les analyses pour *P. lividus* montrent que 50% de carbone constitutif provient des feuilles de *P. oceanica* alors que 90% de l'azote provient des épiphytes de *P. oceanica* (Thomas et al. 2006; Prado et al. 2010). Pour d'autres groupes de brouteurs tels que les amphipodes, la situation est plus contrastée et dépend des espèces (Lepoint 2006; Michel et al. 2014). Les faibles qualités nutritives des feuilles de *P. oceanica* obligent les herbivores à en consommer en grande quantité. Ceci est attesté par la fraction des feuilles portant des traces de broutage (coefficient A) qui pour les profondeurs comprises entre 5 et 15m peut-être très élevée et supérieure à 70% en été (Gobert 2003; Prado et al. 2007; Rondiat 2020). La pression de broutage est fonction de la profondeur comme l'atteste la diminution du coefficient A avec la profondeur. Nous pouvons résumer tout ceci en disant que les herbivores sont contraints de consommer beaucoup de feuilles pour en retirer peu de nutriments, ce qui fait qu'une part importante de celles-ci se retrouvera non digérée dans leurs fèces. Cette biomasse ingérée et non digérée se retrouve dans l'environnement sous forme de fèces qui alimentent le compartiment détritique. Pour Prado et al. (2007), si 57% de la biomasse foliaire sont absorbés par *S. salpa* et *P. lividus*, seuls 20% sont assimilés (Fig. 1.13). Un nombre important de producteurs primaires de la communauté de l'herbier à *P. oceanica*, tout comme beaucoup de photo-autotrophes, est incapable de contrôler la photosynthèse. En conséquence, du carbone organique dissous (COD) est exsudé dans le milieu. Le COD sera utilisé comme source d'énergie par la communauté bactérienne, ce qui peut expliquer, en partie, le couplage entre la photosynthèse et la respiration communautaire dans les herbiers (Ziegler et Benner 2000; Marbá et al. 2006).



Comme évoqué précédemment, la matre est un ensemble de matière organique d'origines diverses, mais essentiellement composée de rhizomes et de racines de posidonie, c'est-à-dire de matière carbonée très réfractaire, le tout compacté dans un ciment calcaire d'origine biogène. Malgré une forte activité bactérienne dans les premiers mm de la matre, une partie importante du carbone organique de celle-ci va s'y trouver séquestrée pour des millénaires. La matre est donc un puits de carbone et de nutriments (Romero et al. 1994; Pergent et al. 1997; Mateo 1997; Mateo et al. 2006). Suivant les sites, près de 30 % du carbone organique (CO) provenant de la production primaire de l'écosystème herbier à *P. oceanica* se retrouvent piégés à très long terme au sein de la matre (Pergent et al. 1997; Mateo 1997; Mateo et al. 2006).

La matre présente une zonation en potentiel rédox et en activité de dégradation diagénétique qui dépend de la pénétration dans le sédiment de l'oxygène provenant de la colonne d'eau, mais aussi de l'oxygène libéré au niveau des racines et des rhizomes. La pénétration de l'oxygène provenant de la colonne d'eau est très faible. Sans bioturbation, le sédiment est anoxique en dessous de quelques mm (Holmer et al. 2003). Par contre, les tissus endogés vivants de *P. oceanica* sont présents jusqu'à plusieurs dizaines de centimètres de profondeur dans la matre. On observe en général une zone oxiqve de quelques dizaines de  $\mu\text{m}$  autour de ceux-ci (Borum et al. 2006). Nous pouvons conceptuellement diviser la matre en deux parties: la première partie comporte des racines et des rhizomes fonctionnels (la rhizosphère), la seconde comporte des organes morts de la plante. Cette distinction est importante car les racines et les rhizomes fonctionnels n'agissent pas seulement de manière passive par rapport au sédiment (absorption et stockage de nutriments), mais aussi de manière active en transformant ce dernier. Une partie de la production primaire des feuilles est transférée depuis la strate foliaire vers la rhizosphère par translocation (Holmer et al. 2003; Marbà et al. 2006; Mateo 2006; Papadimitriou et al. 2004). Du COD est exsudé au niveau de la rhizosphère, qui va soutenir l'activité bactérienne tant aérobie qu'anaérobie. Un certain couplage existerait entre l'activité photosynthétique et la sulfato-réduction (Holmer et al. 2001; 2003; Marbà et al. 2006). La sulfato-réduction permet la reminéralisation de la matière organique et la régénération des nutriments, ceux-ci redevenant alors disponibles pour *P. oceanica*. Par exemple, pour l'herbier à *P. oceanica* en Baie de Calvi et à - 10 m de profondeur, la prise d'azote inorganique par les racines est estimée à 34% (Lepoint et al. 2002). Comme abordé précédemment, la partie de la matre composée d'organes morts n'évolue que très peu au cours du temps (Mateo et al. 1997).

Lorsque les feuilles sénescents caduques de la plante tombent en périodes automnale et hivernale, elles participent à l'accumulation de détritus végétaux dans l'herbier qui forment la litière. Cette litière est composée de débris de feuilles, de macroalgues, de particules organiques et minérales provenant de la colonne d'eau, des fèces des animaux vivant ou passant dans l'herbier. La litière, et donc la voie détritivore est la voie principale de transfert d'énergie vers la production secondaire dans les communautés à magnoliophytes marines, mais aussi pour les écosystèmes adjacents (Pergent - Martini et al. 1992; Romero et al. 1992; Cebrian & Duarte 2001; Mateo et al. 2006 ; Lepoint et al. 2006). Les feuilles sénescents et mortes sont soumises à une dégradation tant physique (par la houle et les courants) que biologique, notamment par la communauté microbienne. Le début de la chaîne détritivore est représenté par des oursins (e.g. *Psammechinus microtuberculus* et *Sphaerechinus granulif*), des crustacés amphipodes (e.g. *Atylus guttatis*, *Melita palmata*, *Gammarus aequicauda* et *Gammarella fucicola*), des isopodes (e.g. *Zenobiana prismaticula*) ou des crabes (*Sirpus zariquieyi* et *Pisa* sp.). Ces animaux vont fractionner les feuilles, ce qui facilitera l'ingestion de celles-ci par tout un ensemble d'autres d'animaux. De plus, ce fractionnement facilitera l'exportation de la matière organique vers les écosystèmes contigus. En fin de chaîne trophique, des animaux tels les holothuries (*Holothuria tubulosa*) et les ophiures (*Ophiura textura* et *Ophiderma longicauda*) vont aussi participer à la dégradation de la matière organique (Lepoint et al. 2000; Vizzin et al. 2002). La reminéralisation de la matière organique est surtout assurée par les micro-organismes, aussi bien par les champignons que par les bactéries. Cette décomposition est lente, d'autant plus à basse température, en profondeur et avec peu ou pas de courant (Pergent et al. 1994; 1997).

D'après Pergent et al. (1994), après un mois à 20 m dans un environnement calme, seulement 11% de la litière sera décomposé, alors que 35% disparaîtra à la même profondeur et pendant le même temps dans un environnement plus agité. Dans un même endroit calme et après six mois, la dégradation sera de 64% à 5 m et de 44% à 20 m. Cette variation est clairement due au transport physique de la litière vers des communautés adjacentes.

De nombreux poissons, mollusques et crustacés sont les prédateurs des petits invertébrés détritivores. Ces prédateurs sont eux-mêmes les proies de grands prédateurs. Ainsi, les poulpes (*Octopus vulgaris*) sont des prédateurs des nacres (*Pinna nobilis*) ou des ormeaux (*Haliotis sp.*). Les poissons, tels les castagnoles et les Lambridae, sont des proies des rascasses (*Scorpaena notata*), des serrans (*Serranus cabrilla*) et des congres (*Conger conger*). Les congres et les murènes sont aussi des prédateurs des crustacés.

Une partie importante de la litière peut être exportée, mais la quantification de cette exportation n'est pas aisée. La méthode la plus simple semble être par différence (Pergent 1994; 1997; Mateo et al. 2006) : la biomasse de la litière est mesurée sur un certain intervalle de temps, de même que la décomposition *in situ* de celle-ci (par exemple, grâce à l'utilisation de 'sacs à litière'). La biomasse exportée est égale à la variation de biomasse pendant l'intervalle de temps en tenant compte de la dégradation *in situ*. L'exportation de la litière varie dans une grande gamme de valeurs, entre 24 et 80 % de la production primaire (Pergent 1994; 1997; Cebrian & Duarte 2001). Le contenu stomacal de *Paracentrotus lividus* se trouvant à plusieurs centaines de mètres d'un herbier de posidonie peut comporter plus de 40% de matière organique provenant de la litière (Cebrian & Duarte 2001). La litière peut se retrouver à grande profondeur mais aussi sur les plages se trouvant sous les courants baignant les herbiers à *P. oceanica*. Le stockage sous la forme de «banquettes» n'est que temporaire puisque après un certain temps, qui peut varier de quelques semaines à quelques années, les « banquettes » se déstabilisent pour être ensuite emportées par les courants.

### 1.2.3.3 Aspects physiologiques et chimiques impliqués dans les flux de carbone dans les herbiers de *Posidonia oceanica*

a) La photosynthèse :

En nous limitant à la synthèse d'un hydrate de carbone (CH<sub>2</sub>O), l'équation de la photosynthèse est la suivante :



Cette réaction est très endergonique et vaut 2800 kJ par mole de sucre.

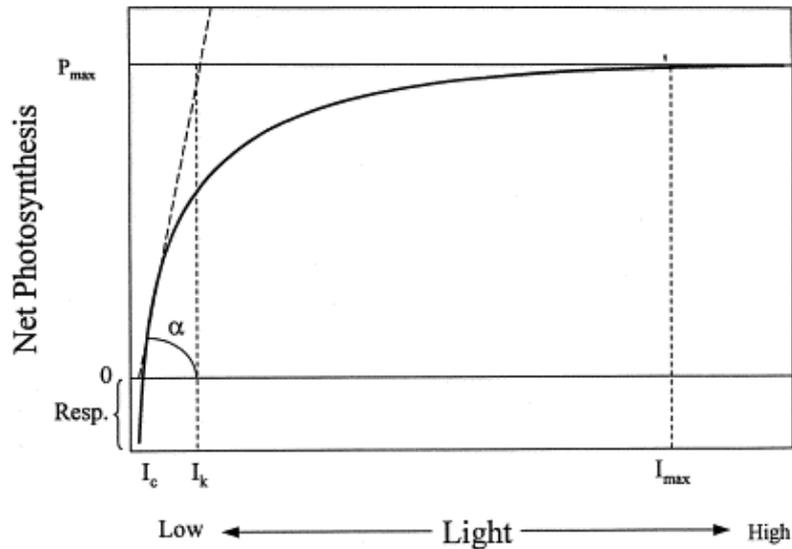
La lumière est la source d'énergie qui soutient la photosynthèse. Il est possible d'établir une courbe (Fig. 1.14) de la vitesse de photosynthèse (P) en fonction de l'irradiance (I). I est exprimé en  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  et P peut être exprimé en plusieurs unités ( $\text{mg O}_2 \text{ gps}^{-1} \text{ min}^{-1}$  ou  $\mu\text{mol O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ Chl min}^{-1} \dots$ ). Différents modèles peuvent rendre compte d'une telle courbe. Nous prendrons ici le modèle utilisé par Alcoverro (1998):

$$P = P_{\text{max}} [I - I_c] / [I_{\text{max}} + (I - I_c)] \quad (2)$$

Nous pouvons définir une première grandeur, l'irradiance de compensation ( $I_c$  exprimée en  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) qui correspond à l'intensité minimum de lumière qui permet l'équivalence entre la photosynthèse et la respiration autotrophe. Pour *Posidonia oceanica*  $I_c$  est égale à  $37 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Alcoverro et al. (1998). Un autre paramètre de la courbe P-I est l'irradiance de saturation ( $I_k$  exprimée en  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), qui correspond en théorie à la vitesse de photosynthèse maximale. Il s'agit de l'abscisse du point d'intersection entre le prolongement de la partie linéaire initiale et de l'asymptote horizontale correspondant à la vitesse maximum. Pour *Posidonia oceanica*,  $I_k$  est égale à  $257 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Alcoverro et al. 1998). Le coefficient angulaire de la droite précédente s'appelle l'efficacité

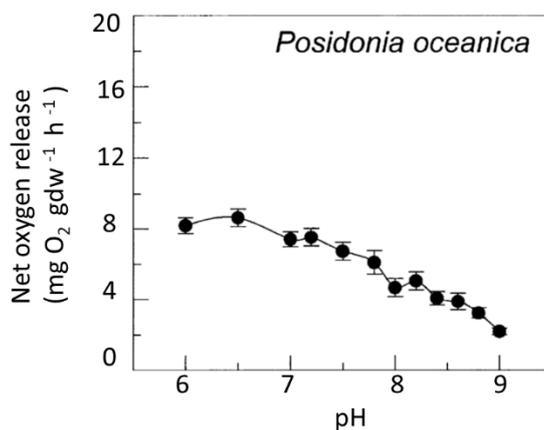
photosynthétique ( $\alpha$ ) qui exprime en quelque sorte le rendement de la photosynthèse. Pour *Posidonia oceanica*  $\alpha$  vaut  $0.01 \text{ mg O}_2 \text{ g}_{\text{ps}}^{-1}\text{h}^{-1}$  (Alcoverro et al. 1998).

$P_{\text{max}}$  est la vitesse maximum de la photosynthèse (même unité que P).  $I_{\text{max}}$  est l'irradiance minimum pouvant soutenir la vitesse  $P_{\text{max}}$ . En baie de Calvi à - 10 m par temps calme et au zénith, l'irradiance n'est jamais inférieure à  $I_c$  (Gobert 2002 ; Richir et al. 2020).



**Figure 1.14 :** Courbe théorique photosynthèse vs irradiance avec les différents paramètres du modèle (Alcoverro et al. 1998).

Nous pouvons voir sur la Figure 1.15 due à Invers et al. (2001) l'influence du pH sur la photosynthèse des posidonies. On peut remarquer une nette diminution de la photosynthèse en fonction de l'augmentation de pH. Cette diminution pourrait être liée à la diminution de la pression partielle en  $\text{CO}_2$  avec l'augmentation du pH.



**Figure 1.15 :** Variation de la vitesse de la photosynthèse en fonction du pH (Invers et al. 2001).

a) Dégradation de la matière organique :

La matière organique est une source d'énergie aussi bien pour les organismes qui l'ont synthétisée (les organismes autotrophes) que pour les autres (les hétérotrophes). La quantité d'énergie libérée par la dégradation de la matière organique dépend de la réaction mise en cause. Par exemple dans une cellule eucaryote, la dégradation d'une mole de glucose via le cycle de Krebs

(donc en présence d'oxygène) fournit  $-1620 \text{ kJ mol}^{-1}$  tandis que pour la glycolyse (situation d'anaérobiose) cette énergie n'est que de  $-90 \text{ kJ mol}^{-1}$ . Potentiellement, l'oxydation totale d'une mole de glucose peut fournir  $-2800 \text{ kJ mol}^{-1}$  ce qui veut dire que l'oxydation en milieu aérobie a un rendement de près de 58% alors que cette même oxydation en milieu anaérobique n'est que légèrement supérieure à 3%. Lors du catabolisme de la matière organique, les différents organismes tentent de maximaliser le rendement de la réaction. Les micro-organismes capables de fonctionner aussi bien de manière aérobie que de manière anaérobique utiliseront la voie aérobie en présence d'oxygène. Les organismes dégradant la matière organique par voie aérobie en présence d'oxygène seront largement avantagés et bien plus compétitifs que ceux qui dégradent la matière organique par voie anaérobique. La dégradation de la matière organique étant une réaction d'oxydoréduction, l'énergie disponible lors de ces réactions dépend de la différence de potentiel existant entre le donneur et l'accepteur d'électrons. Si dans le cas qui nous occupe, le donneur est la matière organique, il y a plusieurs accepteurs possibles. En ne prenant que les espèces les plus répandues dans le milieu marin, nous sommes en présence de six accepteurs potentiels : après l'oxygène ( $\text{O}_2$ ), nous trouvons les nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ), l'oxyde de manganèse 4 ( $\text{MnO}_2$ ), l'oxyde de fer 3 ( $\text{Fe}_2\text{O}_3$ ), l'ion sulfate ( $\text{SO}_4^{2-}$ ) et pour finir, la matière organique peut également être un accepteur d'électrons en produisant du méthane ( $\text{CH}_4$ ).

Pour simplifier les choses, nous allons considérer la matière organique uniquement sous la forme théorique d'un hydrate de carbone. Les réactions d'oxydoréductions s'écrivent alors comme suit :

Réaction aérobie :



Réactions anaérobies :



Plus la différence de potentiel est grande, plus la réaction libère d'énergie libre. Nous pouvons voir que toutes les réactions en milieu anaérobique sont moins avantageuses que la respiration. Lorsque tout l'oxygène aura été consommé, c'est la dénitrification qui prendra le pas et ainsi de suite jusqu'à la production de méthane s'il reste de la matière organique.

a) La photorespiration :

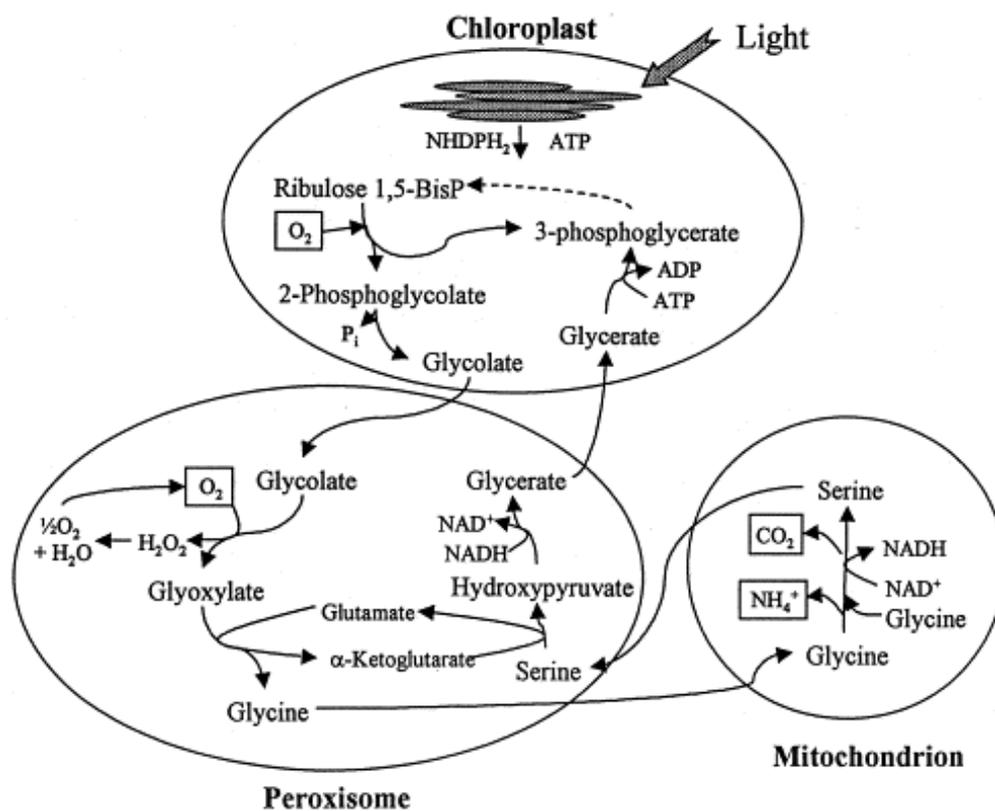
La photorespiration est un mécanisme intracellulaire de consommation de matière organique avec une consommation d'oxygène et production de  $\text{CO}_2$  et de phosphate inorganique. Lors de la photorespiration, la RubisCO ne fonctionne pas comme une carboxylase mais comme une oxygénase

(Fig. 1.16). Le rôle de la photorespiration n'est pas clair (Touchette & Burkolder 2000), mais pourrait être :

- un puits d'énergie excédentaire (consommation d'adénosine triphosphate [ATP] et de nicotinamide adénine dinucléotide phosphate [NADPH]) ;
- une protection du mécanisme photosynthétique lors d'une trop forte irradiance, alors que le CO<sub>2</sub> est en faible concentration (Noctor et al. 2002) ;
- un mécanisme de concentration de CO<sub>2</sub> (Herber et al. 1996).

Ces différentes hypothèses peuvent se conjuguer.

Il est important de remarquer que la photorespiration diminue la vitesse de photosynthèse et aura donc un impact négatif sur la production de matière organique. La photorespiration est favorisée lorsque la température est importante et que la concentration en oxygène est grande (Touchette & Burkholder 2000).



**Figure 1.16 :** Mécanisme biochimique de la photorespiration (Larkum et al. 2006).

#### 1.2.3.4 Chimie des carbonates dans le cadre d'un herbier à *Posidonia oceanica*

Dans l'eau de mer, le carbone inorganique dissous (CID) existe essentiellement sous trois formes: le dioxyde de carbone aqueux (CO<sub>2</sub> aq), l'ion hydrogénocarbonate (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) et l'ion carbonate (CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>). Le CID est la somme des concentrations des trois formes précédentes :

$$[\text{CID}] = [\text{CO}_{2\text{aq}}] + [\text{HCO}_3^-] + [\text{CO}_3^{2-}] \text{ (mol kg}^{-1}\text{)}.$$

Dickson (1981) a proposé une définition cohérente et pratique permettant de mesurer l'alcalinité totale (AT): l'alcalinité totale est « the number of moles of hydrogen ion equivalent to the excess of protons acceptors (bases formed from weak acids with a dissociation constant  $K \leq 10^{-4.5}$  at 25°C and zero ionic strength) over protons donors (acides with  $K \geq 10^{-4.5}$ ) in one kilogram of sample. »

$$AT = [\text{HCO}_3^-] + 2[\text{CO}_3^{2-}] + [\text{B}(\text{OH})_4^-] + 2[\text{HPO}_4^{2-}] + 3[\text{PO}_4^{3-}] + 2[\text{SO}_4^{2-}] + [\text{F}^-] - [\text{NH}_4^+] - [\text{H}^+]_F + [\text{OH}^-] + [\text{NH}_3] - [\text{H}_3\text{PO}_4] + \dots$$

En Méditerranée, en dehors des zones de rejets urbains ou industriels, le milieu est oligotrophe, ce qui veut dire que les concentrations respectives en azote totale, en acide silicique et en différentes formes de phosphates peuvent être négligées vis-à-vis des carbonates, bicarbonates et borates. AT devient:

$$AT = [\text{HCO}_3^-] + 2[\text{CO}_3^{2-}] + [\text{B}(\text{OH})_4^-] + \text{mineurs} \text{ (mol kg}^{-1}\text{)}$$

Les trois termes d'AT sont donc à déterminer. Les borates sont conservatifs : cela implique que la connaissance de la salinité et du pH permet la détermination de la spéciation du bore dans les conditions du milieu. Connaissant la participation des borates à l'alcalinité totale, nous pouvons calculer la somme  $[\text{HCO}_3^-] + 2[\text{CO}_3^{2-}]$  définie comme l'alcalinité carbonatée.

Dans l'eau, le carbone inorganique dissous est engagé dans les équilibres suivants :



Les équilibres (10) et (11) ne sont rien d'autre que les équilibres de première et deuxième dissociations de l'acide carbonique. Les concentrations à l'équilibre des diverses formes du CID sont régies par les constantes thermodynamiques  $K_1$  et  $K_2$ .

$$K_1 = (a_{\text{H}^+} \times a_{\text{HCO}_3^-}) / a_{\text{H}_2\text{CO}_3}$$

$$K_2 = (a_{\text{H}^+} \times a_{\text{CO}_3^{2-}}) / a_{\text{HCO}_3^-}$$

Dans ces expressions,  $a_x$  représente les activités des différentes formes. L'activité d'une molécule ou d'un ion varie avec les conditions environnementales (la force ionique du milieu, la température, la pression...).

L'activité est reliée à la concentration par la relation :

$$a_x = \delta_x \times [X].$$

où  $\delta_x$  est le coefficient d'activité et  $[X]$  la concentration en l'espèce X.

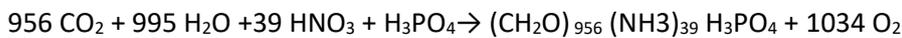
$\delta_x$  n'a pas d'unité, il peut être compris comme une fraction de x effectivement libre dans le milieu. Ce coefficient varie depuis 0 pour des concentrations « infinies » et 1 pour des concentrations « infiniment » diluées. Dans le cas de milieux à faible concentration et à faible force ionique (maximum de  $10^{-2}$  M), il existe des modèles théoriques satisfaisants permettant de calculer ce coefficient. Par contre pour des solutions à forte concentration et/ou à forte force ionique seule une approche empirique a permis d'obtenir des relations donnant les valeurs de  $K_1$  et  $K_2$  en fonction des principales variables du milieu marin. Nous avons utilisé les constantes de  $K_1$  et  $K_2$  de Mehrbach et al. (1973) corrigées par Dickson & Millero (1987).

Pour le calculer de l'ensemble du système du CID nous avons 8 inconnues pour 6 relations. En considérant que nous connaissons la température, la salinité et la pression du milieu, la détermination de deux autres grandeurs quelconques n'introduisant pas d'inconnue supplémentaire permet la description totale du système. En pratique, quatre grandeurs seulement sont accessibles expérimentalement : CID, AT, pH et la pression partielle en  $\text{CO}_2$  ( $p\text{CO}_2$ ). La combinaison des relations précédentes permet le calcul de la totalité du système du carbone. Nous déterminons expérimentalement le pH et l'AT ce qui permet de décrire l'entièreté du système du CID.

a) Métabolisme et système du CID :

Les numéros entre parenthèses (de 1 à 8) font référence aux équations chimiques ci-dessus. Lors de la photosynthèse (1) le CID (CO<sub>2</sub>) diminue d'une mole par mole d'hydrate de carbone produit. Par contre il n'y a pas de variation d'AT. Donc dans un graphique flux AT vs flux CID la photosynthèse se marque par une horizontale. La respiration (2) n'est que l'inverse de la photosynthèse. La précipitation des carbonates (8) le CID (CO<sub>2</sub>) diminue d'une mole par mole de carbonate. Par contre il y a une diminution de 2 moles d'AT. Donc dans un graphique flux AT vs flux CID le coefficient angulaire doit être de 2. La dissolution des carbonates est l'inverse de (8). Ceci peut être étendu aux réactions de (3) à (5). Ces réactions se font avec consommation d'acidité et donc augmentation d'alcalinité. Les coefficients angulaires devraient être de 0,8, 4 et 8 pour respectivement la dénitrification (3), la réduction du manganèse (4) et la réduction de fer (5). Pour la sulfato-réduction (6) et la méthanogénèse (7) nous avons respectivement 1 et 0 comme coefficient angulaire.

Il est à remarquer que ces coefficients ne sont que théoriques car la matière organique n'est pas faite uniquement d'hydrate de carbone. La valeur de ce coefficient dépend du type de matière organique. Selon Atkinson & Smith (1983), pour des feuilles de *P. oceanica*, l'équation de la photosynthèse est donnée par :



Ici il y a une consommation de 956 moles de CID et 42 moles de H<sup>+</sup>, le coefficient sera donc de -0,044 et non de 0.

b) Précipitation de carbonates de calcium :

Comme nous l'avons déjà cité, de nombreuses épiphytes sont calcifiantes. La précipitation des carbonates de calcium correspond à la réaction suivante :



Le rôle de la calcification pourrait être multiple : la précipitation des carbonates pourrait jouer un rôle similaire à la photorespiration en tant que puits d'énergie (Noctor et al. 2002; Paasche 2002) et/ou de concentration de CO<sub>2</sub> (Sikes et al. 1980; Nimer and Merrett 1992; Anning et al. 1996). De plus, la précipitation de carbonate pourrait participer à la régulation intracellulaire des ions calcium (Berry et al. 2002). D'autre part, cette calcification diminue la qualité nutritive de ces algues (i.e. jusqu'à 90% de poids sec peut être minéral chez les algues calcaires), augmentant la résistance de ces espèces vis-à-vis des organismes herbivores. La calcification joue probablement un rôle photoprotecteur des pigments (Noctor et al. 2002). Enfin, le calcaire permet de construire des structures morphologiques des algues épiphytes comme par exemple chez les Corallinacées telle que *Melobesia farinosa*

c) Dissolution des carbonates et sulfato-réduction :

Un mécanisme de dissolution des carbonates via la sulfato-réduction (6) a été proposé par divers auteurs (e.g. Ku et al. 1999; Ogrinc et al. 2003). Les molécules d'acide sulfhydrique sont incapables de dissoudre les carbonates. Lors de leur diffusion vers la surface sédimentaire, les ions sulfures vont être en contact avec des eaux interstitielles oxygènes (l'oxygène provenant soit des racines et des rhizomes de magnoliophytes marines, soit de la colonne d'eau) et ils seront oxydés en ions sulfates suivant la réaction :



Cette réaction voit la disparition d'un acide faible (HS<sup>-</sup>, pK<sub>a</sub>=13.9) incapable de dissoudre les carbonates (pK<sub>a</sub>= 10.3), et son remplacement par un acide fort : l'acide sulfurique. Dans un sédiment riche en carbonate de calcium (CaCO<sub>3</sub>), cet acide va réagir suivant la réaction :



Cette dernière réaction augmente le CID d'une mole et de deux moles d'AT par mole de  $\text{CaCO}_3$  dissous. En composant des réactions (6), (9) et (10) nous obtenons :



D'un autre côté, Barrón et al. (2006) font remarquer qu'en milieu oxygène la respiration (2) produit du  $\text{CO}_2$  qui peut ensuite dissoudre les carbonates selon l'équation :



En composant les réactions (2) et (12) nous obtenons la réaction (11), qui implique, qu'il n'est pas possible sur des considérations stoechiométriques (CID, AT,  $\text{Ca}^{2+}$ ), de faire la différence entre la dissolution de  $\text{CaCO}_3$  due à la sulfato-réduction (en milieu anoxique) et celle due à la respiration (en milieu oxygène).

#### d) Dynamique du carbone inorganique dissous (CID) en Baie de Calvi :

La dynamique du CID en Baie de Calvi a fait l'objet d'un suivi sur une période de six ans (de mai 1980 à août 1985) avec 24 campagnes couvrant les quatre saisons (Frankignoulle & Distèche 1984 ; 1987; Frankignoulle & Bouqueneau 1990). Il s'agissait de cycles de 24h en eau ouverte comprenant des mesures de pH en continu et des mesures discrètes d'alcalinité totale et de concentration en oxygène. Ces mesures étaient effectuées au-dessus de l'herbier à *P. oceanica* par -8 m de fond. Le pH était mesuré au niveau de la canopée (-8 m) et en sub-surface (-0.5 m). L'alcalinité totale et l'oxygène ont été mesurés sur des prélèvements d'eau toutes les trois heures aux mêmes profondeurs. Ces mesures ont permis le calcul de la dynamique du CID.

Les principaux enseignements de cette étude sont les suivants :

- les cycles de 24 h montrent que la dynamique du CID est liée à l'activité biologique de l'herbier. Par contre, cela n'est pas le cas sur une échelle de temps annuelle. Les variations du CID en terme saisonnier sont liées pour près de 50% aux variations de températures. Pour le reste, l'arrivée d'eau de fond aux caractéristiques physico-chimiques différentes, ainsi que les échanges air/mer peuvent expliquer le reste de la variabilité annuelle.

- la détermination du CID montre que la colonne d'eau est toujours sursaturée par rapport à la calcite et à l'aragonite. Les minima sont de respectivement 300% et 200% en été. Ceci empêche la précipitation spontanée de carbonates de calcium. En été 1980 et 1981, de fortes chutes d'alcalinité totale ont été enregistrées. Les auteurs expliquent celles-ci par la précipitation de carbonate de calcium due à la multiplication d'algues épiphytes corallines (*Mélobesiae*) très présentes à cette période de l'année.

- c'est la dissolution des carbonates qui est prépondérante, en termes annuels, dans la Baie de Calvi.

### 1.3 Objectifs du travail

Les objectifs de ce travail sont de:

- Déterminer et quantifier les principaux flux métaboliques à l'échelle de la communauté d'un herbier à *P. oceanica* en Baie de Calvi ;
- Comparer l'estimation des flux métaboliques par mesures ponctuelles avec les mêmes flux déterminés, à haute fréquence, par la méthode de bilan d'oxygène (Odum 1956) ;
- Rechercher les principaux paramètres environnementaux pouvant expliquer les variations interannuelles de production primaire d'un herbier à *P. oceanica* ;
- Réaliser un bilan complet du carbone autant en termes de métabolisme organique production primaire brute (PPB), respiration communautaire (RC) et production communautaire nette (PCN) du carbone qu'en termes de métabolisme de carbone inorganique des carbonates de calcium (précipitation et dissolution) et Comparer ce bilan avec des mesures d'échanges air-mer de CO<sub>2</sub>.

Pour atteindre ces objectifs, 15 incubations benthiques à - 10 m de fond ont été réalisées sur une période de trois ans, soit d'août 2006 à août 2009. Lors de ces incubations, diverses mesures ont été réalisées : concentration en oxygène, pH, alcalinité totale. Parallèlement, deux mouillages ont été installés à - 10 m de fond à -5 m de distance l'un de l'autre. Un des deux mouillages étant équipé d'oxymètres (optodes voir chapitre 2) mesurant la saturation en oxygène et la température toutes les heures. Ce premier mouillage a fonctionné jusqu' en octobre 2018. Le second mouillage a été équipé d'une prise d'eau à 5 m, eau qui été ensuite acheminée vers un analyseur infrarouge se trouvant sur le fond qui mesurait la concentration en CO<sub>2</sub>. Ce second mouillage a fonctionné un an, soit d'août 2006 à août 2007. Dans le but de calculer des flux métaboliques, des mesures biométriques sur les pousses *P. oceanica* ont été réalisées. Dans le même ordre d'idée, la densité en pousse de l'herbier a été mesurée à de nombreuses reprises. Ces diverses mesures et calculs devant permettre de déterminer les flux métaboliques à l'échelle de la communauté : ponctuellement (incubation benthique) et à haute fréquence (mouillages).

# Chapitre II

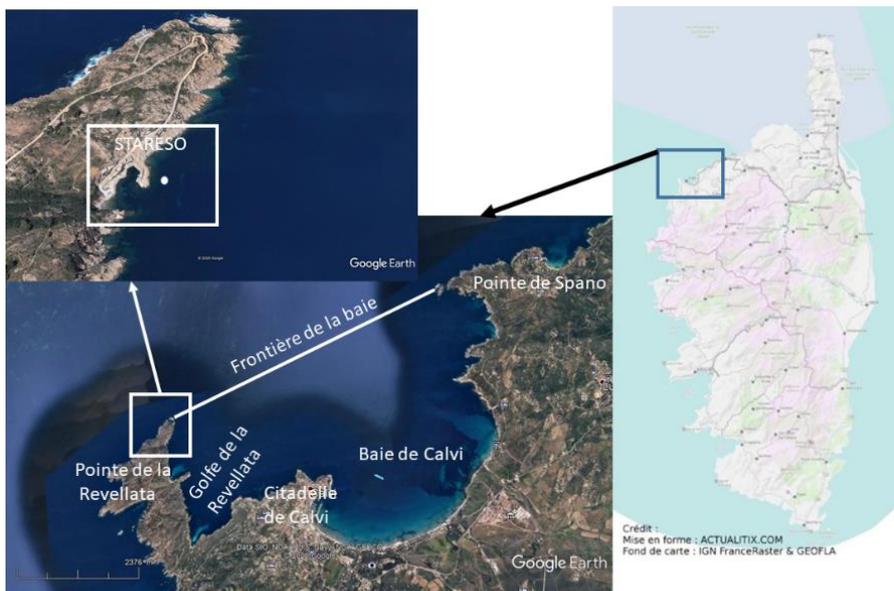
## Matériel et méthodes général

# Chapitre 2 – Matériel et méthodes général

## 2.1 Description du site

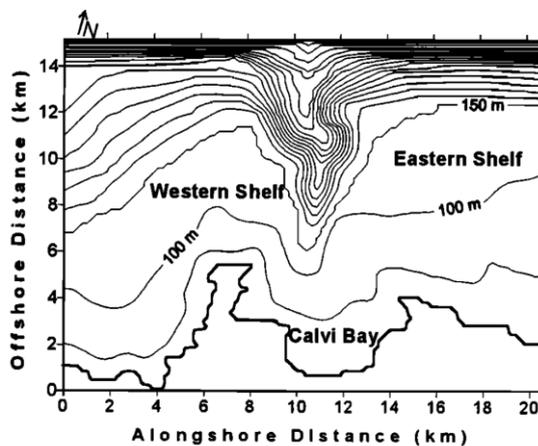
### a) Localisation et bathymétrie:

Ce travail a été mené en face du port (42.580°N 8.725°E) de la Station de Recherche Océanographique et Sous-marine (STARESO) dans le Golfe de la Revellata (Baie de Calvi, France). La baie s'étend de la pointe Spano à l'Est à la pointe de la Revellata à l'Ouest, soit une distance de 6.3 km. Sa surface est de plus ou moins 22 km<sup>2</sup>. Cette baie peut être divisée en deux : à l'Est, de la pointe Spano à la citadelle de Calvi, ce qui correspond à la Baie de Calvi proprement dite, et à l'Ouest, de la citadelle de Calvi jusqu'à la pointe de la Revellata ce qui correspond au Golfe de la Revellata (Fig. 2.1).



**Figure 2.1** : Localisation des mouillages 1 et 2 (point blanc).

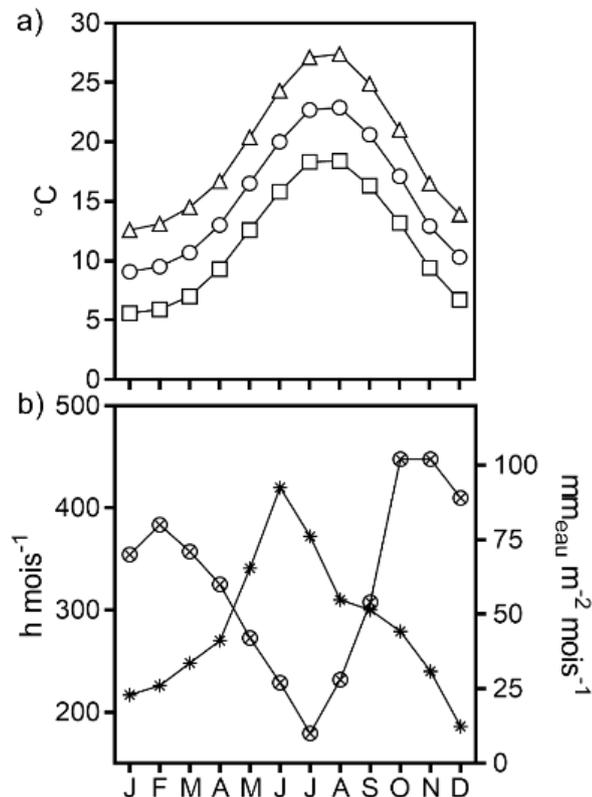
Les données bathymétriques (Fig. 2.2) font apparaître une pente douce (2%) du rivage vers le large jusqu'à une profondeur de - 100 m pour ensuite s'accroître (Skliris et al. 2001). La bathymétrie met en évidence l'existence d'un canyon profond à faible distance de la baie. L'échantillonnage a été réalisé sur l'isobathe de 10 m autour de ce que nous appelons les mouillages 1 et 2.



**Figure 2.2** : Bathymétrie au large de la Baie de Calvi (Skliris et al 2001).

b) Climat:

La Baie de Calvi jouit d'un climat typique pour cette partie du bassin méditerranéen (Fig : 2.3). Les étés sont secs, ensoleillés et chauds avec des températures à -3 m de profondeur aux environs de 26°C (e.g. Bay 1978; Gobert 2002). L'hiver est tempéré et humide avec des températures atmosphériques ne descendant que rarement sous 0°C. Les mois les plus pluvieux sont d'un côté, les mois d'octobre et novembre et d'un autre côté, les mois de janvier à mars. Cette partie de la Corse est soumise principalement à deux vents : le premier de secteur Sud-Ouest (le Libeccio) et le second de secteur Nord-Est (la Tramontane), qui souffle surtout en hiver.



**Figure 2.3 :** Climatologie pour Calvi des températures moyennes (panneau a), maximales (triangles), moyennes (ronds), minimales (carrées) et des cumuls (panneau b) de pluie (ronds avec une croix) d'heure d'ensoleillement mensuels (étoiles). Moyennes calculées sur 30 ans (1986-2016). Les graphiques ont été réalisés d'après les données de METEO FRANCE.

c) Aspect géologique et sédimentaire:

La baie est majoritairement constituée de roches granitiques (Hoffmann et al. 1992). Le fond de la baie est principalement dominé par des sédiments riches en carbonates de calcium (Moulin et al 1981) à une exception notable, près de la plage de Calvi où domine un sédiment à base de quartz.

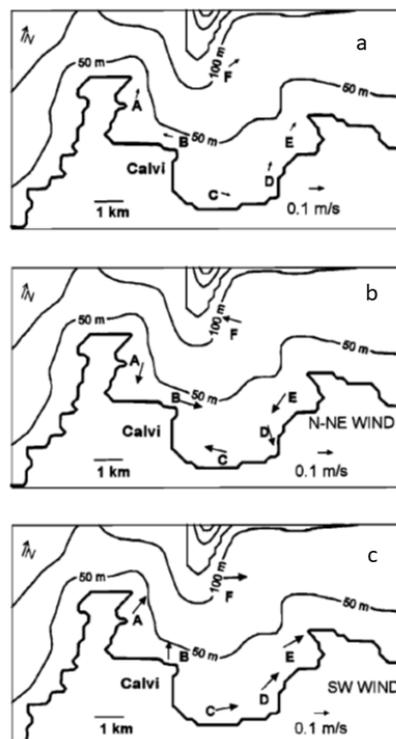
d) Hydrologie:

Comme dans l'ensemble de la Méditerranée, la marée en Baie de Calvi est très faible, de l'ordre de 30 cm, et peut donc être négligée (Norro & Frankignoulle 1996). La Baie de Calvi est alimentée en eau douce par deux cours d'eau : la Figarella et le Fiume Seccu. Il s'agit de deux petits fleuves côtiers ayant des débits faibles et très variables. Leur influence à l'échelle de la baie est anecdotique et ce aussi bien au point de vue sédimentaire qu'en apport d'eau douce (Bay 1984; Norro &

Frankignoulle 1996), à l'exception des périodes de gros orages. Nous pouvons remarquer que les égouts de la ville de Calvi sont aussi un apport d'eau « douce » qui pourrait intervenir sur la biogéochimie de la Baie de Calvi. La ville de Calvi (près de 5.000 personnes en hiver) voit sa population multipliée par dix en période estivale. Même si dans quelques spots, une faible dégradation de la qualité de son eau peut être mise en évidence durant la période estivale, la Baie de Calvi est généralement considérée comme un site de référence pour la bonne qualité de son eau. (Vermeulen 2012, Richir & Gobert. 2014).

e) Courant et circulation des masses d'eau en Baie de Calvi:

Par sa situation ouverte sur la mer, la Baie de Calvi est nettement influencée par la circulation générale en Mer de Ligurie et plus particulièrement par le front Liguro-Provençal. Cette circulation est cyclonique. La direction principale du courant à la frontière de la baie va du Sud-Ouest vers le Nord-est (Dauby 1985; Norro 1995, Skliris 2001), c'est-à-dire qu'elle est parallèle à la frontière de la baie. Une distribution bimodale du courant est observée dans la baie. La première direction est  $60^{\circ}$ -  $240^{\circ}$  et la seconde  $150^{\circ}$ -  $330^{\circ}$ . Les deux sens de parcours de ces directions sont possibles et les vitesses sont respectivement de  $15 \text{ cm s}^{-1}$  et de  $7 \text{ cm s}^{-1}$  (Norro 1995; Skliris et al. 2001). Pour le Golfe de la Revellata, nous pouvons voir sur la Figure 2.4, l'existence de gyres. D'après Norro (1995), ces gyres ne sont pas toujours présentes et leurs existences sont liées à la circulation à la frontière de la baie ainsi qu'aux conditions météorologiques.



**Figure 2.4** : Circulation des eaux de sub-surface (-10 m) dans la Baie de Calvi. Les points A, B, C, D, E et F représentent la position de courantomètres. Les trois panneaux illustrent 3 situations météorologiques différentes. Le panneau a correspond à un vent faible de moins de  $4 \text{ m s}^{-1}$  b et c correspondent à des vents forts de plus de  $7 \text{ m s}^{-1}$  pendant au moins 12 h avec une direction nord nord-est pour b (plutôt en hiver) et sud-ouest pour c (Skliris et al 2001).

f) Structure physique de la colonne d'eau:

La structuration de la colonne d'eau en Baie de Calvi suit le modèle méditerranéen classique. Suite aux tempêtes hivernales, la colonne d'eau est bien mélangée sur une profondeur d'au moins 100 m (Hecq 2002). Dans ces conditions, la densité ( $\sigma_t$ ) et les températures de l'eau sont homogènes, soit respectivement  $\sim 28.75 \text{ kg m}^{-3}$  et  $\sim 13 \text{ }^\circ\text{C}$ . Il peut y avoir des remontées d'eaux profondes pendant des épisodes météorologiques caractérisés par un vent fort et continu de direction Nord-Est (Norro 1995; Skliris 2001; Hecq 2002). Cette situation est plus commune en hiver que pendant le reste de l'année. Au printemps, le vent diminue et la colonne d'eau va commencer à se stratifier. En avril, la différence de densité ( $\sigma_t$ ) entre l'eau de surface et l'eau se trouvant à -100 m de fond est de  $0.19 \text{ kg m}^{-3}$  (Hecq 2002). En mai, la thermocline est déjà bien établie et elle se trouve à une profondeur d'environ -25 m. Des coups de vent ponctuels permettent son approfondissement. En octobre, la thermocline peut se trouver à une profondeur maximale d'environ -50 m. C'est au début septembre que la différence de température entre l'eau à 100 m et l'eau de surface est la plus importante et vaut  $\sim 9^\circ\text{C}$  (Bay 1984). A la fin de l'automne, un refroidissement de l'eau causé par la baisse de l'insolation et l'arrivée de vents plus forts entraînant la disparition de la thermocline. La colonne d'eau est donc stratifiée durant une période comprise généralement entre mai et septembre-octobre. Durant cette période, la thermocline est localisée à une profondeur comprise entre 10 et 50 m. En moyenne, l'eau de sub-surface (-3m) a une température minimale de près de  $13^\circ\text{C}$  en février-mars et une valeur maximale aux environs de  $26^\circ\text{C}$  en août –septembre (Dauby 1985 ;1995 ; Hecq 2002 ; Gobert 2002).

g) Principales biocénoses benthiques de substrat meuble en Baie de Calvi:

La Figure 2.5. fait apparaître 4 biocénoses : De 0 à 38 m, l'herbier de *Posidonia oceanica* (Gobert 2002; Bay 1984 ; Frankignoulle 1985; Vélimirov et al. 2016), dont la surface peut être estimée à  $5 \text{ km}^2$ ; Près de la plage de Calvi, un herbier de *Cymodocea nodosa* occupe une surface de près de  $0.5 \text{ km}^2$ . A plus grande profondeur, depuis la limite inférieure de l'herbier de posidonie jusqu'à 60 m, se trouve un fond détritique ( $\sim 6 \text{ km}^2$ ) suivi d'un fond vaseux d'origine terrigène ( $\sim 5 \text{ km}^2$ ). A ces 4 biocénoses benthiques, il faut ajouter les macroalgues vivant sur les rochers.

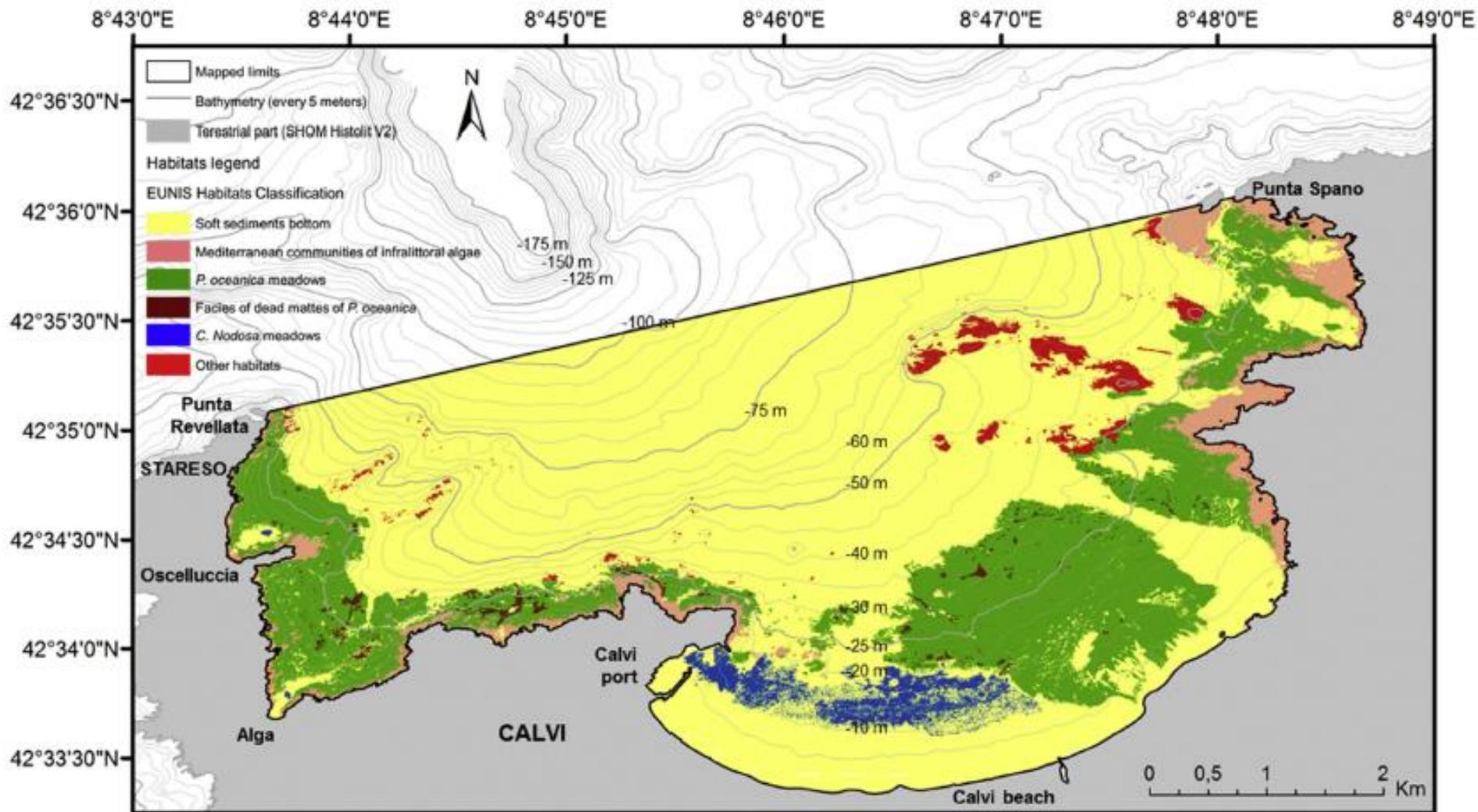


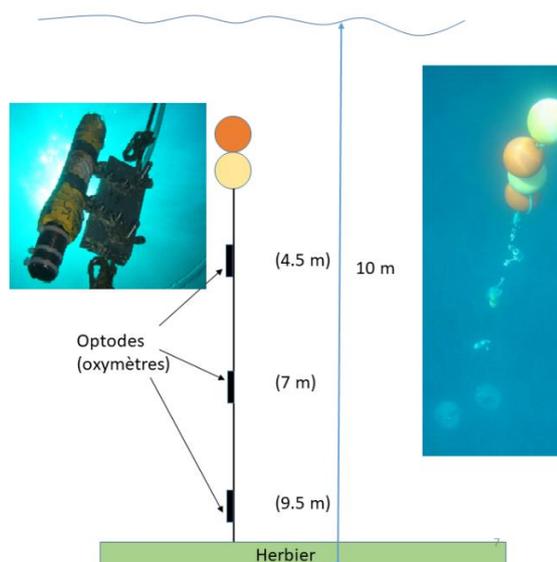
Figure 2.5 : Principales biocénoses benthiques en Baie de Calvi d'après Abadie, 2012 (in Vélimirov et al. 2016).

## 2.2 Détermination des flux métaboliques par bilan de masse d'oxygène

Que cela soit pour les incubations benthiques ou sur base des variations d'oxygène dans la colonne d'eau, les flux métaboliques ont été déterminés par bilan de masse d'oxygène selon Odum (1956). Le principe est le suivant : durant la nuit les variations de la quantité d'oxygène ne sont dues qu'à la seule respiration communautaire alors que durant la journée les variations de la quantité d'oxygène mesurent la production communautaire nette qui est la différence entre la production primaire brute et la respiration communautaire. L'intensité de la respiration communautaire a été considérée constante durant chaque cycle de 24 h. Connaissant la durée de la nuit il a été possible de déterminer la respiration communautaire pour le cycle et en déduire la production primaire brute pour ce même cycle de 24 h. Pour rappel un cycle de 24 h est le temps écoulé entre deux levers de soleil successifs.

### 2.2.1 Bilan de masse d'oxygène en eau ouverte

Les optodes (pour plus de détails voir plus bas) mesuraient la température et le pourcentage de saturation en oxygène toutes les heures (Fig. 2.6). Sur base de ces mesures horaires les concentrations en oxygène ont été calculées suivant Benson & Krause (1984) en considérant la salinité constante et égale à 38. Ces concentrations nous ont permis de calculer la quantité d'oxygène et d'en déduire les flux métaboliques. Le principe est le suivant : nous avons imaginé un cylindre d'un  $m^2$  de section ayant le mouillage comme centre. On a divisé ce cylindre en cinq tranches (cinq boîtes) déterminées par le positionnement des optodes. De - 10 à -9 m (1), de -9 à -7.5 m (2), de -7.5 m à -6.5 m (3), de -6.5 m à -5 m (4) et de -5 m à la surface (5). Pour les tranches 1, 3 et 5, la concentration en oxygène était celle calculée grâce aux mesures des optodes comprises dans ces tranches d'eau. Pour les tranches 2 et 4 les concentrations ont été calculées en faisant la moyenne des concentrations les plus proches. Connaissant le volume des tranches et les concentrations respectives en oxygène, la quantité en oxygène a été calculée dans chaque tranche  $(Q_{O_2})_n$ , n est le numéro de la tranche. Nous avons ensuite sommé, ce qui nous a donné la quantité en oxygène dans la colonne d'eau  $(Q_{O_2})_t$  au temps t (en moles  $O_2 m^{-2}$ ). Ce calcul a été effectué pour toutes les heures. La variation horaire de la quantité d'oxygène dans la colonne d'eau n'est rien d'autre que la différence des  $(Q_{O_2})_t$  à laquelle il faut retirer le flux d'oxygène dû au transfert atmosphère / colonne d'eau  $F_{O_2t}$ :  $\Delta_{O_2t} = [(Q_{O_2})_{t+1} - (Q_{O_2})_t] - F_{O_2t}$  (en moles  $O_2 m^{-2} h^{-1}$ ). Les flux ont été calculés suivant Ho et al. (2006).



**Figure 2.6 :** Schéma et photographie du mouillage 1 se trouvant par -10 m de fond en baie de Calvi.

Comme dit précédemment la respiration communautaire (RC) est considérée constante lors d'un cycle de 24 h. Pour obtenir la respiration communautaire, nous avons sommé les  $\Delta_{O_2t}$  pendant la nuit et divisé par le nombre d'heure de nuit et le tout a été multiplié par 24 h.

Donc :

$$RC = (\sum \Delta_{O_2t} / H_n) \times 24 \text{ (en moles } O_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}\text{)}. \text{ Où } H_n \text{ est le nombre d'heures de nuit.}$$

Pour la production primaire brute (PPB), nous avons sommé les  $\Delta_{O_2t}$  pour la photopériode ( $H_j = 24 - H_n$ ) auxquels nous avons retiré RC pendant  $H_d$ .

Donc

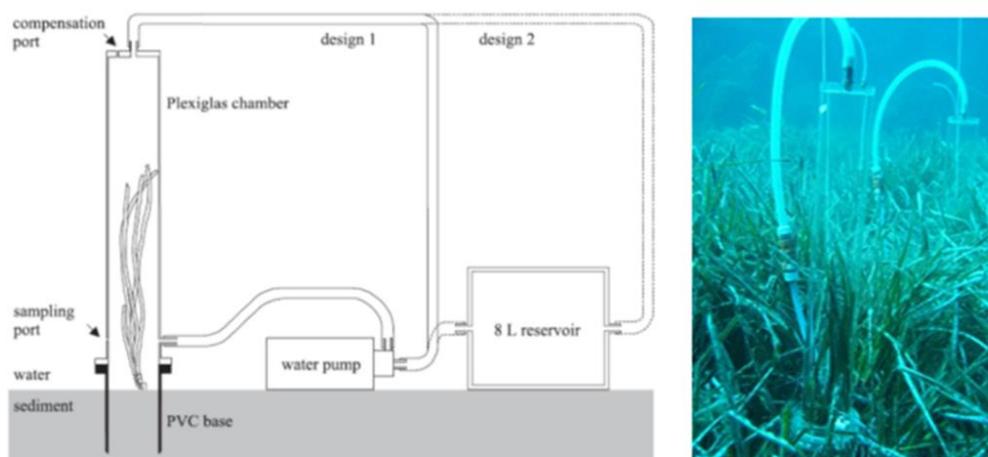
$$PPB = \sum \Delta_{O_2t} - (RC \times H_j / H_n). \text{ (en moles } O_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}\text{)}$$

La production communautaire nette (PCN) a été obtenue en soustrayant la RC à la PPB :

$$PCN = PPB - RC \text{ (en moles } O_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}\text{)}$$

## 2.2.2 Bilan de masse d'oxygène utilisant des incubations benthiques

Ces manipulations ont été réalisées par plongées en scaphandre autonome. La veille trois socles de 9 cm de diamètre en PVC étaient enfoncés à environ 15 cm de profondeur dans la matre à trois emplacements choisis au hasard. Le matin du cycle de 24 h au lever du soleil ( $T_0$ ), les cloches d'incubation étaient fixées sur les socles (Fig. 2.7). En moyenne 6 faisceaux de *P. oceanica* se trouvaient dans chaque cloche. Après homogénéisation, 8 seringues de 60 ml d'eau ont été prélevées dans chaque cloche. De l'eau extérieure a été prélevée dans 8 autres seringues de manière à calculer la dilution du milieu intérieure. Le même prélèvement avait lieu au coucher du soleil ( $T_1$ ) ainsi qu'au lever le lendemain matin ( $T_2$ ).



**Figure 2.7 :** Schéma et photographie de cloches d'incubation benthiques se trouvant par -10 m de fond en baie de Calvi.

Après le dernier échantillonnage, la totalité de la biomasse contenue dans chaque cloche a été prélevée et traitée individuellement selon Gobert et al. 2003. Les pousses étaient rincées à l'eau douce, disséquées et mesurées pour déterminer l'indice foliaire. Pour finir, les épiphytes des feuilles de *P. oceanica* sont enlevées par grattage à l'aide d'une lame de rasoir. Chaque compartiment est ensuite séché dans une étuve à 60°C jusqu'à poids constant (environ 48 h). La densité en pousse de l'herbier (nombre de pousse  $m^{-2}$ ) a été déterminée selon Gobert et al. 2003. Il s'agit de lancer aléatoirement

(entre 10 et 15 fois) un cadre rectangulaire de 0.1 m<sup>2</sup> dans un rayon de 20 m autour du mouillage et de compter le nombre de pousses.

Le calcul des flux métaboliques lors des incubations benthiques s'établit comme suit:

Connaissant le volume interne total des cloches ( $V_B$ ) en litre et les concentrations (mole l<sup>-1</sup>), il a été possible de calculer les quantités d'O<sub>2</sub> dans les cloches au temps T:  $Q_{O_2T} = V_B * C_{O_2}$  (moles O<sub>2</sub> dans la cloche). Ce calcul a été effectué en T<sub>0</sub>, T<sub>1</sub> et T<sub>2</sub>.

La production primaire nette dans la cloche a été obtenue en soustrayant les quantités d'O<sub>2</sub> entre la fin et le début de l'incubation :

$$PCN = Q_{O_2T_2} - Q_{O_2T_0} \text{ (en moles O}_2 \text{ dans la cloche j}^{-1}\text{).}$$

La respiration communautaire dans la cloche a été obtenue en soustrayant les quantités d'O<sub>2</sub> entre la fin de l'incubation et le début de la nuit. Ensuite on a divisé par le nombre d'heures de nuit, le tout multiplié par 24 h :

$$RC = [(Q_{O_2T_2} - Q_{O_2T_1}) / H_n] \times 24 \text{ (en moles O}_2 \text{ dans la cloche j}^{-1}\text{).}$$

PPB dans la cloche a été obtenue en soustrayant RC à PCN.

$$PPB = PCN - RC \text{ (en moles O}_2 \text{ dans la cloche j}^{-1}\text{).}$$

Ces flux dans les cloches ont ensuite été normalisés par le nombre de pousses. Les flux dans les cloches ont été divisés par le nombre de pousses dans la cloche et multipliés par le nombre de pousses par m<sup>2</sup> dans l'herbier (en moles O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup>). Il est à noter que la densité de l'herbier à 10 m est restée stable tout au long de cette étude : 425 ± 92 pousses m<sup>-2</sup> (Bay 1984 ; Gobert 2002 ; Champenois & Borges 2012 ; 2019). Les autres flux (alcalinité totale et carbone inorganique dissous) ont été calculés de manière similaire.

## 2.3 Principe de fonctionnement des optodes

### 2.3.1 Principe général

Pour mesurer l'oxygène, nous avons utilisé des optodes provenant de la firme japonaise Alec Instruments qui utilise des capteurs fabriqués par la firme norvégienne Aanderaa. Il s'agit d'optodes de type 3835 (Fig. 2.8). En présence d'oxygène, les propriétés de fluorescence d'un complexe porphyrinique de métaux tels le platine ou le ruthénium (luminophore) sont modifiées. Si le phénomène sur lequel sont basés ces capteurs est connu depuis de nombreuses années (il a été décrit par Kautsky en 1939), ce n'est qu'au début de 1990 que ce phénomène a été utilisé expérimentalement. C'est sous l'impulsion d'auteurs tels Bacon et Demas (1987), Klimant (1995) et d'autres, que cette technique a réellement pris son essor. Si dans les années 1990 cette technique est restée relativement discrète, c'est sans doute dû au fait que les membranes devaient être fabriquées par les utilisateurs eux-mêmes (Klimant 1995). Début de ce millénaire, différentes firmes ont mis sur le marché des appareils comprenant non seulement les membranes de luminophore mais aussi toute l'électronique permettant son utilisation (Tengberg 2006). La progression de cette technique dans le milieu de l'océanographie est telle qu'elle est en train de s'imposer comme la méthode de référence pour la mesure en continu de l'oxygène. Tengberg et al. (2006) ont évalué, pour la mesure de l'oxygène, les performances des optodes comparées à des électrodes galvaniques à membrane. Ils en tirent comme conclusion que les optodes sont plus pratiques, plus stables, plus robustes mais aussi insensibles au H<sub>2</sub>S, tout en étant globalement aussi précises. C'est à ce constat qu'aboutissent de nombreux auteurs, qu'ils travaillent en eau douce (Rabouille et al. 2006) ou en milieu marin (Glazer et al. 2004).



**Figure 2.8 :** Optode montée sur un enregistreur par la firme Alec Instrument (Manuel Alec).

### 2.3.2 Mécanisme de fonctionnement

Le platine ainsi que le ruthénium forment des complexes avec des ligands organiques. Dans le cas des optodes Aanderaa, il s'agit d'un complexe du platine avec un ligand de type porphyrique. Ce complexe (PtOEP-PS) est noyé dans un polymère organique (polystyrène, PVC, ...) protecteur, transparent dans le spectre visible (Preininger et al. 1996). Le complexe (PtOEP-PS) a une absorption maximale vers 400 nm et une absorption secondaire vers 500 nm. Il est simple d'exciter le luminophore PtOEP-PS grâce à de la lumière dont la longueur d'onde est proche de 500 nm. Le complexe va dans un premier temps tenter de se stabiliser par décroissance non radiative pour se retrouver dans un état métastable. La décroissance non radiative est suivie d'une relaxation avec émission d'un photon à une longueur d'onde de 650 nm. La relaxation a un temps caractéristique qui est de l'ordre de quelques dizaines de ms (Bansal et al. 2006; Tengberg et al. 2006). Une partie de l'énergie accumulée dans le luminophore va être transférée à cette molécule d'analyte (Fig. 2.9). Ce transfert va avoir trois effets sur la relaxation du complexe :

- L'intensité de la phosphorescence va diminuer (« quenching ») en fonction de la concentration en analyte. Cette diminution suit une loi de type Stern-Volmer :

$$I_0/I = 1 + K_q [A]^n,$$

avec  $I_0$  et  $I$  les intensités de phosphorescence respectivement sans analyte et avec analyte,  $K_q$ , la constante de « quenching »,  $[A]$  la concentration en analyte et  $n$ , un paramètre d'ajustement. Dans un cas idéal, le paramètre  $n$  est égal à 1. Dans la réalité non seulement  $n$  est rarement égal à 1, mais de plus, il faut transformer la relation de Stern-Volmer pour rendre compte de la dépendance entre le rapport d'intensité de phosphorescence et la concentration en analyte. En fait ce rapport dépend de beaucoup de paramètres environnementaux tels la température, la salinité, ... (Klimant et al. 1995).

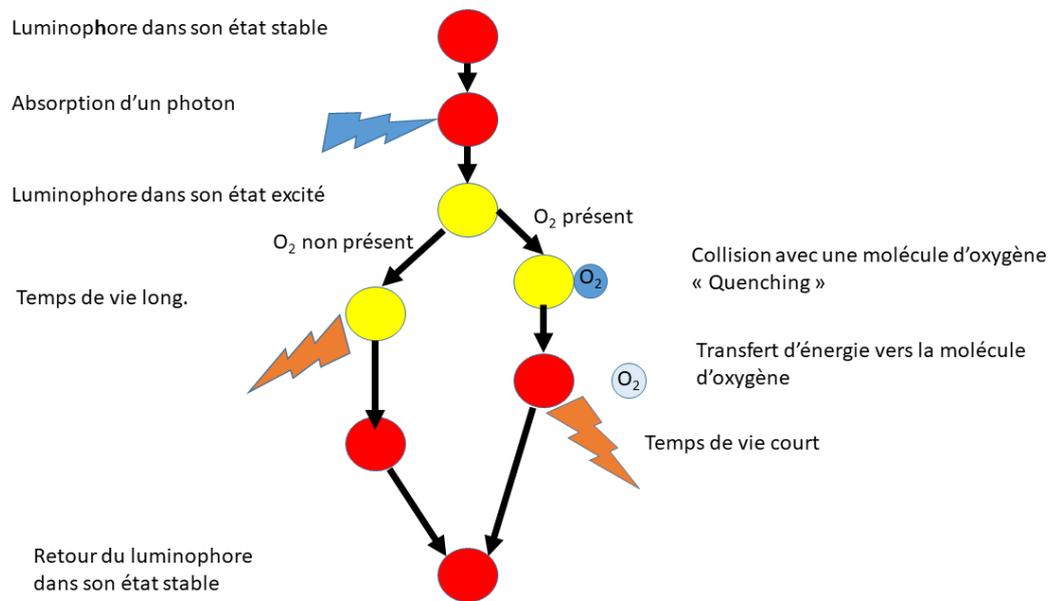
- Le temps de relaxation en présence d'un analyte est réduit, cette diminution suit aussi une loi de type Stern-Volmer :

$$\tau_0 / \tau = 1 + K_q [A].$$

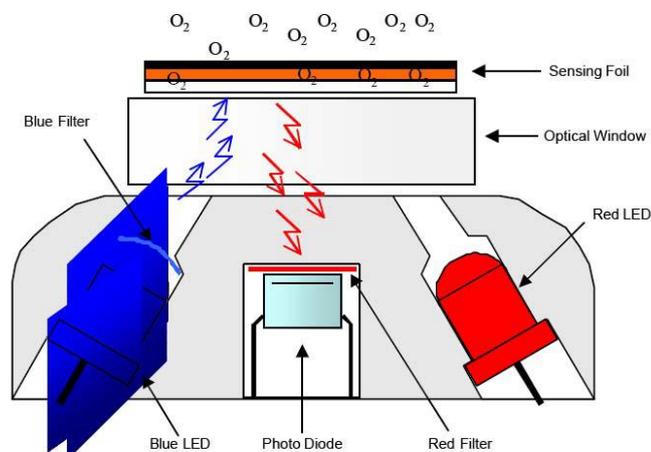
avec  $\tau_0$  et  $\tau$ , les temps caractéristiques de luminescence respectivement avec et sans analyte,  $K_q$  la constante de quenching et  $[A]$  la concentration en analyte. Le temps de luminescence est stable par rapport aux paramètres extérieurs tels la température, le pH,.... (Tengberg et al. 2006). Si la valeur de  $\tau_0$  ne dépend pas des conditions extérieures, cette valeur change avec le milieu dans lequel le complexe est noyé, par exemple PtOEP-PS en solution a des valeurs de l'ordre de 200 ns tandis que noyé dans un film de polymère, ces valeurs tournent autour de 100 ns (Bansal et al. 2006).

- Il y a rotation du plan de polarisation de la lumière réémise en fonction de la concentration en analyte. A notre connaissance, il n'existerait pas d'application utilisant cette propriété.

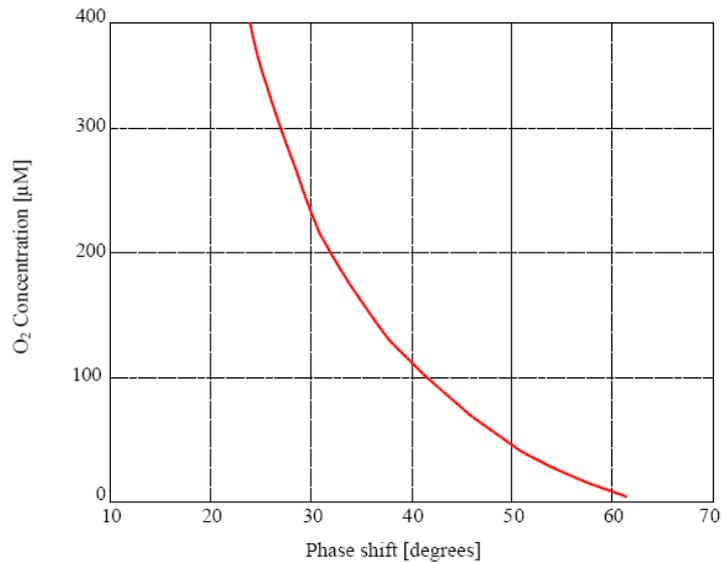
Dans les optodes Aanderaa, la mesure s'effectue de la manière suivante : une diode électroluminescente (DEL) de couleur bleu-vert émet un signal modulé de 5 kHz. Ce signal est filtré avant de passer au travers d'une fenêtre de quartz pour ensuite pénétrer dans la membrane contenant le complexe PtOEP. L'intensité de la lumière émise par la membrane est mesurée par une cellule photoélectrique après avoir été filtrée (Fig. 2.10). La concentration en analyte est calculée grâce à la mesure du déphasage entre l'onde excitatrice et l'onde de phosphorescence. La Figure 2.11 montre un exemple de relation entre le déphasage et les concentrations en oxygène.



**Figure 2.9 :** Schéma de principe du mécanisme de « quenching ».



**Figure 2.10 :** Schéma du principe de fonctionnement d'une optode Aanderaa. La DEL rouge sert à la calibration (Manuel Aanderaa).



**Figure 2.11** : Relation entre le déphasage de l'onde excitatrice et l'onde de fluorescence en fonction de la concentration en O<sub>2</sub> (Manuel Aanderaa).

## 2.4 Mesure de la pression partielle en CO<sub>2</sub>

Comme indiqué précédemment nous avons installé (mouillage 2) un analyseur de pCO<sub>2</sub> (pro-oceanus) à 5 m du mouillage 1 (Fig. 2.12). Cet appareil mesure en continu (à 5m) la pCO<sub>2</sub> dans l'eau au-dessus de l'herbier. Un anémomètre a été installé sur un des toits de la STARESO permettant de mesurer la vitesse du vent à 50m du mouillage 2. Ces mesures ont permis de calculer les flux de CO<sub>2</sub> entre l'atmosphère et la colonne d'eau.



**Figure 2.12** : Le pro-oceanus sur le mouillage 2. Le module de mesure se trouve dans le petit cylindre tandis que la batterie se trouve dans le grand (Photographie Carole Champenois).

## Chapitre III

Seasonal and inter-annual variations of  
community metabolism rates of a  
*Posidonia oceanica* seagrass meadow

Willy Champenois and Alberto V. Borges.

Limnology and Oceanography. 2012.

Volume 57. Issue 1. 347-361.

<https://doi.org/10.4319/lo.2012.57.1.0347>.

# Chapitre 3 - Seasonal and inter-annual variations of community metabolism rates of a *Posidonia oceanica* seagrass meadow

## 3.1 Abstract

We report gross primary production (GPP), community respiration (CR), and net community production (NCP) over *Posidonia oceanica* meadow at 10 m in Corsica (Bay of Revellata) based on the open water O<sub>2</sub> mass balance from a data-set of hourly measurements with an array of three O<sub>2</sub> optodes deployed from August 2006 to October 2009. The method was checked by comparison with discrete measurements of metabolic rates derived from benthic chamber incubations also based on the diel change of O<sub>2</sub>. This comparison was satisfactory and actually highlights the potential caveats of benthic incubation measurements related to O<sub>2</sub> accumulation in small chambers leading to photorespiration, and an under-estimation of GPP. Our data confirmed previous *P. oceanica* meadows GPP and CR values, strong seasonal variations, and net autotrophy. High resolution data revealed strong inter-annual variability, with a decrease of GPP by 35% and NCP by 87% during 2006-2007 characterized by a mild and less stormy winter compared 2007-2008 and 2008-2009. *P. oceanica* meadows are then expected to decrease export of organic carbon to adjacent communities (decrease of NCP), since a decrease in frequency and intensity of marine storms is expected in future in the Mediterranean Sea, due to a northward shift of the Atlantic storm track.

## 3.2 Introduction

The production, degradation, export, and burial of organic matter in coastal environments are higher than in the open ocean (Wollast 1998), and the coastal ocean represents one of the most biogeochemical active areas of the biosphere. Macrophyte ecosystems constitute an important component of the coastal ocean, despite a modest surface area (<2% of the world ocean). Macrophyte ecosystems host high biodiversity and stabilize shore-lines, providing valued ecosystem goods and services (Costanza et al. 1997). Macrophyte ecosystems are also characterized by intense carbon flows (Duarte et al. 2010). Among macrophyte ecosystems, seagrass meadows are characterized by a gross primary production (GPP) at global scale ranging between 296 Tg C yr<sup>-1</sup> and 591 Tg C yr<sup>-1</sup>, and a net organic carbon burial ranging between 25 Tg C yr<sup>-1</sup> and 50 Tg C yr<sup>-1</sup> (Duarte et al. 2010). This imbalance of GPP and net organic carbon burial implies that a large fraction of organic carbon produced in seagrass meadows is either exported to adjacent communities or degraded within the community (Heck et al. 2008). The different fates of autochthonous organic carbon from seagrass meadows ecosystems will depend on the community metabolic status.

The community metabolic status is quantified by the net community production (NCP) that corresponds to the difference between GPP and community respiration (CR, sum of autotrophic and heterotrophic respiration) in both the pelagic and benthic compartments (Odum 1956). The community metabolic status will determine if a community exports organic carbon to adjacent systems (net autotrophic; NCP>0) or if a community requires external organic carbon inputs to sustain its own metabolism (net heterotrophic; NCP<0). However, the community metabolic status of coastal environments as net autotrophic or net heterotrophic has been the subject of a long lasting debate (Smith and Hollibaugh 1993; Wollast 1998). One of the reasons for this debate is the lack of data for resolving the temporal variability of carbon cycling in highly dynamic coastal ecosystems, and for adequately describing the diversity and spatial heterogeneity of these ecosystems. Further, little information is available on inter-annual variability of carbon cycling in coastal environments that can be driven by climatic forcing, or long-term trends due to anthropogenic pressures (Gypens et al. 2009).

Reliable estimates of the community metabolic status are hampered by the conceptual problems associated with <sup>14</sup>C estimation of primary production (Peterson 1980), the strong spatial heterogeneity within an ecosystem (Gazeau et al. 2005a, b), and the high temporal variability which

cannot be easily captured with classical incubation based approaches (Karl et al. 2003). Gazeau et al. (2005a) reviewed the advantages and caveats of several methods to estimate NCP, and recommended the use of integrative mass balance approaches of relevant variables such as O<sub>2</sub> (Odum 1956; Caffrey 2004).

*Posidonia oceanica* is an endemic seagrass of the Mediterranean Sea, with meadows that cover 1% to 2% of the total surface (Pasqualini et al. 1998) and host between ~20% and ~25% of the biodiversity of the Mediterranean Sea (Boudouresque 2004). Community metabolism rate measurements of *P. oceanica* have been exclusively derived from the change of O<sub>2</sub> in benthic chambers and have been reported in a restricted number of meadows in Corsica (Frankignoulle and Bouquegneau 1987), Mallorca (Holmer et al. 2004; Gazeau et al. 2005b; Barrón et al. 2006), and Greece (Apostolaki et al. 2010a). Full seasonality (at best with a monthly resolution) has only been described for GPP, CR and NCP in Magalluf Bay (Barrón et al. 2006) and Sounion (Apostolaki et al. 2010a) and for NCP in the Bay of Revellata (Frankignoulle and Bouquegneau 1987). A fair amount of data on leaf growth based on marking approaches have been gathered in several *P. oceanica* meadows (Bay 1984; Pergent-Martini et al. 1994) although these estimates are not directly comparable to community metabolic rates (GPP, NCP). Little if not nothing is known on short-term variability (sub-monthly scale) and inter-annual variability of community metabolism in seagrass meadows in general and in *P. oceanica* meadows in particular. Some data-sets of community metabolism in seagrass meadows span several years, 4 years in Baffin Bay (Odum and Wilson 1962), or 2 years in Laguna Madre (Reyes and Merino 1991), however, the temporal resolution of data was not sufficient to resolved inter-annual variations.

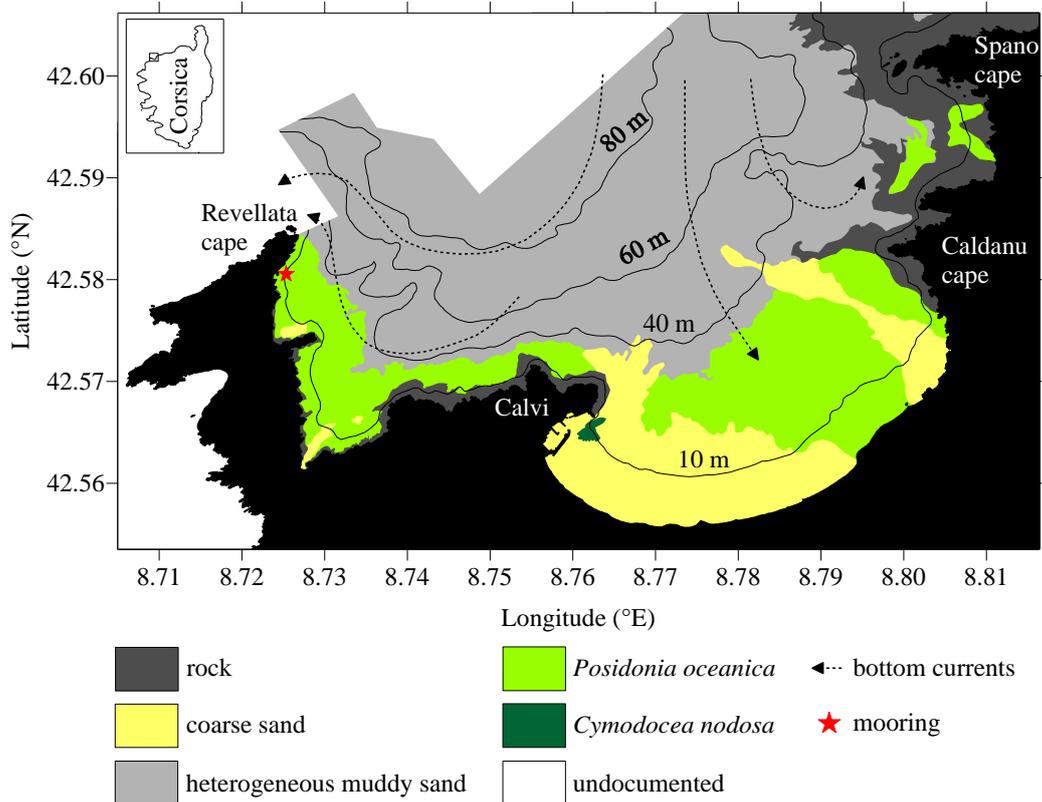
Here, we report a data-set of O<sub>2</sub> measurements at hourly intervals obtained quasi continuously from August 2006 to October 2009 on a shallow mooring (10 m depth) with an array of three O<sub>2</sub> optodes covering the whole water column from surface to bottom over a *P. oceanica* meadow in the Bay of Revellata (Corsica, Fig. 3.1). Community metabolic rates (GPP, CR and NCP) were calculated on a daily basis from this data-set by the open water mass balance of O<sub>2</sub> approach (Odum 1956) and compared to discrete estimates calculated from O<sub>2</sub> changes in benthic chambers (with a 2 to 3 month resolution). Seasonality of community metabolic rates is described in conjunction with meadow biomass data, while inter-annual variability of community metabolic rates is discussed in light of environmental variables (water temperature and wind speed).

### 3.3 Methods

#### 3.3.1 Description of the study area

The Bay of Revellata and the Bay of Calvi (total surface ~22 km<sup>2</sup>) open to the Ligurian Sea on the north east with a border of ~6 km (Fig. 3.1). The area is submitted to north-east winds during winter and the rest of the year to Libeccio blowing from south-west. Due to the geographic orientation, the Bay of Revellata and the Bay of Calvi are relatively well protected from south-west winds. The seawater temperature ranges annually from ~13°C in late winter to ~26°C in late summer. From May to September, there is a well-marked thermocline at ~25 m, while in winter the mixed layer depth exceeds 100 m. The only fresh water inputs are from surface run-off during storm events and salinity is seasonally virtually constant at ~38.

There are five main benthic communities in the Bay of Revellata and the Bay of Calvi (Fig. 3.1): shallow rocky substrates covered by photophilic macro-algae (*Halopteris scoparia*, *Dictyota dichotoma*, *Padina pavonica*, *Cystoseira balearica*); bare coarse sand; *Cymodocea nodosa* meadows; *P. oceanica* meadows extending from ~5 m to < 40 m; heterogeneous muddy sand (below 40 m) rich in debris of *P. oceanica* leaves, with sciaphilic macro-algae down to 100 m.



**Figure 3.1:** Map of study site showing the main benthic communities, bathymetry, pattern of climatological bottom water residual currents, and location of the mooring. The Bay of Revellata extends from Revellata cape to the city of Calvi, the Bay of Calvi extends from the city of Calvi to Spano cape.

### 3.3.2 Mooring and anemometer

The mooring was deployed by self-contained underwater breathing apparatus (SCUBA) dive over the *P. oceanica* meadow at 10 m depth in the northern part of the Bay of Revellata (8.733°E 42.567°N) close to the Stareso research station. Aanderaa O<sub>2</sub> optodes (3835) mounted on Alec Instruments loggers were deployed at 4.5 m, 7.0, m and 9.5 m depth, in addition to a Wetlabs fluorometer (4.5 m). Oxygen saturation level and temperature were measured and logged at hourly intervals, to accommodate the typical duration of deployments (~3 months) and lithium battery life at that sampling rate (~5 months). Oxygen concentrations were computed from O<sub>2</sub> saturation level, seawater temperature and a salinity of 38, using the algorithm given by Benson and Krause (1984). During the field cruises, the O<sub>2</sub> optodes were retrieved from the mooring by SCUBA dive, on 16 occasions for servicing, data download and stability check (04 August 2006, 01 October 2006, 05 December 2006, 21 February 2007, 05 April 2007, 22 May 2007, 19 August 2006, 31 October 2007, 07 February 2007, 30 April 2008, 22 August 2008, 02 December 2008, 01 March 2009, 09 June 2009, 13 August 2009, and 03 November 2009). To check stability of the sensors, the three O<sub>2</sub> optodes were placed in a container

with 100 L of seawater at in-situ temperature that was saturated in O<sub>2</sub> by bubbling ambient air for 2h. Bubbling was then stopped and during a period of ~12 h, 7 to 10 water samples were collected regularly with Tygon tubing, transferred to 300 mL biological oxygen demand (BOD) bottles, and fixed with Winkler reagents. Oxygen was measured by Winkler titration with a potentiometric end-point determination using the protocol, reagents, and calibrations given by Knap et al. (1996). The comparison of O<sub>2</sub> measured by optodes and by Winkler titration allowed to determine the accuracy of O<sub>2</sub> measurements by optodes, which was better than  $\pm 2.0 \mu\text{mol kg}^{-1}$ . The accuracy was not significantly different among the three O<sub>2</sub> optodes, and remained stable during the study period. The precision of O<sub>2</sub> measurements by the O<sub>2</sub> optodes was better than  $\pm 0.1 \mu\text{mol kg}^{-1}$ , based upon the standard deviation on the mean of 30 measurements during 30 s, which is the standard configuration of measurements used. The precision was not significantly different among the three O<sub>2</sub> optodes, and remained stable during the study period. The reported precision and accuracy are similar to those determined for Aanderaa optodes by Tengberg et al. (2006). During the study period, the only malfunction of the O<sub>2</sub> optodes was due to a defective lithium battery leading to the loss of O<sub>2</sub> and temperature data at 7.0 m depth during 17 days (15 May 2007 to 01 June 2007). For this time period, O<sub>2</sub> and temperature data at 7.0 m, were filled by using the average values from 9.5 m and 4.5 m. Sea water (1 liter) was sampled near the fluorometer by SCUBA dive, filtered on glass fiber filters (47 mm, GF/F Whatman), and stored frozen (-20°C) until Chlorophylla (Chl *a*) determination by fluorometry, after overnight extraction in 90% acetone at 4°C according to Lorenzen and Jeffrey (1978). Comparison of Chl *a* measured by the fluorometer on the mooring and measured discretely (see hereafter) showed that the factory calibration of the fluorometer gave satisfactory values and no further calibration was applied. The fluorometer was damaged and data were not acquired from 01 June 2007 to 07 April 2008.

An anemometer (Thies Clima) was deployed on top of one of buildings of the Stareso station (at 11.8 m height) at a distance of about 100 m from the mooring. Wind speed data were referenced at 10.0 m height ( $u_{10}$ ) using the algorithm given by Johnson (1999). For undetermined reasons, wind speed data were not logged from 28 August 2007 to 03 November 2007. For this time period,  $u_{10}$  data were filled by average values for the same period acquired in 2006, 2008, and 2009.

### 3.3.3 Computation of GPP, CR, and NCP by open water mass balance of O<sub>2</sub>

The computation of metabolic rates (GPP, CR, NCP) by open water mass balance of O<sub>2</sub> is based on the Odum (1956) method: the hourly change of O<sub>2</sub> in the mixed layer corrected for the exchange of O<sub>2</sub> with the atmosphere during night-time corresponds to hourly rate of CR; the hourly change of O<sub>2</sub> in the mixed layer corrected for the exchange of O<sub>2</sub> with the atmosphere during day-time corresponds to hourly rate of NCP; assuming that the hourly rate of CR is constant through the daily cycle, hourly rate of GPP is computed as NCP-CR (where CR is a negative flux). GPP is integrated at daily scale by multiplying the hourly rate by the photoperiod ( $H_d$ ). CR is integrated at daily scale by multiplying the hourly rate by 24. Daily integrated NCP is computed as the sum of daily integrated GPP and daily integrated CR.

Since the study area was always vertically isothermal (water column mixed from surface to seafloor, see hereafter) computations were made using the integrated O<sub>2</sub> content in the whole water column (10 m) based on the measurements at the 3 depths (4.5 m, 7.0 m and 9.5 m). We considered 5 layers: 1) 10.0 m to 9.0 m; 2) 9.0 m to 7.5 m; 3) 7.5 m to 6.5 m; 4) 6.5 m to 5.0 m; 5) 5.0 m to the surface. The O<sub>2</sub> concentrations in layers 1, 3, and 5 correspond to those measured by the O<sub>2</sub> optodes at 9.5 m, 7.0 m, and 4.5 m, respectively, while in layers 2 and 4 they are given by the average of the two nearest O<sub>2</sub> optodes. The data are integrated to provide the vertical integrated content of O<sub>2</sub> (QO<sub>2</sub> in mmol m<sup>-2</sup>) on an hourly basis. Computations were made by considering a 24 h cycle starting at sunrise of a given day. Daily integrated CR (mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) is computed according to:

$$CR = (\sum((Q_{O2n})_{t+1} - (Q_{O2n})_t) + \sum FO_{2n})/H_n \times 24 \quad (1)$$

where  $(Q_{O2n})_{t+1} - (Q_{O2n})_t$  is the change in  $Q_{O2}$  during night-time ( $Q_{O2n}$ ) between two hourly intervals ( $t$ ),  $FO_{2n}$  is the air-sea  $O_2$  exchange at each  $t$  during night-time computed using the Ho et al. (2006) gas transfer parameterization as function of wind speed and measured  $u_{10}$  (where the efflux of  $O_2$  from water to atmosphere corresponds to positive  $FO_{2n}$ ), and  $H_n$  is the night-time duration given by:

$$H_n = 24 - H_d \quad (2)$$

where  $H_d$  is computed from an astronomical model (<http://www.usno.navy.mil/USNO/astronomical-applications>).

Daily integrated GPP ( $\text{mmol } O_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) is computed according to:

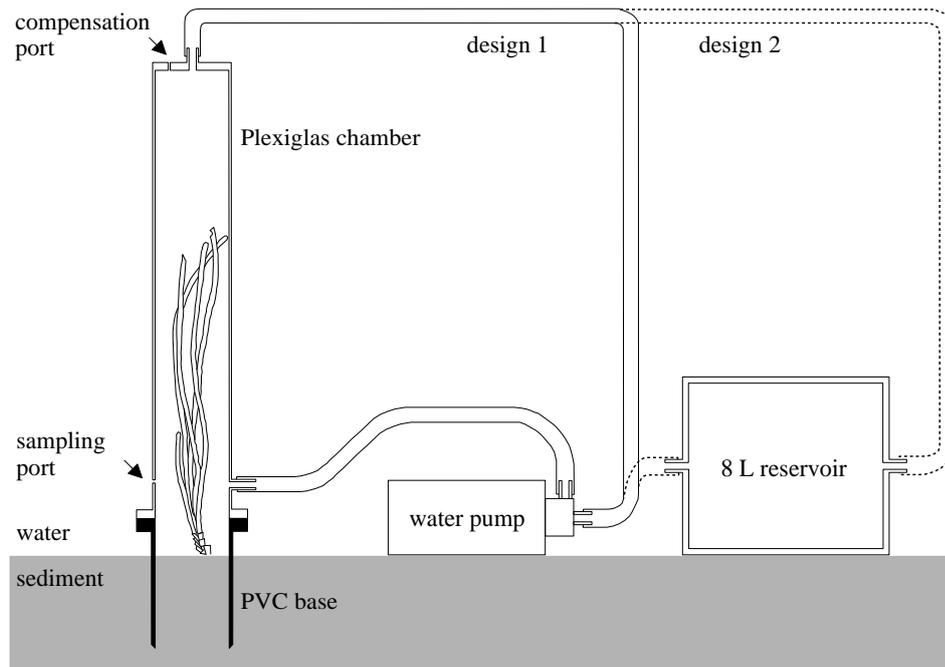
$$GPP = \sum((Q_{O2d})_{t+1} - (Q_{O2d})_t) + \sum FO_{2d} - CR \quad (3)$$

where  $(Q_{O2d})_{t+1} - (Q_{O2d})_t$  is the change in  $Q_{O2}$  during day-time ( $Q_{O2d}$ ) between two  $t$ ,  $FO_{2d}$  is the air-sea  $O_2$  exchange at each  $t$  during day-time.

On some occasions rapid changes of water temperature in conjunction with high wind speed events indicated a drastic change of water mass (*see hereafter*), and metabolic data for these periods were discarded.

### 3.3.4 Computation of GPP, CR, and NCP by mass balance of $O_2$ in benthic chambers

Benthic chamber incubations for the determination of GPP, CR, and NCP were carried out on 16 occasions during the study period (06 August 2006, 02 October 2006, 05 December 2006, 20 February 2007, 04 April 2007, 28 May 2007, 24 August 2007, 29 October 2007, 05 February 2008, 28 April 2008, 15 August 2008, 03 December 2008, 24 February 2009, 08 June 2009, and 12 August 2009). The benthic chamber (Fig. 3.2) consisted of a polyvinyl chloride (PVC) cylindrical base (9 cm internal diameter, 25 cm internal length) and a Plexiglas cylinder (9 cm internal diameter, 61 cm internal length) that were used under 2 configurations corresponding to 2 different designs (Fig. 3.2). For design 1, a water pump plugged to the chamber was used to homogenise the water within the chamber prior to sampling during 7 minutes (~3 cycles of homogenisation based on total volume and pump flow), and remained stopped until the next sampling (but left plugged to the chamber). For design 2, an additional volume of 8 liters was added to the circuit and the water pump was left plugged and running throughout the incubation (only stopped during sampling). The use of rigid benthic chambers has the advantage of avoiding artificial pumping of pore waters into the chamber that can occur due to the movement of flexible chambers due to wave action. The disadvantage of rigid benthic chambers is that the concentration of solutes in the chamber has to be corrected for the volume and chemical content of external water that replaces the volume of sampled water, requiring additional chemical determinations for the external water. The volume of external water introduced into the chamber during sampling was 0.5 liters for a total incubated volume of 5.5 liters and 13.5 liters for design 1 and 2, respectively. The water was sampled at the bottom of the Plexiglas cylinder and external water passively entered the Plexiglas cylinder from the top to avoid direct contamination of sampled water.



**Figure 3.2:** Benthic chamber used for 24 h incubations over a *Posidonia oceanica* meadow. For design 1, the water pump was used a few minutes prior to sampling to homogenise the incubated volume. For design 2, a volume of 8 L was added to the circuit and the water pump run throughout the incubation cycle.

Three PVC bases were inserted ~15 cm into the sediment to surround *P. oceanica* shoots at three locations randomly chosen in a ~20-m radius of the mooring 24 h before the start of the incubation. During the study period, the PVC bases enclosed on average ~6 shoots, ranging between 3 and 12 shoots. The incubations started at sunrise ( $T_0$ ) when the Plexiglas cylinders were placed on the PVC bases, and the first sampling was carried out with 60 mL plastic syringes, 8 from each chamber and 8 for outside water. Sampling was carried out in a similar fashion at sunset of the same day ( $T_1$ ) and at sunrise of the next day ( $T_2$ ). At the end of each SCUBA dive, the water was transferred from syringes to 60-mL BOD bottles and fixed with Winkler reagents. The analysis of  $O_2$  was carried by Winkler titration as described above. Computations of community metabolic rates for the benthic chamber incubations are also based on the principle of the Odum (1956) approach.

The net change of  $O_2$  due to CR ( $\Delta_{O_2CR}$ ,  $\text{mmol } O_2 \text{ d}^{-1}$ ) is given by:

$$\Delta_{O_2CR} = (Q_{O_2C(T_2)} - Q_{O_2C(T_1)})/H_n \times 24 \quad (4)$$

where  $Q_{O_2C(T_1)}$  and  $Q_{O_2C(T_2)}$  are the content of  $O_2$  ( $\text{mmol } O_2$ ) in the incubated volume (based on  $O_2$  concentration and total incubated volume) at  $T_1$  and  $T_2$ , respectively.

The net change of  $O_2$  due to GPP ( $\Delta_{O_2GPP}$ ,  $\text{mmol } O_2 \text{ d}^{-1}$ ) is given by:

$$\Delta_{O_2GPP} = ((Q_{O_2C(T_1)} - Q_{O_2C(T_0)})/H_d - (Q_{O_2C(T_2)} - Q_{O_2C(T_1)})/H_n) \times H_d \quad (5)$$

where  $Q_{O_2C(T_0)}$  is the content of  $O_2$  ( $\text{mmol } O_2$ ) in the incubated volume at  $T_0$ .

GPP and CR for each individual benthic chamber were computed from  $\Delta_{O_2GPP}$  and  $\Delta_{O_2CR}$ , respectively, by integrating by surface area with the number of shoots of *P. oceanica* within each chamber ( $SN_c$ , numbers of shoots) and average shoot density of the meadow around the mooring ( $SD_M$ , shoots  $\text{m}^{-2}$ ), according to:

$$\text{GPP} = \Delta_{\text{O}_2\text{GPP}} / \text{SN}_c \times \text{SD}_M \quad (6)$$

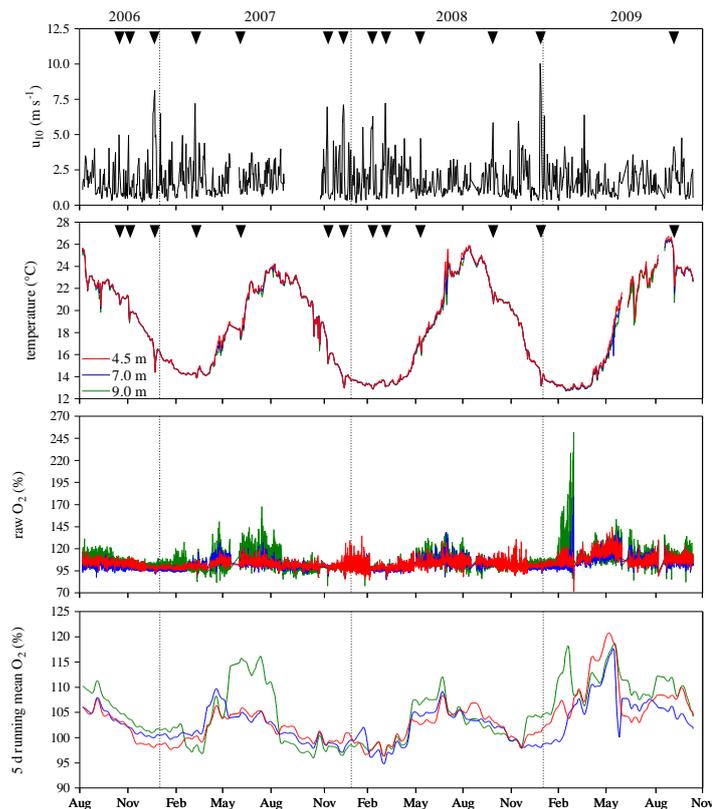
$$\text{CR} = \Delta_{\text{O}_2\text{CR}} / \text{SN}_c \times \text{SD}_M \quad (7)$$

Integration of GPP and CR from  $\Delta_{\text{O}_2\text{GPP}}$  and  $\Delta_{\text{O}_2\text{CR}}$  based on other biometric variables such as leaf area index (LAI) or above ground biomass provided very similar results to those from the integration based on  $\text{SN}_c$  and  $\text{SD}_M$ , and this approach was preferred for simplicity.

### 3.3.5 Biometry.

$\text{SN}_c$  is the sum of *P. oceanica* shoots enclosed in the PVC base.  $\text{SD}_M$  was computed from the count of *P. oceanica* shoots within a frame (25 cm x 40 cm, Gobert et al. 2003) which was thrown randomly between 10 and 15 times within a ~20-m radius of the mooring. Shoots of *P. oceanica* within each benthic chamber were collected for the determination of leaf biomass, leaf area, LAI and epiphyte biomass. Length and width of leaves of shoots were measured allowing the computation of average leaf area per shoot ( $\text{cm}^2$  of leaves shoot<sup>-1</sup>) which were scaled per surface area using  $\text{SD}_M$  providing an estimate of LAI ( $\text{m}^2$  of leaves  $\text{m}^{-2}$  of sediment). The leaves were scraped with a razor blade to collect epiphytes, and naked leaves and epiphytes were dried at 60°C for 48 h, before measurements of dry weight (dry wt) with a precision of  $\pm 0.001$  g. Leaf biomass, epiphyte biomass and total above ground biomass per shoot ( $\text{g}_{\text{drywt}}$  shoot<sup>-1</sup>) were scaled per surface area ( $\text{g}_{\text{drywt}} \text{m}^{-2}$ ) using  $\text{SD}_M$ .

## 3.4 Results



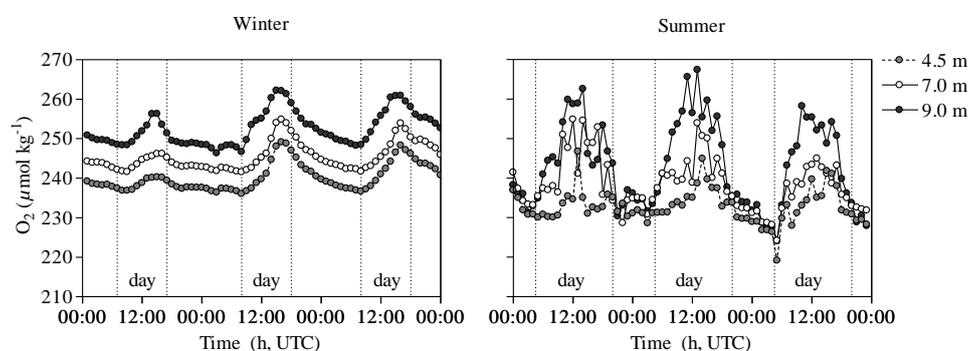
**Figure 3.3 :** Time series of daily  $u_{10}$  ( $\text{m s}^{-1}$ ), water temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ), raw and 5 d running mean of oxygen saturation level (%) at 4.5 m, 7.0 m, and 9.5 m from a mooring deployed over a *P. oceanica* meadow (10 m depth) from 06 August 2006 to 14 October 2009.

Water temperatures were homogenous at the three depths, with maximal values ( $\sim 26^{\circ}\text{C}$ ) in late summer and minimal values ( $\sim 13^{\circ}\text{C}$ ) in late winter (Fig. 3.3). Wind speeds were generally low, averaging  $1.9 \pm 1.3 \text{ m s}^{-1}$  for the whole study period, and ranged between  $0.2$  and  $10.0 \text{ m s}^{-1}$  (Fig. 3.3), due to the fact that the Bay of Revellata is protected from dominant south-west winds. On several occasions (indicated by arrows on Fig. 3.3), a rapid ( $\sim 1 \text{ d}$ ) and intense (as much as  $\sim 3^{\circ}\text{C}$ ) decrease of water temperature was observed in conjunction with high wind events, related to the advection of off-shore water into the Bay of Revellata. Minimal annual water temperatures (February-March) were higher by  $\sim 1^{\circ}\text{C}$  in 2007 ( $14.0^{\circ}\text{C}$  to  $14.5^{\circ}\text{C}$ ) than in 2008 and 2009 ( $13.0^{\circ}\text{C}$  to  $13.5^{\circ}\text{C}$ ).

Oxygen saturation level showed a marked seasonal cycle at the three depths with  $\text{O}_2$  over-saturation with respect to atmospheric equilibrium from spring to fall (up to 245% at 9.5 m in late February 2009), and  $\text{O}_2$  saturation or under-saturation (minimal values down to  $\sim 80\%$ ) during winter (Fig. 3.3). The highest  $\text{O}_2$  saturation levels were observed at 9.5 m during summer. Whatever the season, a daily variation of  $\text{O}_2$  concentration was observed following the pattern expected from day-night cycle which was more marked during summer than during winter, and at 9.5 m than at the other two depths (Fig. 3.4).

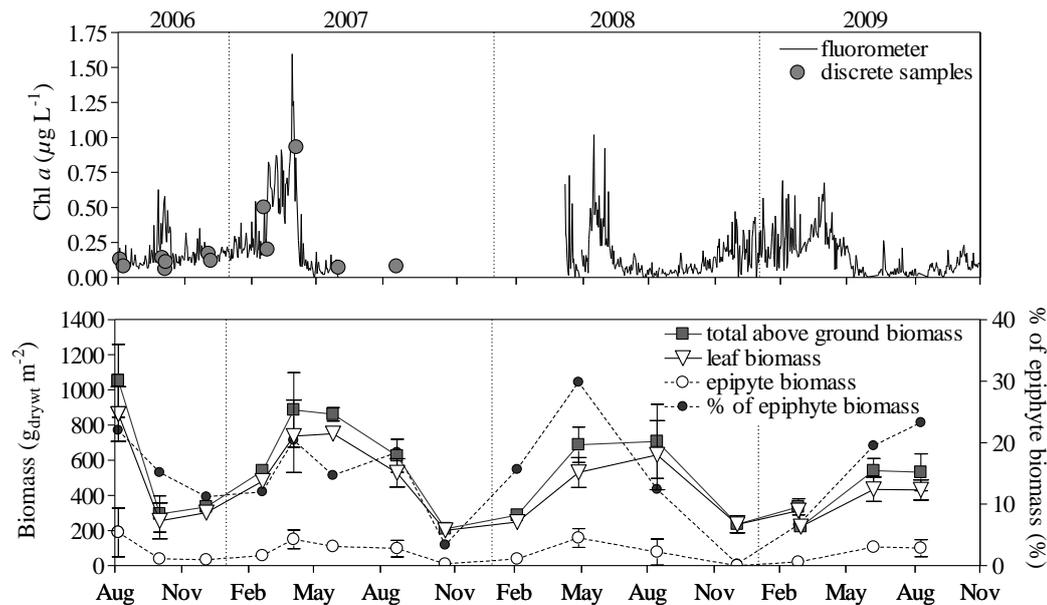
**Table 3.1:** Statistics ( $r$ ,  $p$ ) of Pearson regressions between GPP and biometry and among biometry variables based on data acquired over a *Posidonia oceanica* meadow (10 m depth) from 06 August 2006 to 14 October 2009.

	x	y	r	p
GPP		total above ground biomass	0.794	0.0088
GPP		epiphyte biomass	0.923	0.0003
GPP		LAI	0.770	0.0126
GPP		leaf biomass	0.760	0.0102
Total above ground biomass		LAI	0.915	0.0005
Epiphyte biomass		LAI	0.891	0.0011
Epiphyte biomass		leaf biomass	0.874	<0.0001



**Figure 3.4 :** Time course during 3 days of oxygen concentration ( $\mu\text{mol kg}^{-1}$ ) at 4.5 m, 7.0 m, and 9.5 m from a mooring deployed over a *P. oceanica* meadow (10 m depth) in winter (26-28 January 2008) and summer (15-17 July 2008). UTC - universal time coordinated.

The shoot density at 10 m averaged  $425 \pm 92$  shoots  $m^{-2}$  for the whole sampling period, in close agreement with values previously reported in the area at the same depth (Gobert et al. 2003), and elsewhere in the Mediterranean Sea (Pergent-Martini et al. 1994), and did not show significant seasonal variations (one way analysis of variance,  $F = 1.125 < F_{0.95,6,9} = 3.36$ ,  $p = 0.36$ ). Seasonal variations and values of leaf and epiphyte biomass (Fig. 3.5) followed the patterns previously reported in the area (Bay 1984) and elsewhere in the Mediterranean Sea (Barrón et al. 2006). Leaf biomass increased in spring, was maximal and relatively stable in summer, and decreased in fall due to leaf decay and export out of the meadow with fall and winter storms.

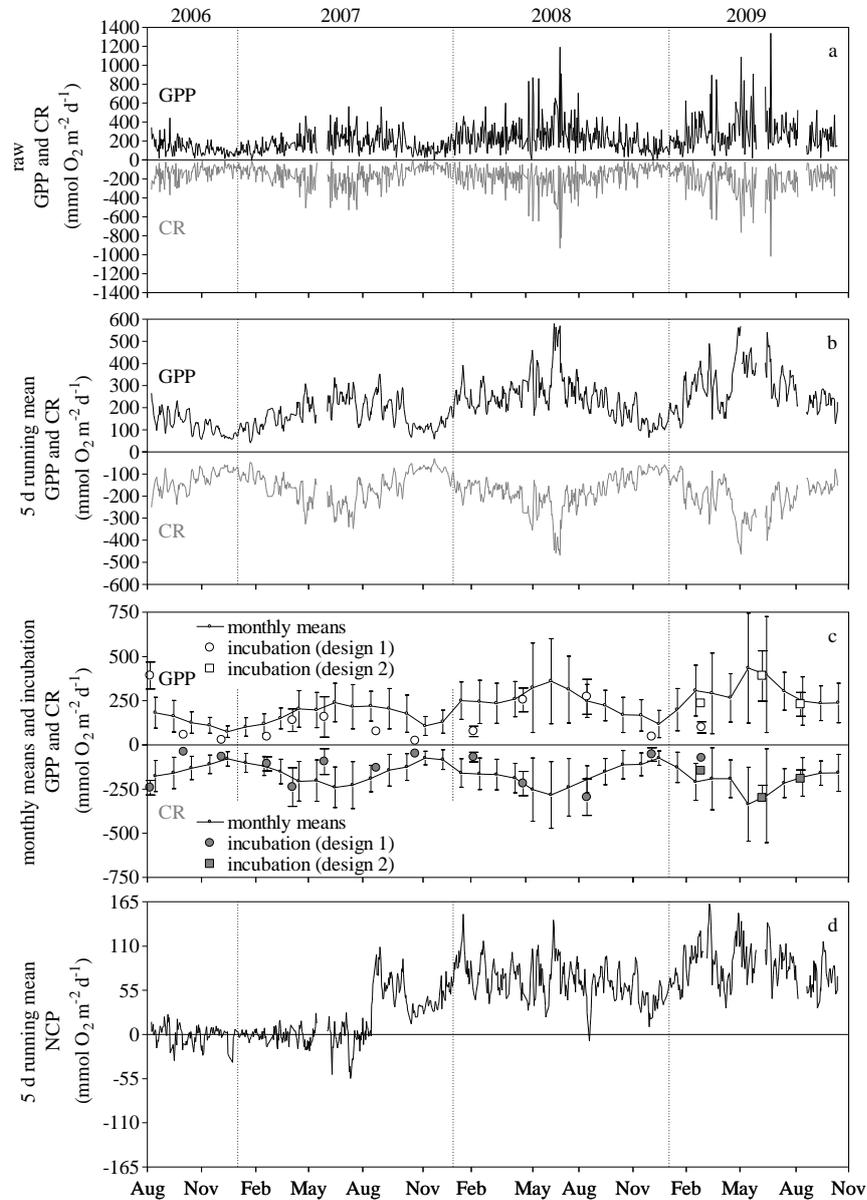


**Figure 3.5** : Times series of Chl  $a$  ( $\mu\text{g L}^{-1}$ ) at 4.5 m obtained discretely and continuously with a fluorometer, and total above ground biomass, leaf biomass, epiphyte biomass ( $\text{g}_{\text{dry wt}} \text{m}^{-2}$ ) and contribution of epiphyte biomass to total above ground biomass (%) over a *P. oceanica* meadow (10 m depth) from 06 August 2006 to 14 October 2009.

The seasonal variations of epiphyte biomass tracked those of leaf biomass (Fig. 3.5; Table 3.1), due to the rapid colonisation of new substrate (leaf) by epiphytes, in agreement with previous observations of *P. oceanica* (Lepoint et al. 1999). Epiphyte biomass accounted for a maximum of 30% of total above ground biomass, in agreement with previous reports in *P. oceanica* meadows (Lepoint et al. 1999). Chl  $a$  values never exceeded  $2 \mu\text{g L}^{-1}$  and the seasonal cycle was characterized by a spring bloom (well marked in April 2007), a fall bloom (October 2006, November 2008) and very low values in summer, in agreement with previous observations in the area (Goffart et al. 2002) and elsewhere in the Western Mediterranean Sea (Marty and Chiavérini 2002).

For the whole study period, GPP based on the open water  $\text{O}_2$  mass balance ranged between 0.4 and  $1338.0 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , with maximal values in mid-summer and minimal values in late fall (Fig. 3.6). GPP was characterized by strong sub-weekly variability most probably related to day-to-day variability of irradiance. CR variations closely tracked those of GPP. Monthly averages of GPP and CR based on the open water mass balance approach compared well in terms of intensity and seasonality with the GPP and CR values derived from benthic chamber incubations (Fig. 3.6). NCP showed distinct patterns in 2006-2007 and in 2008-2009. From August 2006 to August 2007, the community was close to metabolic balance ( $\text{NCP} \sim 0$ ). From September 2007 to November 2009, NCP showed a seasonal variation that was consistent with the seasonal variation of meadow biomass (Fig. 3.5), with a more or

less steady increase of NCP from October to February-April (when above ground biomass increased), followed by a more or less steady decrease of NCP throughout summer and fall (when above ground biomass was stable and then decreased).



**Figure 3.6:** GPP and CR shown as (a) raw data, (b) 5 d running means, and (c) monthly averages derived from the open water O<sub>2</sub> mass balance. Error bars show standard deviation on the monthly mean. Overlaid in (c) are mean GPP and CR derived from the diel change of O<sub>2</sub> in benthic chamber incubations over a *P. oceanica* meadow (10 m depth) from 06 August 2006 to 14 October 2009. Error bars show the standard deviation on the means of rates from 3 incubations, and provide information regarding the small scale spatial variability. (d) 5 d running mean of NCP derived from the open water O<sub>2</sub> mass balance.

### 3.5 Discussion

Community metabolic rates estimated from open water mass balance of O<sub>2</sub> provide an integrated signal of both the pelagic and benthic compartments. Hereafter, we provide several lines of evidence that strongly suggest that the metabolic rates we derived from the open water mass balance of O<sub>2</sub> approach are mostly related to the benthic compartment, and that in this particular community and at this depth the pelagic compartment is a minor player of community metabolism.

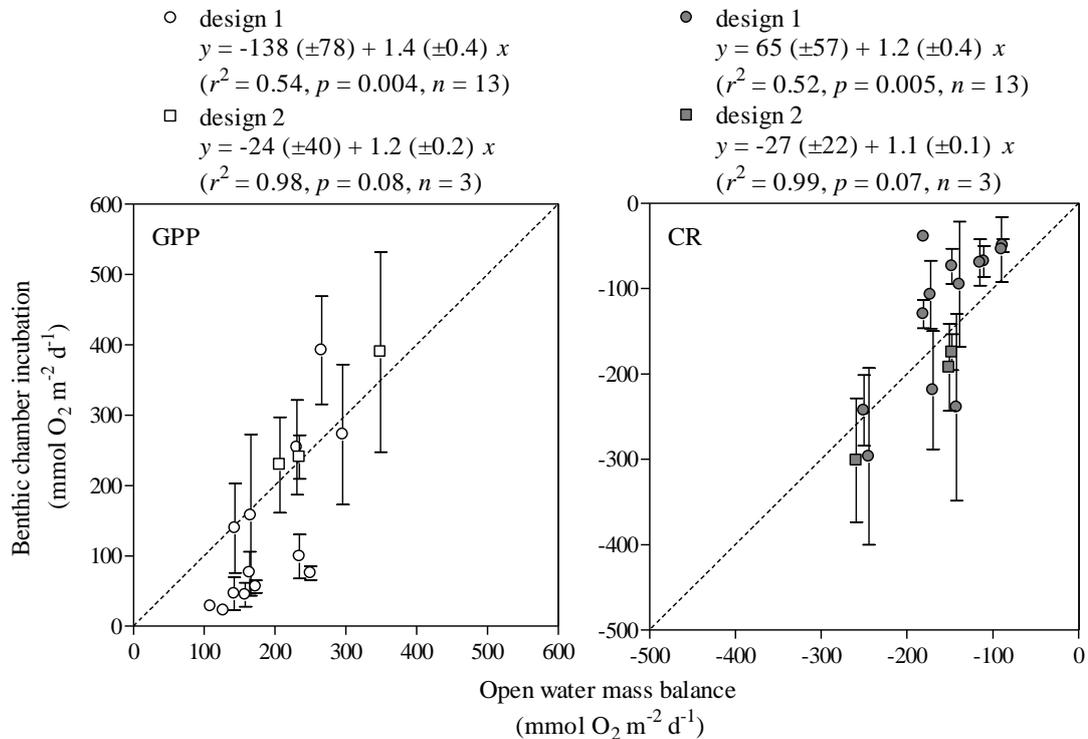
Whatever the season, the amplitude of daily variations of O<sub>2</sub> concentration was more marked at 9.5 m than at the other two depths (Fig. 3.4), strongly suggesting that O<sub>2</sub> was mainly produced and consumed by the *P. oceanica* meadow and this signal propagated throughout the water column by turbulent diffusion. The yearly maximum of GPP occurred from May to July (Fig. 3.6), when planktonic Chl *a* values were particular low (Fig. 3.5), and the highest Chl *a* values were not marked by a distinctly increase in GPP. GPP was uncorrelated to planktonic Chl *a* (Pearson  $r = 0.07$ ,  $p = 0.052$ ,  $n = 754$ ). On the other hand, GPP was strongly correlated with above ground biomass, LAI and leaf biomass (Table 3.1). The strongest correlation of GPP was found with epiphyte biomass. This testifies that epiphyte flora contributed to the benthic community GPP. According to Modigh et al. (1998), epiphyte carbon assimilation ranges between 30% and 50% of the total *P. oceanica* shoot production. However, epiphyte biomass also strongly correlated with LAI and leaf biomass, hence, the correlation between GPP and epiphyte biomass also indirectly reflected the contribution of *P. oceanica* to community GPP.

Gazeau et al. (2005b) reported a relationship between pelagic GPP and integrated Chl *a* during the spring phytoplankton bloom in the Bay of Palma, characterized by the presence of a *P. oceanica* meadow, and by Chl *a* levels similar to those observed in the Bay of Revellata. Pelagic GPP was roughly evaluated from our data-set based on this relationship, assuming a vertically homogenous distribution of Chl *a* at the mooring, and using the fluorometer data to derive integrated Chl *a*. For the period from 01 August 2006 to 01 August 2007, calculated pelagic GPP ranged from ~0.0 to 92.6 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, and averaged 4.5 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>. For the same period, community GPP derived from the open water O<sub>2</sub> mass balance ranged from 0.4 to 564.6 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, and averaged 56.9 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>. For the period from 01 November 2008 to 01 November 2009, calculated pelagic GPP ranged from ~0.0 to 40.1 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, and averaged 3.5 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>. For the same period community GPP ranged from 2.9 to 1338.0 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, and averaged 94.4 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>. This suggests that the pelagic compartment contributes <10% of community GPP on an annual scale in this specific community at this depth.

In fact, during phytoplankton blooms, benthic community production seemed to decrease, which was probably related to the shading effect of phytoplankton and a subsequent decrease of photosynthesis by *P. oceanica* meadows. This effect seemed to have been well marked during the more intense spring phytoplankton bloom in 2007 (from mid-February to early April, Fig. 3.5). Average O<sub>2</sub> saturation levels at 9.5 m during the 10 days prior to start of the spring phytoplankton in 2007 (103.1.±1.5%) were significantly higher than during the first 10 days of the phytoplankton bloom (98.3.±0.8%) (Student test,  $t_{ob} = 3.98 > t_{crit(0.95,9)} = 2.10$ ,  $p = 0.0009$ ). Also, average O<sub>2</sub> saturation levels at 9.5 m during the last 10 days of the spring phytoplankton in 2007 (96.9.±1.9%) were significantly lower than during the 10 days after the end of the phytoplankton bloom (103.0.±2.0%) ( $t_{ob} = 3.16 > t_{crit(0.95,9)} = 2.10$ ,  $p = 0.0054$ ).

Based on the above considerations, community metabolism in the studied environment can be mainly ascribed to the benthic compartment allowing a direct comparison of metabolic rates derived from the open water O<sub>2</sub> mass balance approach and those derived from the benthic incubations. Overall, GPP and CR values derived from benthic incubations are consistent with those derived from the open water O<sub>2</sub> mass balance in intensity and seasonality (Fig. 3.6). However, GPP derived from benthic incubations using chamber design 1 seemed to provide underestimates compared to GPP derived from the open water O<sub>2</sub> mass balance (Fig. 3.7). While the slope of the linear regression was not significantly different from 1 ( $t_{ob} = 0.837 < t_{crit} = 2.36$ ), the Y-intercept was significantly different

from 0 ( $t_{ob} = 2.40 > t_{crit} = 2.36$ ). Values of CR from benthic incubations using chamber design 1 and those derived from the open water  $O_2$  mass balance were not statistically different, as the slope of the linear regression was not significantly different from 1 ( $t_{ob} = 0.169 < t_{crit} = 2.36$ ) and the Y-intercept was not significantly different from 0 ( $t_{ob} = 1.36 < t_{crit} = 2.36$ ).



**Figure 3.7** : Comparison of GPP and CR ( $\text{mmol } O_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) derived from diel change of  $O_2$  in benthic chamber incubations and from open water  $O_2$  mass balance over a *P. oceanica* meadow (10 m depth) from 06 August 2006 to 14 October 2009.

One possible explanation for the lower GPP values by benthic chamber incubations compared to the open water  $O_2$  mass balance could be related to the fact that rhizomes and roots of *P. oceanica* were cut by the PVC base of the benthic chambers. While we cannot quantify the stress of *P. oceanica* due to this based on available data, there are several reasons to suppose it was marginal. Assimilation of nutrients by *P. oceanica* is mainly made by leaves from the water column rather than from sediment by roots (Alcoverro et al. 2000). The main role of roots and rhizomes is anchoring in the sediment (Meinesz et al. 1991). The physiological role of rhizomes is resource translocation between shoots mainly towards the apex of the rhizome (Marbà et al. 2002), usually corresponding to young growing shoots in the periphery of meadows. Our benthic incubations were made in the mature and dense part of the meadow away from the periphery of the meadow. In mature and dense region of the meadow, there is a prevalence or even complete dominance of orthotropic (vertical) compared to plagiotropic (horizontal) rhizomes (Meinesz et al. 1991). Hence, the insertion of the PVC base into the sediment most probably spared the dominant plagiotropic rhizomes.

We identified 2 additional possible reasons for the under estimation of GPP by benthic chambers of design 1 compared to the open water  $O_2$  mass balance. Firstly, in the confined chamber environment, there could be an increase of pH and  $O_2$  during day-time that in conjunction with high

irradiance leads to photorespiration when the enzyme Ribulose-1,5 bisphosphate-carboxylase-oxygenase (RUBISCO) switches from carboxylase to oxygenase (Heber et al. 1996). Under these conditions, there is a consumption of O<sub>2</sub> and a release of CO<sub>2</sub>, leading to an under-estimation of GPP estimated from the change in O<sub>2</sub>. Secondly, this effect could have been enhanced in a relatively motionless environment leading to the thickening of the molecular diffusion boundary layer between the *P. oceanica* leaves and water, since there was little stirring of water in benthic chambers of design 1 (water pump was only used a few minutes prior to each sampling).

To check these sources of under-estimation of GPP estimated from benthic chamber incubations, we carried out 2 sets of experiments. On 28-29 April 2008, an incubation was carried out with a O<sub>2</sub> optode inside the benthic chamber. During day-time, O<sub>2</sub> saturation levels ranged between 160 % and 180 % during a period of ~5 h. pH was sampled during the same incubation at maximum of irradiance, and was ~8.2, below the threshold value of 8.5 above which primary production by *P. oceanica* starts to decrease according to Invers et al. (1997). This would suggest that if photorespiration occurred during the benthic chamber incubations, it was related to an increase of O<sub>2</sub> rather than an increase of pH, although it cannot be excluded that pH was much higher in the molecular diffusion boundary layer between the *P. oceanica* leaves and water.

From February 2009 onwards, the design of the chambers was modified (design 2, Fig. 3.2) to increase the incubated volume by 8 liters so as to reduce the levels of O<sub>2</sub> accumulation during day-time, and incubated water was mixed during the whole cycle with the water pump so as to avoid the thickening of the molecular diffusion boundary layer between the *P. oceanica* leaves and water. On 24-25 February 2009, 4 benthic incubations were run with chamber design 1 and design 2 in parallel (each in duplicate). GPP derived from benthic incubations averaged 99.±.22. mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> and 240.±.31 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> for design 1 and 2, respectively. GPP derived from open water O<sub>2</sub> mass balance during this experiment was 235 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. The GPP values subsequently derived from benthic incubations using design 2 in June and August 2009 also compared very satisfactorily with GPP derived from the open water O<sub>2</sub> mass balance (Fig. 3.7).

GPP was characterized by strong sub-weekly variability most probably related to day-to-day variability of irradiance (Fig. 3.6). Indeed, *P. oceanica* efficiently recycles nutrients by internal translocation (Alcoverro et al. 2000), and primary production and growth are mainly limited by light availability (Alcoverro et al. 1995). Strong day-to-day variability of NCP significantly correlated to irradiance over a *P. oceanica* meadow in the Bay of Palma was reported over a 10 day period (Gazeau et al. 2005b).

CR variations closely tracked those of GPP (Fig. 3.6), indicating a close coupling of heterotrophic and/or autotrophic respiration with GPP. Autotrophic respiration is coupled to GPP across phototrophic organisms including macrophytes (Enríquez et al. 1996). A large fraction of the *P. oceanica* community production is exudated as dissolved organic carbon (DOC) to the water column (~70% of NCP, Barrón and Duarte 2009) and possibly to the sediments through roots. It is expected that DOC exudation increases with GPP, hence, it can be expected that heterotrophic respiration will respond quickly to an increase of GPP. In *Cymodocea nodosa* meadows, Barrón et al. (2004) highlighted a strong correlation between CR and DOC exudation. Strong correlations between GPP and CR have been previously reported in *P. oceanica* meadows (Barrón et al. 2006). These have also been reported in the algal-dominated community in the Biosphere II reef mesocosm at timescales of days to weeks (Falter et al. 2001) and in an algal-dominated reef flat (Falter et al. 2011). GPP and CR have also been reported to be closely correlated across the different benthic communities within a given system (Santos et al. 2004). Finally, GPP and CR closely correlate across different macrophyte communities (Binzer et al. 2006; Duarte et al. 2010).

Community metabolic rates were integrated annually, considering an annual cycle starting on 01 November and ending on 31 October the following year, since the lowest yearly canopy biomass and community GPP were observed in October-November (Figs. 3.5, 3.6). Annually integrated GPP and

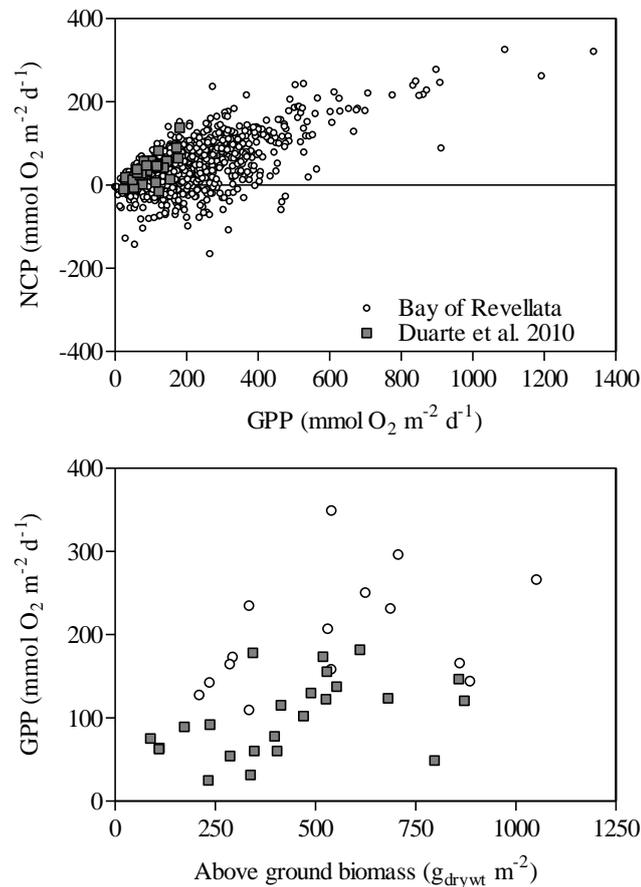
CR (Table 3.2) were of the same order of magnitude as those previously reported in *P. oceanica* meadows in Magalluf Bay (Barrón et al. 2006), and Sounion (Apostolaki et al. 2010a). A comparison with GPP from the pelagic compartment in open Western Mediterranean can be made from data in the Ligurian Sea about ~120 km north of our study site reported by Marty and Chiavérini (2002) with  $^{14}\text{C}$  derived measurements during 4 h that should provide a reasonable estimate of GPP (Peterson 1980). For the 1993-1999 period, annually integrated pelagic GPP in the Ligurian Sea averaged  $16.9 \text{ mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  and ranged from 9.3 to  $25.3 \text{ mol O}_2 \text{ yr}^{-1}$  (converted from carbon units using the Redfield  $\text{O}_2:\text{C}$  ratio of 138:106). For the 2007-2009 period, community GPP over the *P. oceanica* meadow in the Bay of Revellata averaged  $82.1 \text{ mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ , ~80% higher than in the open Ligurian Sea, confirming that *P. oceanica* are major primary producers in the Mediterranean Sea (Gazeau et al. 2005b).

Values derived from benthic chamber incubations provided a negative NCP (net heterotrophic community). As discussed above, incubations using chamber design 1 probably provided underestimates of GPP due to photorespiration, while not affecting significantly CR. The open water  $\text{O}_2$  mass balance approach most probably provided more realistic GPP values. Based on the community metabolic rates derived from open water  $\text{O}_2$  mass balance approach, the community was net autotrophic at annual scale ( $\text{NCP} > 0$ ) in agreement with previous studies based on incubation rate measurements (Frankignoulle and Bouqueneau 1987; Gazeau et al. 2005b; Barrón et al. 2006; Apostolaki et al. 2010a), mass balance considerations and net carbon accumulation in *P. oceanica* (Mateo et al. 1997; Duarte et al. 2010).

The comparison of our data-set with available data of community metabolic rates in *P. oceanica* meadows compiled by Duarte et al. (2010) shows a consistent positive pattern of GPP with above ground biomass, and a consistent positive pattern of NCP with GPP (Fig. 3.8). Our data-set considerably expands the range of variation of NCP and GPP previously reported in *P. oceanica* meadows (Fig. 3.8). The highest values of GPP we report ( $1338.0 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) are close to the highest values ever reported before in seagrass meadows of  $1296.9 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  in a *Halodule wrightii* meadow in Bojorquez Lagoon (Mexico, Reyes and Merino 1991). This could be related to the fact that extreme GPP values in *P. oceanica* meadows are rare events that are difficult to capture with classical incubation methods that are typically at a monthly scale. In our data-set, GPP values  $> 400 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  correspond to ~8% of all observations,  $> 600 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  correspond to ~2% of all observations, and  $> 800 \text{ mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  correspond to ~1% of all observations. Further, during high GPP events, intense  $\text{O}_2$  accumulation could induce photorespiration, and lead to an under-estimation of GPP derived from benthic chamber incubations, as revealed by the present work. This could also explain that GPP values derived from open water  $\text{O}_2$  mass balance from our data-set for a given above ground biomass value tend to be higher than those reported by Duarte et al. (2010) for *P. oceanica* derived from benthic chambers (Fig. 3.8; Y-intercepts of the linear regressions of both data-sets are significantly different;  $t_{\text{ob}} = 2.40 > t_{\text{crit}} = 2.36$ ).

Community metabolic rates showed strong inter-annual variations with GPP and NCP values distinctly lower in 2006-2007 than in 2007-2008 and 2008-2009 (Table 3.2). The GPP:|CR| (P:R) ratio was distinctly lower in 2006-2007 than during the other 2 yearly cycles, implying that in addition to a decrease of GPP, the relative importance of CR to GPP was higher in 2006-2007 (one can theoretically envisage a situation where environmental factors induce a decrease of GPP while not changing the P:R ratio, leading to little change in NCP absolute values). Water temperature during the winter of 2006-2007 was the highest during the study period and the 10 years prior to the start of the study period (Fig. 3.9), due to the exceptionally mild 2006-2007 winter across Europe (Luterbacher et al. 2007). The winter of 2006-2007 was also characterized by lower wind speeds compared with winters of 2007-2008 and 2008-2009, and compared to the period of 10 years prior to the start of the study period, with 3 exceptions (1997-1998, 1999-2000, 2001-2002) (Fig. 3.9). After the decay of *P. oceanica* leaves in late summer and early fall, they are usually exported out of the meadow by the fall and winter storms. During the winter of 2006-2007 the export of dead leaves did not occur due to lower

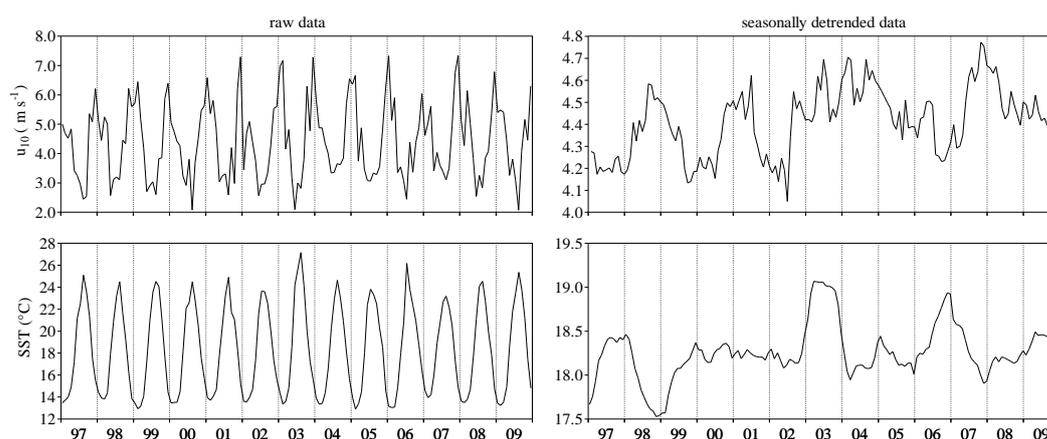
winter - time wind speeds. From fall 2006 to August 2007, dead leaves accumulated as litter in the *P. oceanica* meadow as observed during the SCUBA dives around the mooring (on October, December, and February 2006; April, May, and August 2007). In late September 2007, a three day storm probably cleared the accumulated litter from the meadow, and at this period an increase of NCP was observed (Fig. 3.6). During the SCUBA dives in late October 2007, visual inspection confirmed that litter had been exported from the meadow. We hypothesize that the lower values of P:R ratio, GPP and NCP in 2006 - 2007 than the other two yearly cycles were related to the accumulation of litter in the meadow due to lower winter-time wind speeds and not necessarily related to the higher winter-time temperatures. The higher winter-time temperatures in 2006-2007 would be expected to have a minimal effect on annual P:R ratio and NCP since GPP and CR were anyway low during winter. The accumulated litter in the meadow probably fuelled CR and contributed to decrease P:R. While the leaf biomass data (Fig. 3 5) did not reveal marked differences among years, the presence of litter on the meadow might also have decreased community GPP by shading effect on rhizome epiphytic and benthic macro- and micro-algae associated with the *P. oceanica* meadow. Unlike other seagrasses, *P. oceanica* is characterized by greater species richness and higher biomass of epiphytes on the exposed rhizomes compared to leaves (Borowitzka et al. 2006).



**Figure 3.8** : Comparison of NCP vs. GPP ( $\text{mmol O}_2 \text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) and GPP vs. above ground biomass ( $\text{g}_{\text{drywt}} \text{m}^{-2}$ ) obtained by open water  $\text{O}_2$  mass balance over a *P. oceanica* meadow (10 m depth) from 06 August 2006 to 14 October 2009 in the Bay of Revelatta and compiled by Duarte et al. (2010) in other *P. oceanica* meadows mainly from Mallorca Island (Holmer et al. 2004; Barrón et al. 2006; Gazeau et al. 2005c) and Sounion (Apostolaki et al. 2010a).

**Table 3.2:** Annually integrated GPP, CR, and NCP ( $\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) and P:R for 2006-2007, 2007-2008, and 2008-2009 derived from the open water  $\text{O}_2$  mass balance and derived from the diel change of  $\text{O}_2$  in benthic chamber incubations over a *P. oceanica* meadow (10 m depth) from 06 August 2006 to 14 October 2009. Due to bad weather conditions, benthic incubations were not carried during the November 2009 cruise, and it was not possible to provide a yearly budget of metabolic rates for the 2008-2009 yearly cycle.

	2006-2007	2007-2008	2008-2009
Open water mass balance			
GPP ( $\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ )	$61.3 \pm 0.6$	$88.8 \pm 0.9$	$96.0 \pm 1.0$
CR ( $\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ )	$-57.7 \pm 0.6$	$-64.2 \pm 0.6$	$-67.2 \pm 0.7$
NCP ( $\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ )	$3.5 \pm 0.8$	$24.6 \pm 1.1$	$28.8 \pm 1.2$
P:R	1.06	1.38	1.43
Benthic chamber incubations			
GPP ( $\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ )	$29.2 \pm 6.4$	$64.3 \pm 14.0$	-
CR ( $\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ )	$-39.9 \pm 8.8$	$-64.6 \pm 14.0$	-
NCP ( $\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ )	$-10.7 \pm 10.9$	$-0.3 \pm 19.8$	-
P:R	0.75	1.00	-



**Figure 3.9 :** Time series from 1997 to 2009 of monthly average and seasonally detrended  $u_{10}$  ( $\text{m s}^{-1}$ , National Centers for Environmental Prediction Reanalysis-1 (<http://www.cdc.noaa.gov/>) at  $9.3750^\circ\text{E}$   $42.8564^\circ\text{N}$ ) and sea surface temperature (SST,  $^\circ\text{C}$ , Reynolds climatology (Reyn SmithOlv2, <http://iridl.ldeo.columbia.edu/>) in  $[8.0^\circ\text{E}$   $8.5^\circ\text{E}$ ;  $42.0^\circ\text{N}$   $43.0^\circ\text{N}]$ ). Signals were seasonally detrended using a one year low pass filter. Note the different scales of Y-axis on left and right panels.

Seagrass meadows are threatened by a variety of direct and indirect human pressures (Waycott et al. 2008). Direct threats are clearing of meadows due to shore-line constructions, mechanical damage (dredging and anchoring), eutrophication and siltation, the latter two leading to light limitation. Among indirect threats, water temperature increase has been shown to modify *P. oceanica* physiology (induction of flowering by thermal stress, Diaz-Almela et al. 2007), and meadow dynamics (increase of shoot mortality and decrease of recruitment, Marbà and Duarte 2010). Here, we highlight another potential future modification of *P. oceanica* dynamics with global change, based on the comparison of 3 years of community metabolic data. The analysis of inter-annual variations can be used as a natural laboratory to determine how marine communities might respond to future changes of climate forcing. It is predicted that in future there will be a decrease in frequency and intensity of marine storms in the Mediterranean Sea due to a northward shift of the Atlantic storm track (Lionello et al. 2008). This will modify the carbon flows in *P. oceanica* meadows which are expected to export less matter to adjacent communities and possibly a decrease of GPP and NCP within the meadows themselves.

The very first primary production measurements were carried out based on oxygen changes in the early 1910s. The diel changes in O<sub>2</sub> have been frequently used to estimate metabolic rates based on the Odum (1956) approach in open ocean (Karl et al. 2003) and in coastal environments (Caffrey 2004), including seagrass meadows such as *Thalassia testudinum* (Odum 1963), *Zostera marina* (Caffrey 2004), *Halodule wrightii* (Reyes and Merino 1991). The advent of optical sensors to measure O<sub>2</sub> such as optodes (Tengberg et al. 2006) opens the possibility of measuring metabolic rates by O<sub>2</sub> mass balance robustly and relatively easily, and during long deployments, as demonstrated by the present study. The use of moorings with optodes could provide an affordable and easy tool to monitor the health or degradation of *P. oceanica* communities, since it allows to derive metabolic rates at the community level while other phenological, biogeochemical, and demographic indicators used so far to evaluate *P. oceanica* status only provide information at individual or population level (Apostolaki et al. 2010b).

## **Acknowledgements**

We thank L.-S. Schiettecatte for help in sampling during the first year of the experiment, B. Delille for help in implementing the mooring, P. Lejeune and the Stareso team for logistic support, S. Gobert, G. Lepoint, J. Jacquemart, M.-V. Commarieu, and M.K. Živađinović for assistance during SCUBA dives, R. Biondo for servicing the benthic chambers, Laboratoire d'Océanologie of the University of Liège for access to sampling and part of analytical equipment, A. Alvera for help with de-trending of time series, G. Lepoint and F. Darchambeau for comments during manuscript elaboration, and A.W.D. Larkum and two anonymous reviewers for constructive comments on a previous version of the paper. This work was funded by the Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS) (Mandat d'Impulsion Scientifique F.4513.06, Fonds de la Recherche Fondamentale Collective 2.4.511.09 and 2.4.637.10). AVB is co-first author and a research associate at the FNRS.

## Chapitre IV

Inter-annual variations over a decade of  
primary production of the seagrass  
*Posidonia oceanica*

Willy Champenois and Alberto V. Borges.  
Limnology and Oceanography. 2019.  
Volume 64. Issue 1. 32-45.  
<https://doi.org/10.1002/lno.11017>.

# Chapitre 4 - Inter-annual variations over a decade of primary production of the seagrass *Posidonia oceanica*

## 4.1 Abstract

We acquired quasi-continuous measurements of community gross primary production (GPP) by mass balance of O<sub>2</sub> measured on a mooring, from August 2006 to October 2016 over a *Posidonia oceanica* meadow (10 m depth) in the Bay of Revelleta (Corsica). Over the 2006-2016 period, annual GPP averaged 88 molO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> and ranged from 61 to 108 molO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>. The two years with the lowest annual GPP (2007 and 2015) were characterized by a low occurrence of fall-winter storms, probably leading to the accumulation of leaf litter in fall and early winter; we hypothesize this might have led to occultation of benthic macro-algae. Among the other years, the inter-annual variability of GPP was related to changes during the February-August period, as GPP was repeatable among years during the September-January period. For the February-August period, inter-annual variations of GPP were correlated to Chlorophyll-*a* (Chl-*a*), solar radiation and water temperature. Computed phytoplankton GPP corresponded to a small fraction of community GPP, so the relation between GPP and Chl-*a* probably reflected inter-annual variations of a common driver that we hypothesize to be nutrient inputs. The correlation of GPP with solar radiation shows that light availability contributed to inter-annual variations of the development of *P. oceanica*. The positive relation between GPP and temperature was consistent with the fact that the observed temperatures in the Bay of Revelleta were during the study period within the comfort range for the growth of *P. oceanica*.

## 4.2 Introduction

*Posidonia oceanica* is a marine phanerogam (magnoliophyta) endemic of the Mediterranean Sea that forms vast and lush meadows, and ranks among the most productive ecosystems on Earth (Duarte and Chiscano 1999; Duarte et al. 2010). There is a large uncertainty in the estimation of the total surface area occupied by *P. oceanica* meadows (Bonacorsi et al. 2013), that range between 25,000 and 50,000 km<sup>2</sup> corresponding to 1-2% of the total surface area of the Mediterranean Sea (Bethoux et al. 1986; Pasqualini et al. 1998). The surface area of meadows that has been effectively mapped is 12,247 km<sup>2</sup>, although substantial portions of the coastlines in the Mediterranean Sea have not been actually mapped (Telesca et al. 2015). The *P. oceanica* meadows border nearly of all the coastlines of the Mediterranean Sea, and are present from depths between ~1 m and ~40m. *P. oceanica* can survive within a wide range of salinity (21.5 to 48.0) and water temperature (10 to 30°C) (Meinesz et al. 2009; Tomasello et al. 2009), but require clear water with a low turbidity, so are absent close to the delta of large rivers (Nile, Rhône, ...) (Gobert et al. 2006). The extent of the meadows of *P. oceanica* is decreasing (Boudouresque et al. 2009; Marbà et al. 2014; Telesca et al. 2015), as most other seagrasses worldwide (Waycott et al. 2009).

*P. oceanica* meadows have an important ecological but also economic value (Costanza et al. 1997) estimated to 172 € m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> by Vassallo et al. (2013), as they provide numerous ecosystem goods and services (Boudouresque et al. 2006; Campagne et al. 2015). *P. oceanica* meadows are ecosystem engineers that transform and stabilise the coastal environment (Boudouresque et al. 2006). The leaves of *P. oceanica* slowdown water currents, trapping suspended particles (Dauby et al. 1995; Gacia and Duarte 2001), and the resulting lower turbidity allows a better light penetration (Carr et al. 2010). The sediment accumulation combined to the root and rhizome growth leads to the formation of the "matte" (Boudouresque and Meinesz 1982). The detached leaves in autumn will in part accumulate in the shore forming "banquettes" that can be more than 1 m high, several meters large, and several hundred meters long (Mateo et al. 2003). These structures protect beaches from erosion by the winter-time storms (Guala et al. 2006). The matte and banquettes stabilise the shoreline and in certain

cases the *P. oceanica* meadows make structures equivalent to coral reef barriers (Boudouresque et al. 2006). *P. oceanica* meadows are habitat, breeding and spawning ground, and nursery for numerous species, and host a large biodiversity; ~400 species of flora, several thousand species of fauna, totalling ~20% of the species inventoried in the Mediterranean Sea (Boudouresque et al. 2006). Furthermore, *P. oceanica* meadows also contribute to sustain production and biodiversity of adjacent ecosystems, with economic consequences, in particular with regards to fisheries (Boudouresque et al. 2006).

*P. oceanica* meadows are also carbon sinks (Romero et al. 1994; Mateo et al. 1997; Pergent et al. 1997; 2006). The matte is mainly composed of dead roots, rhizomes and leaves, and to a lesser extent of sedimented particles from the water column, overall corresponding to organic carbon that is relatively refractory to biological degradation, that, in addition, is compacted by a cement of calcium carbonate (Boudouresque and Meinesz 1982). Despite microbial degradation mainly in the first millimetres of the matte where O<sub>2</sub> is present (Holmer et al. 2003), a large fraction of the organic carbon in the matte will be sequestered for millennia, acting as a sink for carbon, nitrogen and phosphorus (Romero et al. 1994; Pergent et al. 1997; Mateo et al. 1997; 2006). About 30% of organic carbon from net primary production of *P. oceanica* meadows is stored on the long-term in the matte (Pergent et al. 1997; Mateo et al. 1997; 2006; Duarte et al. 2005). This storage only lasts as long as the *P. oceanica* meadow is healthy; in case of loss of the seagrass shoots, currents and waves will desegregate the matte and the released organic matter might be remineralized by bacteria (Kennedy et al. 2010; Fourqurean et al. 2012).

Seagrass meadows are threatened by several human stressors, and these ecosystems are decreasing globally (Duarte 2002, Duarte et al. 2005, Waycott et al. 2009), including *P. oceanica* (Marbà et al. 2014), with a decrease in surface coverage estimated to 34% during the last 50 years (Telesca et al. 2015). *P. oceanica* meadows are threatened by eutrophication (waste water and aquaculture), physical destruction from shoreline construction, anchoring and trawling, and climate change (sea-level rise and warming). During the last decades, the human population as well as tourism have increased in the regions bordering the Mediterranean Sea, with an increase of urbanisation on shorelines. This has led to a direct destruction of *P. oceanica* meadows, as well as an increase of nutrient inputs to the coastal zone from wastewater (Boudouresque et al. 2009). Eutrophication will have a double negative impact on *P. oceanica*: development of phytoplankton leading to a decrease of water transparency; proliferation of epiphytes growing on *P. oceanica* leaves (Boudouresque et al. 2006). The epiphytes have a much faster growth than the *P. oceanica* leaves and will compete with *P. oceanica* for light and nutrients (Boudouresque et al. 2006). Organic matter and nutrients released from aquaculture and wastewater will also strongly affect *P. oceanica* meadows leading a decrease of the density of shoots, and changes of the sediment biogeochemistry, as well as in benthic fauna assemblages and bacterial communities (Holmer and Kristensen 1992; La Rosa et al. 2001; Papageorgiou et al. 2009; Mirto et al. 2014; Holmer and Frederiksen 2007). Anchoring and trawling also cause damage of *P. oceanica* meadows by the physical removal of shoots, and it takes up to 100 years depending on extent of damage for the meadow to recover from such damage (Gonzales-Correa et al. 2005; Abadie et al. 2015). The slow recovery is due to the slow growth of *P. oceanica* but also to the changes in the sediment physico-chemistry related to the destruction of roots and rhizomes that will be unfavourable to the recolonization (Abadie et al. 2016). Some invasive plant species such as *Caulerpa* sp. and *Lophocladia lallemandii* can compete with *P. oceanica* (Boudouresque et al. 2009), although they thrive in already degraded meadows with a low shoot density (Williams 2007). Finally global and climate changes might affect the survival of *P. oceanica*. The lower depth limit of the meadows corresponds to the light compensation depth (Olesen et al. 2002), that will shift with sea-level rise. *P. oceanica* is also sensitive to high water temperature, and shoot mortality increases during extreme warm events (>28.0°C) during heat waves at the end of summer (Diaz-Almela et al. 2007; Marbà and Duarte 2010), that might increase with global warming (Jordà et al. 2012).

Primary production of *P. oceanica* is notoriously variable with depth and also across temporal scales: sub-daily, seasonal (Bay 1984; Pergent-Martini et al 1994; Alcoverro et al. 1995; Gobert et al. 2006), and year-to-year (Champenois and Borges 2012). The variability of gross primary production (GPP) in *P. oceanica* can be due to natural causes such as variations of incident solar radiation, that varies day-to-day due to cloudiness (Gazeau et al. 2005) and seasonally (Alcoverro et al. 1995; Champenois and Borges 2012), or as a result from human stressors such as eutrophication (Apostolaki et al. 2010). Consequently, we hypothesize that high frequency monitoring of GPP could be used to diagnose the health status of *P. oceanica* meadows, and its long-term evolution. Further, inter-annual variations of GPP in response to extreme weather events (heat wave, cold spell, extreme storm, abnormal mild weather, ...) can provide natural tests to check how ecosystems could respond in future to global and climate change (Jentsch et al. 2007).

The aim of the present paper is to investigate if long-term changes (decline or increase) of GPP occurred in a *P. oceanica* meadow (at 10 m depth) based on a large data-set spanning a decade (2006 - 2016), as contribution to long-term observations of the meadow in the Bay of Revellata (Corsica) under the STARE-CAPMED initiative. We also quantify the inter-annual variability of GPP which has been seldom investigated in marine ecosystems, and to our best knowledge never before in seagrass meadows. We investigate the possible causes of these inter-annual variations of GPP with the analysis of additional environmental data such as water temperature, wind speed, precipitation, solar radiation, and phytoplankton biomass. Such analysis can provide insights into the response of GPP in *P. oceanica* meadows to future human induced changes in environmental conditions, and we particularly discuss the response to warming.

### 4.3 Material and methods

A mooring was deployed from August 2006 until October 2016 at 10 m depth over a *P. oceanica* meadow (8.725°E 42.580°N) in front of the Stareso research station (Corsica, France). The mooring was equipped with three Aanderaa optodes (3835) mounted on Alec Instrument data-loggers, located at 4.5, 7.0 and 9.5 m depth, that recorded O<sub>2</sub> saturation and water temperature on an hourly basis. Data retrieval, maintenance and stability check of optodes was done every three months. The computation of GPP, community respiration (CR) and net community production (NCP) is based on the Odum (1956) method that relies on the changes of vertically integrated O<sub>2</sub> content (Q<sub>O<sub>2</sub></sub> in mmol m<sup>-2</sup>) derived from the vertical integration of volumetric concentration measurements at the 3 depths (4.5 m, 7.0 m and 9.5 m).

Daily integrated CR (mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) is computed according to:

where (Q<sub>O<sub>2n</sub></sub>)<sub>t+1</sub> - (Q<sub>O<sub>2n</sub></sub>)<sub>t</sub> is the change in Q<sub>O<sub>2</sub></sub> during night-time (Q<sub>O<sub>2n</sub></sub>) between two hourly intervals (*t*), FO<sub>2n</sub> is the air-sea O<sub>2</sub> exchange at each *t* during night-time computed using the Ho et al. (2006) gas transfer parameterization as function of wind speed, and H<sub>n</sub> is the night-time duration in hours.

Daily integrated GPP (mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) is computed according to:

$$GPP = \sum((Q_{O_{2d}})_{t+1} - (Q_{O_{2d}})_t) + \sum FO_{2d} - CR \quad (2)$$

where (Q<sub>O<sub>2d</sub></sub>)<sub>t+1</sub> - (Q<sub>O<sub>2d</sub></sub>)<sub>t</sub> is the change in Q<sub>O<sub>2</sub></sub> during day-time (Q<sub>O<sub>2d</sub></sub>) between two *t*, FO<sub>2d</sub> is the air-sea O<sub>2</sub> exchange at each *t* during day-time.

Daily integrated NCP is computed as the sum of daily integrated GPP and daily integrated CR.

The computed GPP value integrates all the components of the meadow, planktonic and benthic, although Champenois and Borges (2012) showed it is largely dominated by the benthic compartment (*P. oceanica*, epiphytic and benthic micro- and macro-algae). We obtained 2821 GPP measurements from 08/08/2006 to 27/10/2016 (Fig. S-4.1). Ancillary data for the analysis of inter-annual GPP variations were: sea surface temperature (SST), chlorophyll-*a* (Chl-*a*), wind speed, solar radiation and

precipitation. SST was derived from temperature measurements over the top of the canopy (optode located at 9.5 m depth). Water temperature was measured at the three depths, and the water column was always isothermal, so we chose to use the data acquired just above the *P. oceanica* canopy. Monthly Chl-*a* values were derived from moderate-resolution imaging spectroradiometer (MODIS) and processed level-3 data were retrieved from the Giovanni data portal (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>) for a quadrant delimited by 42.579;42.591°N and 8.723;8.728°E; for a quality assessment and calibration of the Chl-*a* MODIS products refer to Kwiatkowska et al. (2008) and Meister et al. (2012). Wind speed was measured with a Thies Clima anemometer on top of one of STARESO buildings and data were converted from the measurements height (11.8m) to a reference height (10m) based on Johnson (1999). Solar radiation (duration in h with solar radiation > 120 W m<sup>-2</sup>) and precipitation data were measured at the Calvi airport (8.793°E 42.524°N) and retrieved from the Météo France data portal (<http://www.meteofrance.com/climat/france/calvi/20050001/relevés>). Analysis of inter-annual variations was based on monthly averages for GPP, SST, Chl-*a*, wind speed, and monthly cumulated values for solar radiation and precipitation. The annual cycle was determined from the seasonal cycle of *P. oceanica* biomass and defined from November 1<sup>st</sup> to October 31<sup>st</sup>, since leaf biomass is typically lowest in November after the autumn leaf shedding. Shoot density was measured by counts and leaf biomass on 10 shoots collected by SCUBA divers as described by Champenois and Borges (2012).

Statistical analysis was done with Graphpad Prism 6 software, using either Student *t*-test or analysis of variance (ANOVA) at the 0.05 level. A principal component analysis (PCA) was performed using the `prcomp` function in R software (<https://www.r-project.org/>); data were scaled to zero mean and unit variance, prior to analysis.

The hourly dissolved oxygen and water temperature time-series are available as supplementary material.

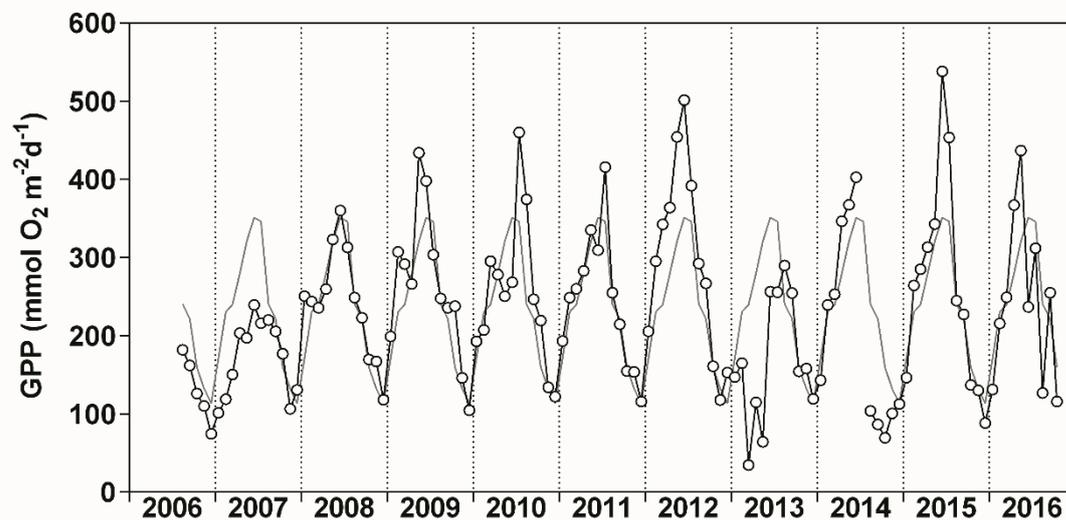
## 4.4 Results and discussion

### 4.4.1 Seasonal and inter-annual variations of GPP in the *P. oceanica* meadow in the Bay of Revellata

Individual GPP values ( $n=2821$ ) varied over four orders of magnitude, ranging between 0.4 and 1818 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (Fig. S -4.1). CR and NCP were strongly correlated to GPP (Fig. S - 4.2), in agreement with previous investigations of marine community metabolism (Duarte and Agustí 1998). CR and NCP represented for the whole data-set 27% and 73% of GPP, and NCP averaged  $23 \pm 2$  mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>, showing that the *P. oceanica* meadow was net autotrophic at annual scale, in agreement with previous investigations of community metabolism in *P. oceanica* meadows (e.g. Frankignoulle and Bouquegeau 1987; Barrón et al. 2006; Duarte et al. 2010). Net autotrophy was also confirmed by an overall O<sub>2</sub> oversaturation that averaged 104% (range 66-287%) during the study period (Fig. S - 4.1). As previously described by Champenois and Borges (2012), whatever the season, a daily variation of O<sub>2</sub> concentration was observed, following the pattern expected from day-night cycle which was more marked during summer than during winter, and at 9.5 m than at the other two depths (Fig. S – 4.1). Since NCP and CR were tightly correlated to GPP (Fig. S – 4.2) and that GPP is the driver of NCP and CR in this type of marine environments (Duarte and Agustí 1998), hereafter, we will only investigate inter-annual variations of GPP.

Figure 4.1 shows the monthly means of GPP over a 10 yr period from 2007 to 2016. There are marked seasonal variations of GPP with a maximum in June-July (~400 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) and a minimum in November-December (~100 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>). These GPP patterns coincided with an oversaturation of O<sub>2</sub> (107.0% averaged for the whole data-set) in June-July and close to O<sub>2</sub> saturation (100.8% averaged for the whole data-set) in November-December (Fig. S - 4.1). The seasonal patterns and range of GPP values are consistent with those we derived at the same site and with the same method based

on a shorter time-series (2006 to 2009) (Champenois and Borges 2012), as well as the data over a *P. oceanica* meadow in Magalluf Bay (Mallorca Island, Spain) based on O<sub>2</sub> changes in benthic chambers (Barrón et al. 2006). Strong inter-annual variations were also observed with annual integrated GPP ranging from a minimum of 61.3 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> in 2007 to a maximum of 107.6 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> in 2012 (Table S-4 1). Such inter-annual variations of GPP are consistent with the strong inter-annual variations of biometric variables over *P. oceanica* meadows, such as number of leaves, leaf biomass, leaf length reported at our and other studies sites in the Mediterranean Sea (Bay 1984; Pergent-Martini et al. 1994; Soullard et al. 1994; Gobert 2002; Guillén et al. 2013). The overall average of GPP over the 10 yr period was 87.7±18.4 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> (coefficient of variation (CV) of 21%), close to average of measurements (n=29) compiled by Duarte et al. (2010) over *P. oceanica* meadows (mainly in Spain and Greece) of 67.1±11.1 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> (based on an average of 0.25 ± 0.04 mmol O<sub>2</sub> g dry weight (dw)<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup> and an average biomass of 735 g<sub>dw</sub> m<sup>-2</sup>). The values compiled by Duarte et al. (2010) were derived from several different sites and from different depths, and based on incubations with benthic chambers that can under-estimate GPP measurements due to photorespiration (Champenois and Borges 2012).



**Figure 4.1:** Monthly community gross primary production (GPP in mmol O<sub>2</sub> d<sup>-1</sup>) from August 2006 to October 2016 at 10 m depth over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revelleta (Corsica). The grey line represents the climatological annual cycle of GPP for the 2006-2016 period that was constructed from the average for each month computed from the values for that month from all of the years.

Differences from year-to-year were also apparent when comparing specific periods of the seasonal cycle of monthly GPP with the 10 yr climatology average (Fig. 4.1). The GPP averages for the period from September to January were repeatable from year-to-year, with the exception of 2007 and 2015. Shedding of older (and longer) *P. oceanica* leaves occurs in late summer and early fall that will be exported by fall-winter storms (Gobert et al. 2006). The leaves will start growing again in late winter (February). This has two consequences: firstly, GPP from *P. oceanica* collapses due to loss of biomass; secondly, light availability increases at the sediment surface and base of the shoots, allowing the growth of benthic and rhizome-epiphytic sciaphile flora, mainly red macro-algae such as *Laurencia* sp, *Peyssonnelia* sp, *Acrothamnion preissii* and *Womersleyella setacea* (Balata et al. 2007; Nesti et al. 2009). Champenois and Borges (2012) showed that the lack of fall storms during the exceptionally mild winter of 2006-2007 (Luterbacher et al. 2007) did not allow the export of dead *P. oceanica* leaves, blocking the development of benthic macro-algae, leading to a low GPP during this period.

Similarly, in 2015, the first storms and export of dead leaves only occurred in early December, based on *de visu* observations during SCUBA dives. If we exclude years 2007 and 2015, then for the period of 2007-2016, the integrated GPP from September to January is  $25.9 \pm 3.8 \text{ mol O}_2 \text{ m}^{-2}$  (CV=7.4%), corresponding to 29.7% of the annual GPP. This significant portion of annual GPP occurs when *P. oceanica* leaf biomass has been reported to be at its lowest (Gobert et al. 1995), and we hypothesize GPP is mainly sustained by sciaphile benthic red macro-algae, although this needs to be checked in future by direct measurements.

**Table 4.1:** Annual gross primary production (GPP in  $\text{mol O}_2 \text{ yr}^{-1}$ ) from 2007 to 2016 at 10 m depth over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revelleta (Corsica), excluding year 2014 for which no measurements were available in July precluding annual integration.

Year	GPP ( $\text{molO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ )
2007	$61.3 \pm 0.6$
2008	$88.8 \pm 0.9$
2009	$96.0 \pm 1.0$
2010	$92.6 \pm 0.9$
2011	$89.9 \pm 0.9$
2012	$107.6 \pm 1.1$
2013	$61.9 \pm 0.6$
2015	$97.3 \pm 1.0$
2016	$80.0 \pm 0.8$
Average	$87.7 \pm 2.6$

Inter-annual variations of annual GPP (Table 4.1) were due to variability during the other periods of the year, since the GPP values for the period from September to January were repeatable from year-to-year. In order to understand the source of variability we tested correlations of GPP with five other variables: SST, Chl-*a*, solar radiation, precipitation, and wind speed. These variables were chosen because high temperature (>28°C) can lead to mortality of *P. oceanica* (Diaz-Almela et al. 2007; Marbà and Duarte 2010), but is also an important factor controlling metabolism (López-Urrutia et al. 2006); Chl-*a* and solar radiation control light availability for photosynthesis of *P. oceanica*; Chl-*a* might also indicate a contribution of the planktonic compartment to community GPP; precipitation can lead to inorganic nutrient inputs in near-shore marine areas that could be significant in the Mediterranean Sea (Koçak et al. 2010), and wind speed can provide information on vertical mixing and nutrient inputs as well as export of litter from the *P. oceanica* meadows. None of these variables correlated significantly with GPP for the period from September to January.

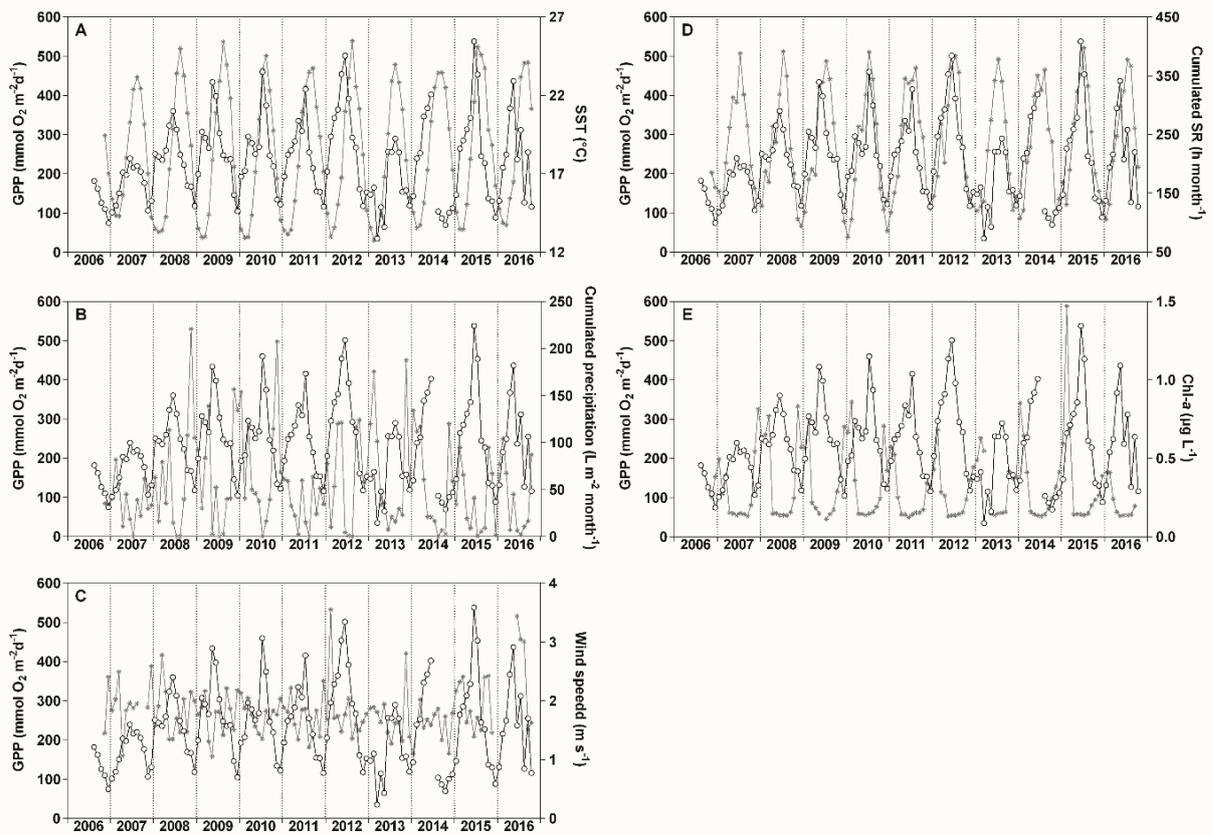
Maximum monthly SST were observed systematically in August, on average  $24.2 \pm 0.8^\circ\text{C}$  for the whole period, ranging between  $23.2^\circ\text{C}$  in 2007 and  $25.5^\circ\text{C}$  in 2012 (Fig. 4.2a). Minimum monthly SST were observed in February, on average  $13.4 \pm 0.6^\circ\text{C}$  for the whole period, ranging between  $12.8^\circ\text{C}$  in 2013 and  $14.3^\circ\text{C}$  in 2007. The yearly maximum and minimum of monthly GPP were decoupled in time (May/June and November, respectively) from the maximum and minimum of SST (August and February, respectively). The warmest year with an annual average of  $18.6^\circ\text{C}$  in 2007 was also the year with the lowest GPP ( $61.3 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ), followed by 2012 ( $18.5^\circ\text{C}$ ) that was the year with the highest GPP ( $107.6 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ). The coolest year with an annual average of  $17.7^\circ\text{C}$  in 2013 had a low GPP ( $61.9 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ), followed by 2010 ( $17.8^\circ\text{C}$ ) with a GPP ( $92.6 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) close to the overall average ( $87.7 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ). We conclude that year-to-year variability of annual SST was not the major factor controlling inter-annual variations of annual GPP.

In general, autumn and winter were the seasons with the highest precipitations (Fig. 4.2b). The cumulated annual precipitation was  $649 \pm 138 \text{ L m}^{-2}$  (CV=23.8%) on average over the 2006-2016 period. The cumulated precipitation from September to March was  $532 \pm 177 \text{ L m}^{-2}$  on average over

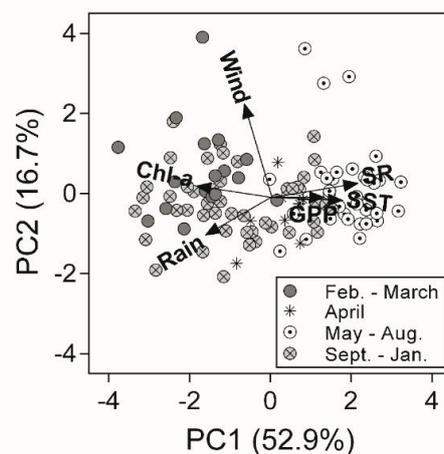
the 2006-2016 period, corresponding to 82.0% of the annual total. The driest period was from June to August, with a cumulated precipitation of  $41 \pm 22 \text{ L m}^{-2}$  on average over the 2006-2016 period, corresponding to 6.3% of the annual total. The rainiest year was 2010 (annual cumulated precipitation of  $914 \text{ L m}^{-2}$ ) with an annual GPP ( $92.6 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) below the overall average. The driest year was 2007 (annual cumulated precipitation of  $444 \text{ L m}^{-2}$ ) with the lowest annual GPP ( $61.3 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ). During 2013, the cumulated annual precipitation was very close to the average over the 2006-2016 period ( $685 \text{ L m}^{-2}$ ), although the annual GPP was among the lowest of the whole period ( $61.9 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ). No significant correlation was found between cumulated precipitation and the intensity of the spring phytoplankton bloom indicated by Chl-*a* concentration. The Mediterranean Sea is very oligotrophic, so that nutrient inputs from wet atmospheric deposition can be significant (Koçak et al. 2010), and phytoplankton growth can respond at very short time-scales (~days) to nutrient pulses due to precipitation or wind (Thyssen et al. 2014). Nevertheless, over longer time scales (seasonal to inter-annual) precipitation did not seem to be a driver of GPP variability over *P. oceanica* meadows. This was also the case for wind speed that showed low seasonal and inter-annual variability. Average wind speed over the 2006-2016 period was  $1.8 \pm 0.2 \text{ m s}^{-1}$  (CV=13.7%) (Fig. 4.2c). Wind speed was higher from September to March ( $1.9 \pm 0.2 \text{ m s}^{-1}$ ) than during the rest of the year ( $1.6 \pm 0.1 \text{ m s}^{-1}$ ).

Cumulated annual solar radiation averaged  $2,777 \pm 90 \text{ h}$  (CV=3.2%), over the 2006-2016 period. 2012 was the year with the highest solar radiation (2,881 h) and 2010 was the year with the lowest solar radiation (2,606 h). The period from May to September had a low variation in solar radiation (CV=3.0%), while the period from January to April had a higher variation in solar radiation (CV=16.9%). Year 2010 had the highest GPP ( $107.6 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) but a low solar radiation (2,606 h), while year 2012 had a GPP close to the overall average ( $92.6 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) although with the highest solar radiation (2,881 h). The yearly maximum of solar radiation (July) did not coincide with the one of GPP (May-June), except for year 2010. The yearly minimum of solar radiation (mostly in December) did not coincide with the one of GPP (mostly in November). Nevertheless, a significant positive linear relationship was found for the whole 2006-2016 period between monthly GPP and cumulated monthly solar radiation ( $r^2=0.38$ ;  $p<0.0001$ ;  $n=119$ ) (Fig. S - 4.3), in agreement with previous findings on the role of light in regulating growth of *P. oceanica* meadows across time-scales from day-to-day (Gazeau et al. 2005) to seasonal (Alcoverro et al. 1995). Taken for each yearly cycle individually, the  $r^2$  value of the linear correlation between GPP and solar radiation ranged from 0.23 to 0.74 (Fig. S - 4.4), showing that additional processes also controlled seasonal and inter-annual variations of GPP, as discussed hereafter.

Chl-*a* values were low, in general below  $1 \mu\text{g L}^{-1}$  (Fig. 4.2e). The timing and amplitude of the seasonal variations of the remoted sensed Chl-*a* data were in agreement with in-situ measurements in the same area (Garrido et al. 2014). The average Chl-*a* concentration was  $0.3 \pm 0.2 \mu\text{g L}^{-1}$  (CV=72.0%) for the period 2006-2016. The seasonal maximum Chl-*a* concentration was observed in February- March corresponding to the spring diatom bloom (Garrido et al. 2014). During the spring bloom, the maximum monthly value was in March 2015 ( $1.4 \mu\text{g L}^{-1}$ ) and the minimum in March 2016 ( $0.4 \mu\text{g L}^{-1}$ ). In some years, an autumn Chl-*a* peak was also observed but lower than the corresponding spring peak. The lowest Chl-*a* concentrations were observed during the period from May to September, with an average of  $0.14 \pm 0.01 \mu\text{g L}^{-1}$  (CV=8.9%), typical in the study area due to nutrient depletion (Garrido et al. 2014). The yearly maximum of community GPP did not coincide with the spring phytoplankton blooms.



**Figure 4.2:** Monthly community gross primary production (GPP in  $\text{mmol O}_2 \text{d}^{-1}$ , open dots), sea surface temperature (SST in  $^{\circ}\text{C}$ , stars, A), cumulated precipitation ( $\text{L}^{-1} \text{m}^2 \text{month}$ , stars, B), wind speed ( $\text{m s}^{-1}$ , stars, C), Cumulated solar radiation (SR in  $\text{h month}^{-1}$ , stars, D), and chlorophyll-a concentration (Chl a in  $\mu\text{g L}^{-1}$ , stars, E) from August 2006 to October 2016 at 10 m depth over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revelleta (Corsica).



**Figure 4.3:** Principal component analysis of monthly community gross primary production (GPP), sea surface temperature (SST), cumulated precipitation (Rain), wind speed (Wind), Cumulated solar radiation (SR), and chlorophyll-a concentration (Chl-a) from August 2006 to October 2016 at 10 m depth over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revelleta (Corsica).

A PCA of the above mentioned variables allowed to summarise the variance across the whole data-set (Fig. 4.3). The first two principal components of variance (PC1 and PC2) described 69.6% of total variance. As GPP, SST and solar radiation all peaked in summer (Fig. 4.2a, d, e) they were positively related. Since Chl-*a* peaked in early spring during periods of low GPP and was very low during summer (period of high GPP) both variables were negatively related. Finally, GPP showed no relation to wind speed and a poor relation to precipitation.

In order to further explore inter-annual variations of GPP, SST, SR, Chl-*a*, precipitation and wind speed, we computed the monthly anomalies (noted by ') as the difference between each monthly value and the average value for that given month for the whole period (2006-2016), normalized by the average and expressed in % (Fig. 4.4). The correlation analysis of the anomalies of variables did not show any significant relations across the entire data-set. In order to further examine inter-annual variations, three different periods of the yearly cycle from February to August were investigated (the period from September to January was not examined since, as mentioned above, it was nearly repeatable from year to year). The first period corresponded to February and March, the second period was the month of April, and the third period was from May to August. These periods were chosen by separating the period from May to August, when Chl-*a* is systematically low, making this a coherent period. The month of April stands out as the month of the transition of winter-mixed conditions to spring/summer-thermally stratified conditions, when seasonally SST start to increase (Bay 1984). For any of these periods, there was no significant correlation between monthly anomalies of GPP (GPP') and those of cumulated precipitation and wind speed (not shown), so we will only examine hereafter the correlations with anomalies of solar radiation (SR'), SST (SST'), and Chl-*a* (Chl-*a*').

For the first period (February and March), GPP was on average  $13.9 \pm 4.1$  mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> for the whole 2006-2016 period, corresponding to 16.1% of the annual total. We calculated a multiple linear regression (MLR) between the sum of GPP' for March and February as a function of the sum of cumulated solar radiation (SR') and average Chl-*a*' (data from year 2007 was excluded from the MLR as the lack of export of dead leaves led to abnormal GPP values):

$$\text{GPP}' = -6 + 0.0553 \times \text{SR}' + 3.08 \times \text{Chl-}a' \quad (r = 0.87 > r_{\text{crit}(0.95, n=9)} = 0.44) \quad (3)$$

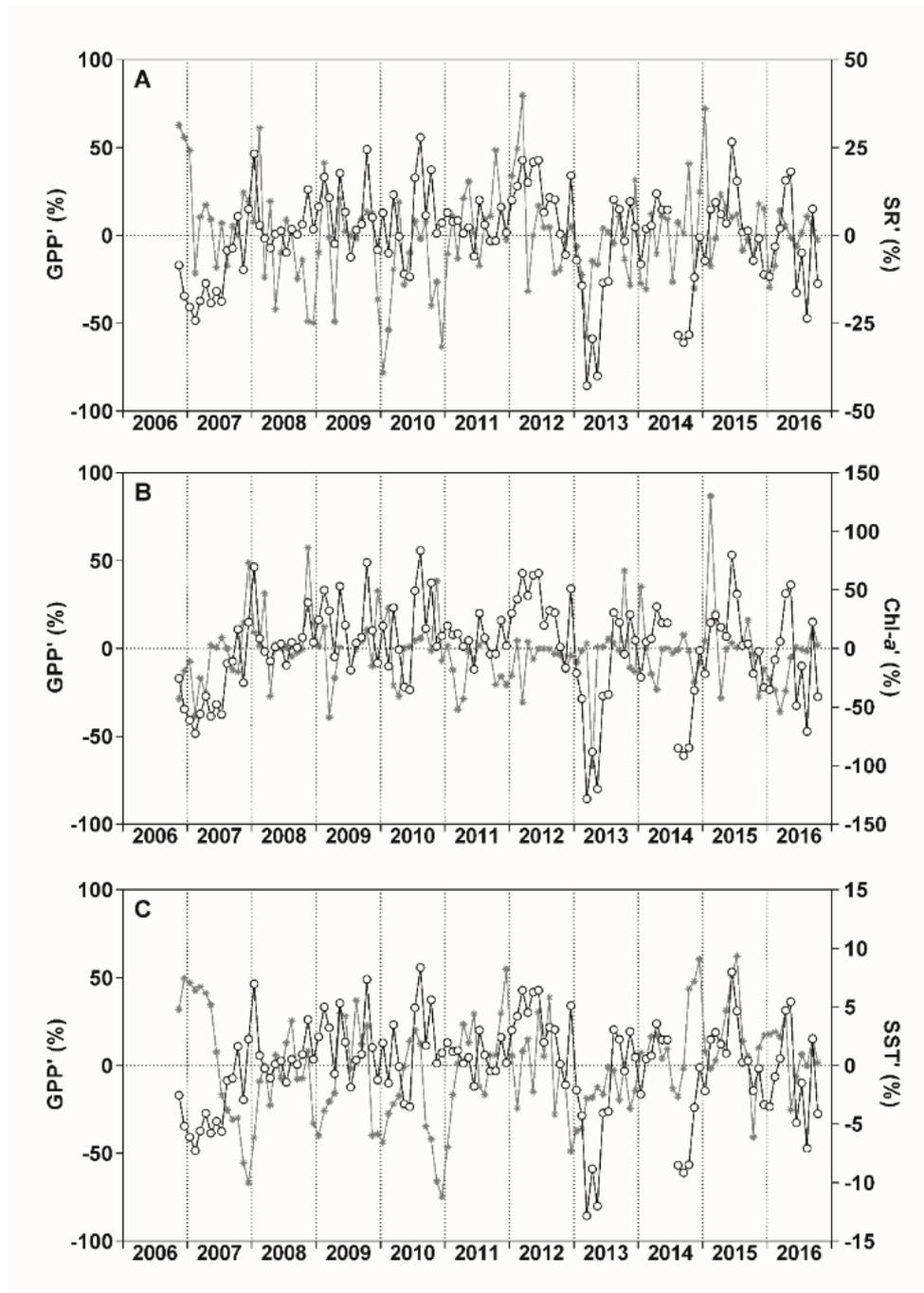
For the second period (month of April), GPP was on average  $9.6 \pm 3.4$  mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> for the whole 2006-2016 period, corresponding to 11.1% of the annual total. This period is characterised by a very strong inter-annual variability in solar radiation (CV=17.6%), SST (CV=4.1%) and Chl-*a* (CV=74.4%) (Fig. 4.4a,b,c). Since this is the period of the year when SST starts to increase, we included SST' in addition to SR', Chl-*a*' to compute the MLR for GPP' (excluding year 2013 for which remote sensed Chl-*a* were unavailable):

$$\text{GPP}' = 29 - 0.061 \times \text{SR}' + 4.33 \times \text{Chl-}a' - 0.31 \times \text{SST}' \quad (r = 0.90 > r_{\text{crit}(0.95, n=9)} = 0.44) \quad (4)$$

As for the first period (Equation (3)) a positive relation with Chl-*a*' was observed although the relationship was negative with SR' unlike the first period.

For the third period (May to August), GPP was on average  $38.7 \pm 8.2$  mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> for the whole 2006-2016 period, corresponding to 41.1% of the annual total. This period was characterised by low Chl-*a* concentrations (Fig. 4.2e) and no clear relation was apparent between GPP' and Chl-*a*' (Fig. 4.4c). However, there was a general positive variation of GPP' and SST' and SR' (Fig. 4.4a, b), so that a MLR was built with those variables (excluding year 2014 because GPP values were unavailable in July of that year due to malfunctioning of an oxymeter on the mooring):

$$\text{GPP}' = -287 + 0.052 \times \text{SR}' + 11.93 \times \text{SST}' \quad (r = 0.93 > r_{\text{crit}(0.95, n=9)} = 0.44) \quad (5)$$



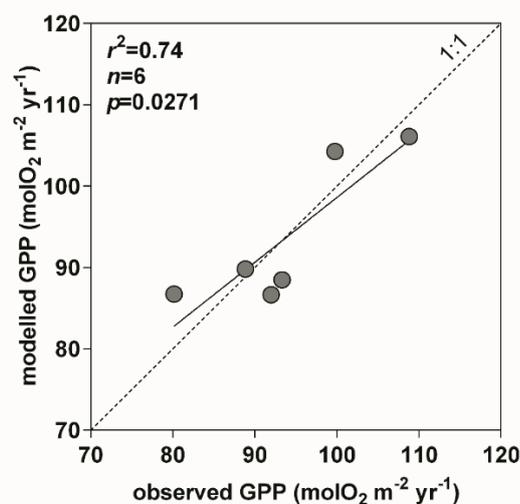
**Figure 4.4:** Anomalies of monthly gross primary production ( $GPP'$  in  $\text{mmol O}_2 \text{d}^{-1}$ , open dots), cumulated solar radiation ( $SR'$  in  $\text{h month}^{-1}$ , stars, A), chlorophyll-a concentration ( $Chl-a'$  in  $\mu\text{g L}^{-1}$ , stars, B), and sea surface temperature ( $SST'$  in  $^{\circ}\text{C}$ , stars, C) from August 2006 to October 2016 at 10 m depth over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revelleta (Corsica).

During the first (February and March) and second (month of April) periods,  $GPP'$  was positively related to  $Chl-a'$ . We previously showed that at seasonal time scales phytoplankton growth decreased community GPP by shading effect and reduced light availability for *P. oceanica* meadow rather than actually accounting for the planktonic contribution to community GPP (Champenois and Borges 2012). Indeed, we computed based on the GPP- $Chl-a$  relation developed in the *P. oceanica* meadow of the Bay of Palma (Gazeau et al. 2005), that phytoplankton GPP was on average in February-April of  $2.7 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2}$  corresponding to 11% of the measured community GPP of  $25.1 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2}$  during the

same period. From year-to-year, computed phytoplankton GPP in February-April ranged between  $1.6 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2}$  in 2007 and  $6.2 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2}$  in 2015 (CV = 46%) and cannot account for the inter-annual variability of measured community GPP during the same period that ranged between  $13.9 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2}$  in 2007 and  $30.6 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2}$  in 2009 (CV = 21%). Alternatively, a common process could enhance both benthic and planktonic GPP leading to an indirect positive relation between GPP' and Chl- $a'$ . In the Bay of Revellata, inter-annual variations of phytoplankton growth are driven by inter-annual changes in dissolved inorganic nutrients, mainly due to weather conditions driving vertical mixing (Goffart et al. 2015). Enhanced dissolved inorganic nutrients inputs should lead to an increase of both planktonic and benthic GPP, and we hypothesize it could explain the GPP' and Chl- $a'$  relation. We also hypothesize that an indirect relation to nutrient inputs might also explain the negative relation between GPP' and SST' and GPP' and SR' in April (second period, Equation 4), as warm and sunny conditions during this month might indicate early stratification and less stormy weather leading to less nutrient inputs by mixing (Goffart et al. 2015). This might also explain why the month of April stood out in the analysis as a specific period, as this corresponds to transition period from a well-mixed winter regime to a more stratified spring regime (Bay 1984).

The positive relation between GPP' and SST' during the third period (May to August) might reflect the enhancement of metabolic activity (Arrhenius temperature dependence relation, for example López-Urrutia et al. 2006). Alternatively it could indirectly reflect sunnier weather. Indeed, a positive relationship was found between GPP' and SR' during the first (February and March, Equation 1) and third (May to August, Equation 5) periods, in agreement with previous studies that have shown that light availability is the major process controlling growth and GPP of *P. oceanica* both in time (seasonally) (Alcoverro et al. 1995) and in space (with depth) (Pergent-Martini et al. 1994).

We modelled GPP combining equations (3) to (5) for their respective periods and using a constant GPP for the period from September to January ( $25.9 \text{ molO}_2 \text{ m}^{-2}$ , corresponding to cumulated value averaged for the whole 2006-2016 period), excluding the two years when fall storms did not export litter leading to abnormal GPP values (2007 and 2015) and excluding years 2013 (no Chl- $a$  data in April) and 2014 (no GPP data in July). The modelled and observed annual GPP (Fig. 4.5) were significantly linearly correlated ( $r=0.86 > r_{crit(0.95,n=6)}=0.71$ ), with a slope (0.797) not significantly different from 1 ( $t=0.870 < t_{crit(0.95,n=6)}=2.78, p=0.43$ ), and a y-intercept (18.95) not significantly different from 0 ( $t= 0.860 < t_{crit(0.95,n=6)}=2.78, p=0.44$ ). The statistical model allowed to explain 74% of the inter-annual variability of GPP of *P.oceanica* meadow in our study site.



**Figure 4.5:** Annual modelled and observed gross primary production (GPP in  $\text{mol O}_2 \text{ yr}^{-1}$ ) from 2007 to 2016 at 10 m depth over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata (Corsica), excluding years 2007, 2013, and 2015.

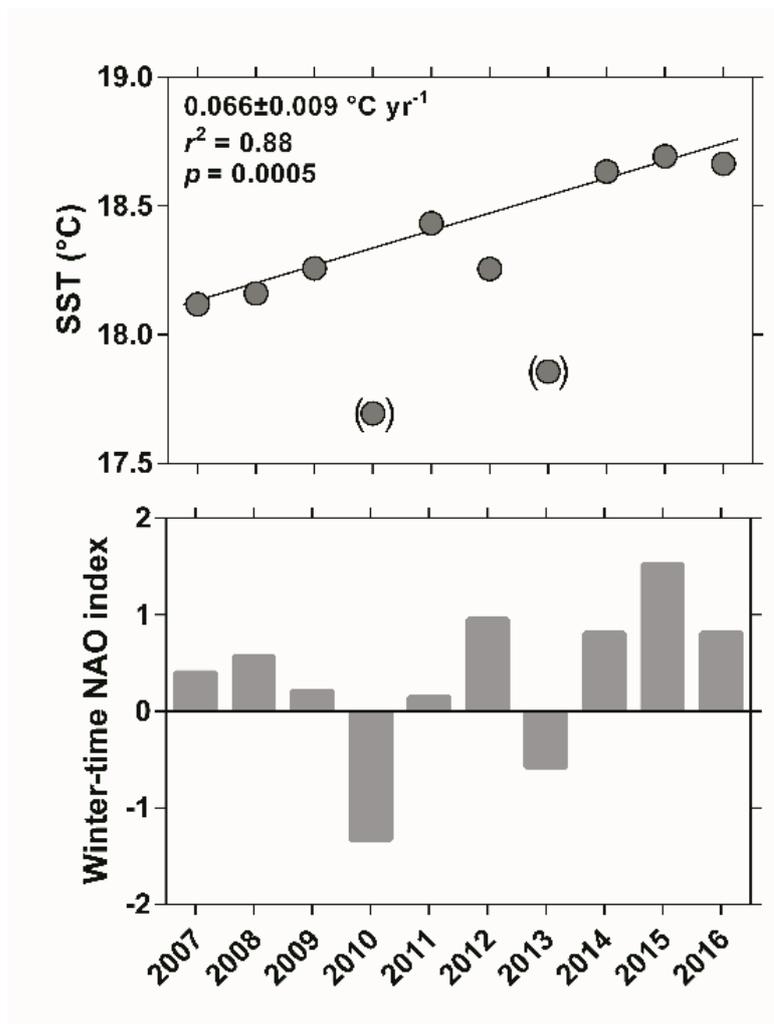
#### 4.4.2 Possible future evolution of GPP in *P. oceanica* meadows in response to warming and changes in occurrence of winter storms

GPP from September to January was 17.5 and 15.2 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> in 2007 and 2015, respectively, due to the absence autumn storms and export of fallen leaf litter (observed *de visu* during the scuba dives) that we hypothesize did not allow development of benthic sciaphile flora by occultation of light. GPP during the other years averaged 25.9 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> for the same period. By difference, the putative GPP of benthic sciaphile flora can be estimated to 9-10 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> (or ~67 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>), corresponding to 10% of the annual GPP of the meadow. The GPP of benthic sciaphile flora was estimated indirectly and is probably over-estimated as accumulation of litter might have also decreased by occultation GPP of *P. oceanica*, and requires to be confirmed in future by direct measurements. Climatic models predict a decrease of autumn-winter storms in the Mediterranean Sea region, possibly related to an increase of the North Atlantic Oscillation (NAO) index (for example Giorgi and Lionello 2008). This is related to a stronger dominance of anti-cyclonic conditions over the Mediterranean Sea region in future, so that depressions coming from the Atlantic Ocean would be deviated further north. This might lead in future to changes of GPP seasonality and of annual NCP, due to a more systematic accumulation of leaf litter within the meadow during winter instead of export as presently observed (Champenois and Borges 2012).

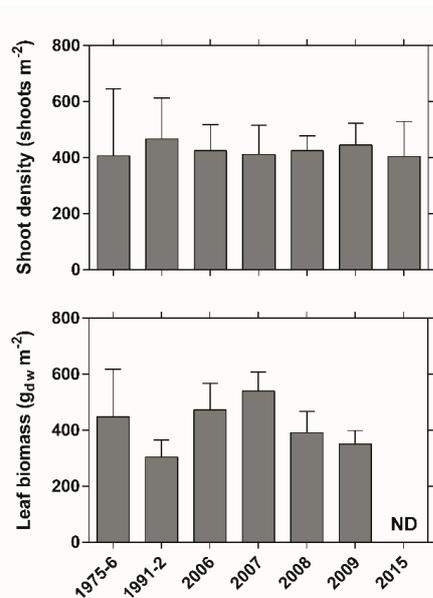
A warming of surface waters is predicted for the North-West Mediterranean Sea of ~2°C in winter and ~3°C in summer for 2071/2110 compared to 1961/1990 (Giorgi and Lionello 2008; Adloff et al. 2015; Mariotti et al. 2015). This prediction is in line with the observed increase of annual SST at a rate of 0.033 ± 0.003°C yr<sup>-1</sup> from 1985 to 2007 reported by Garcia and Belmonte (2011). *P. oceanica* survives within a temperature range between 9 and 29°C, but the optimum conditions are within 17 and 20°C (Boudouresque and Meinesz 1982). For the period 2006-2016, May and June were the two months with average temperatures closest to optimum conditions, respectively 17.1 ± 0.9 and 20.1 ± 1.4 °C. These two months have a high solar radiation with a value cumulated over the 2 months of 634 h. Due to the combination of favourable light and temperature conditions, these two months have a high GPP value, respectively, the third (9.9 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> month<sup>-1</sup>) and second (10.5 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> month<sup>-1</sup>) most productive of the year. The month of July is the most productive one (10.7 mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> month<sup>-1</sup>), with an average SST of 22.9°C, above the optimum temperature but well below to maximum survival temperature (28°C), and within the temperature comfort range, between 13 and 24°C (Boudouresque and Meinesz 1982). With a projected increase of 3°C for the end of the century in the Mediterranean, the months of optimum temperature for *P. oceanica* would shift by one month from May-June to April-May that had a cumulated solar radiation of 539 h during the period 2006-2016. This would then mean that with future projected warming there would be a loss of 15% of incoming solar radiation for the months of the year within the optimum temperature growth conditions for *P. oceanica*. The loss of incoming solar radiation could to some extent be compensated by a decrease of projected cloudiness (Navarra and Tubiana 2013), although modelling of cloudiness is notoriously difficult and uncertain.

During the decade of measurements of daily SST ( $n=3317$ ), we recorded 272 events with daily average temperatures above 24°C (8.2% of the time), with an overall maximum value of 27.9°C. Over that period, annual GPP did not show any significant temporal trend (increase or decrease), although a very marked warming trend of 0.066°C yr<sup>-1</sup> was recorded at our study site during that time period (Fig. 4.6). This value is almost five times higher than the global average warming over the last 50 years of 0.013°C yr<sup>-1</sup> (IPCC 2013). Such abnormally strong warming is probably transient and coincided with a period of sustained positive winter-time NAO index (Fig. 4.6). Note that the two years with negative winter-time NAO index values were the coolest of the whole period and deviated from the general trend (Fig. 4.6). Despite this warming, the fact that the shoot density and leaf biomass in this meadow remain stable (Fig. 4.7) is consistent with the fact that we did not record events of daily temperature above the threshold temperature (28°C) at which *P. oceanica* shoot mortality starts occurring (Diaz - Almela et al. 2007), and that the meadow is less than 10% of the time above the limit

of the temperature comfort zone for *P. oceanica*. With a projected increase of 3°C in the Mediterranean Sea at the end of the century, the average temperatures for July-September would be 26-27°C, meaning that the meadow would experience 3 months per year with temperatures above the *P. oceanica* comfort range, and the occurrence of events with SST>28°C would also be expected to increase. Furthermore, very warm events in the Mediterranean are favourable for the development of filamentous algae (*Ceramium* sp, *Antithamnion* sp), as observed in 2003 and 2007 in the Parc National de Port-Cros (France) (Perez 2008). A relatively large fraction of GPP in July and August are due to epiphytic filamentous macroalgae (Champenois and Borges 2012) dominated by the Ceramiales group (Jacquemart and Demoulin 2008) that compete with the host plant (*P. oceanica*) for nutrients and light. The projected warming would possibly lead to an earlier development of filamentous epiphytic algae during the year, and increase competition with *P. oceanica* for resources. Altogether, these effects are expected to lead to a future decrease of GPP in *P. oceanica* meadows even in those that are near-pristine as the one we studied.



**Figure 4.6:** Annual average of sea surface temperature (SST in °C) and the North Atlantic Oscillation (NAO) index averaged for January to March (from National Oceanic and Atmospheric Administration Climate Prediction Center). Solid line corresponds to the linear regression excluding the two years with a negative NAO index (2010 and 2013).

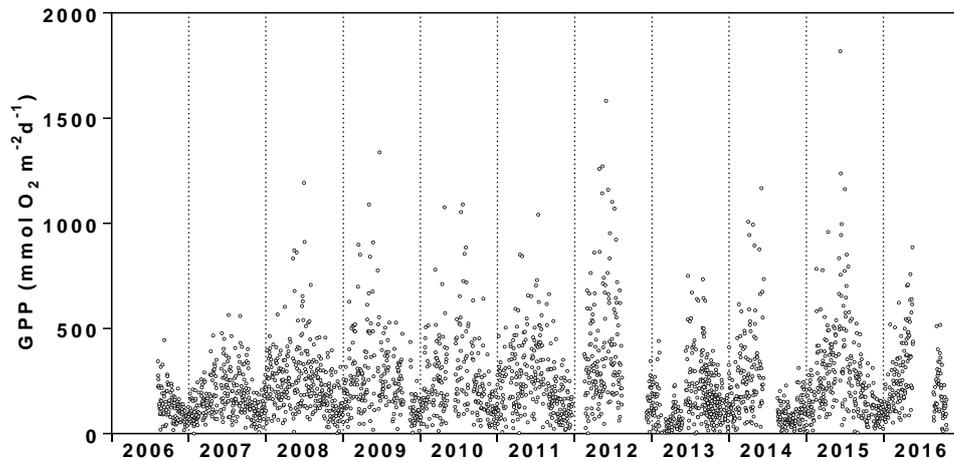


**Figure 4.7:** Shoot density (shoots m<sup>-2</sup>) and leaf biomass (g dry weight (dw) m<sup>-2</sup>) of *Posidonia oceanica* at 10 m depth in the Bay of Revellata. Data from 1975-1976 are from Bay (1984) and data from 1991-1992 are from Gobert et al. (1995). Shoot density was not statistically different between years at 0.05 level (one-way analysis of variance (ANOVA):  $f=0.294$ ,  $p=0.938$ ). Leaf biomass was statistically different between years (one-way ANOVA:  $f=8.191$ ,  $p<0.001$ , respectively), but no there was no clear trend in time (decrease or increase).

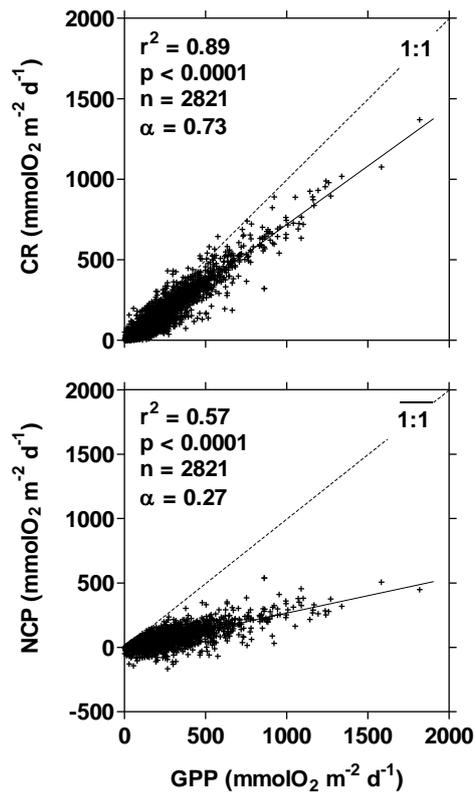
Here, we describe for the first-time the inter-annual variations of GPP in a seagrass ecosystem based on a continuous record spanning 10 yrs. We found that annual GPP in a *P. oceanica* meadow in Corsica was surprisingly variable from year to year, with extreme maximum (107.6 molO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>) and minimum (61.3 molO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>) values differing by a factor of 1.76. We explored the drivers of this strong inter-annual variability in *P. oceanica* GPP. It is well established from previous studies that seasonal and spatial variations of productivity of *P. oceanica* depend on light, and this could indeed explain part of the observed inter-annual variations. No significant long-term change (decline or increase) of GPP could be observed in our data-set, despite the fact that a sustained warming was observed in the study area at a rate that was five times higher than the global average warming over the last 50 years, probably related to a period of prolonged positive NAO anomaly. Long-term changes in shoot density and leaf biomass of *P. oceanica* were also not detected in comparison to 1970's and 1990's. Overall, this indicates that the studied meadow is still within the temperature comfort zone of *P. oceanica*, although this is based on the study of Boudouresque and Meinesz (1982) that should be updated by new investigations of temperature tolerance, as it might have changed over the last decades by adaptation to warming conditions, and is variable among different ecotypes (Marín-Guirao et al. 2016). Consequently, the studied meadow is expected to respond in future to further warming, that should warrant continued monitoring of GPP that can be achieved relatively easily with moored oxygen sensors, as shown here. While *P. oceanica* productivity does not seem to respond significantly to expected changes in pH conditions (ocean acidification) (Cox et al. 2016), strong future changes are expected from changes in light availability notably as a consequence of eutrophication. Indeed, even in a pristine site such as the Bay of Revellata, GPP strongly responded to inter-annual variations of light availability, so that sustained periods of decreasing light conditions as expected in more eutrophied sites are expected to strongly impact *P. oceanica* productivity.

## **Acknowledgements**

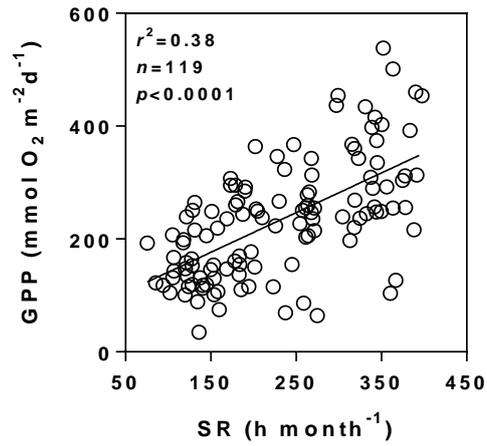
We thank Pierre Lejeune and the STARESO team for logistical support, Thibault Lambert for the PCA, L.-S. Schiettecatte for help in sampling during the first year of the time-series, Véronique Schoemann, Nathalie Gypens and Sylvie Gobert for fruitful discussions, two anonymous reviewers and the associate editor (Núria Marbà) for constructive comments on a previous version of the manuscript. This work was funded by the Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS) (contracts F.4513.06, 2.4.511.09 and 2.4.637.10) and the Territorial Collectivity of Corsica and the Rhone-Mediterranean and Corsica Water Agency (STARE-CAPMED - Station of reference and research on change of local and global anthropogenic pressures on Mediterranean ecosystem drifts). AVB is a senior research associate at the FNRS.



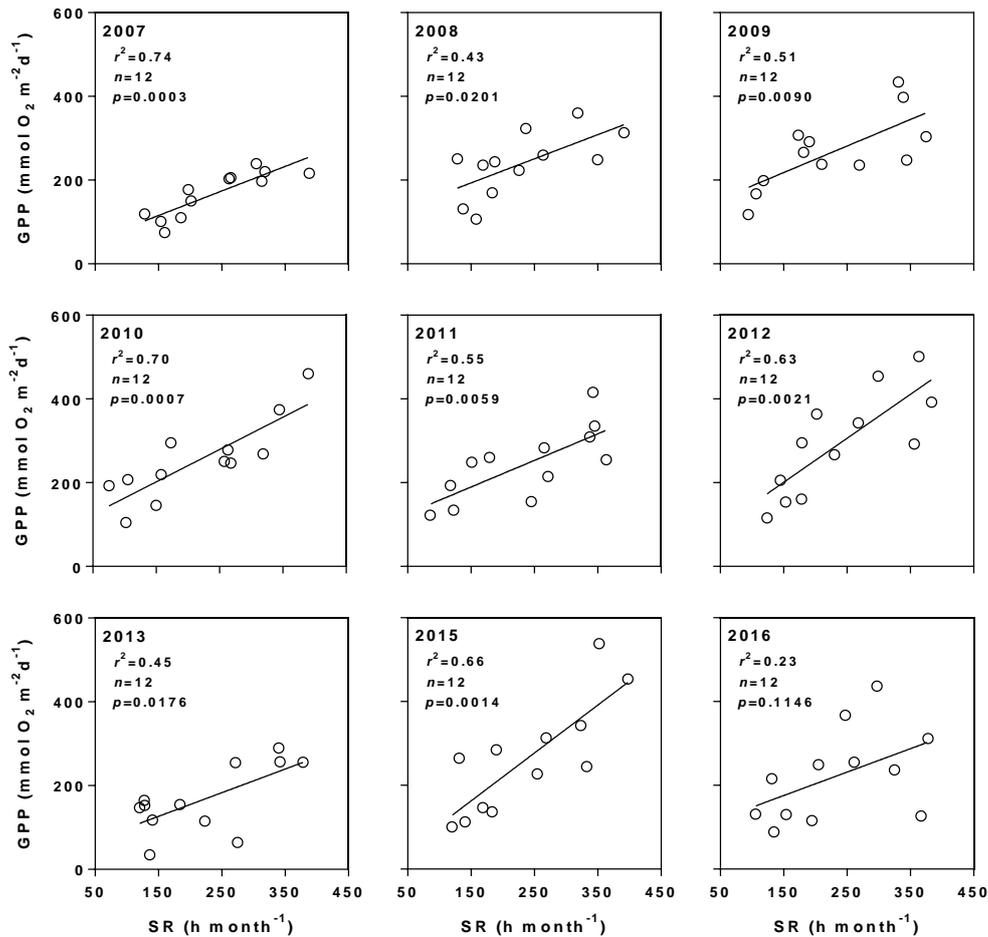
**Supplementary Figure S-4.1:** Individual daily estimates of community gross primary production (GPP in  $\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) from August 2006 to October 2016 at 10 m depth over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revelleta (Corsica).



**Supplementary Figure S-4.2:** Individual daily estimates of community respiration (CR in  $\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) and net community production (NCP in  $\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) versus community gross primary production (GPP in  $\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) from August 2006 to October 2016 at 10 m depth over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revelleta (Corsica). Dotted line indicates 1:1 line, solid line indicates linear regression line;  $\alpha$  indicates the slope of the linear regression line.



**Supplementary Figure S-4.3:** Monthly community gross primary production (GPP in  $\text{mmol O}_2 \text{d}^{-1}$ ) versus cumulated solar radiation (SR in  $\text{h month}^{-1}$ ), from August 2006 to October 2016 at 10 m depth over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revelleta (Corsica).



**Supplementary Figure S-4.4:** Monthly community gross primary production (GPP in  $\text{mmol O}_2 \text{d}^{-1}$ ) versus cumulated solar radiation (SR in  $\text{h month}^{-1}$ ) per annual cycle from 2007 to 2016 at 10 m depth over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revelleta (Corsica), excluding year 2014 for which no measurements were available in July precluding full annual coverage.

**Supplementary Table S-4.1:** Observed gross primary production (GPP) and modelled based on three multiple linear regressions (Equations 1,2,3) for the period from February to August, and using a constant value for September to January.

Year	Observed GPP (mol m <sup>-2</sup> yr <sup>-1</sup> )	Modelled GPP (mol m <sup>-2</sup> yr <sup>-1</sup> )
2008	88.8	89.8
2009	99.8	104.3
2010	92.0	86.7
2011	93.3	88.5
2012	108.8	106.1
2016	80.1	86.7

## Chapitre V

### Net community metabolism of a *Posidonia oceanica* meadow

Willy Champenois and Alberto V. Borges.  
Limnology and Oceanography. 2020.  
Submitted.

# Chapitre 5 - Net community metabolism of a *Posidonia oceanica* meadow

## 5.1 Abstract

We report a 12-yr data-set (August 2006 - October 2018), of nearly-continuous estimates ( $n = 3275$ ) of gross primary production (GPP), community respiration (CR), and net community production (NCP) in a *Posidonia oceanica* seagrass meadow computed from  $O_2$  measurements on a mooring at 10 m bottom depth in the Bay of Revellata (Corsica). Both NCP and CR were correlated to GPP and followed the leaf biomass seasonal cycle. The meadow was net autotrophic (NCP of  $23 \pm 8 \text{ mol } O_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ , GPP ( $85 \pm 16 \text{ mol } O_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) > -CR ( $-60 \pm 9 \text{ mol } O_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ )), in agreement with oxygen over-saturation (104% at annual scale, 101% in winter and 109% in summer). Calcification (CAL) and  $CaCO_3$  dissolution (DIS) rates were evaluated from dissolved inorganic carbon measurements in benthic chamber incubations (August 2006-2009). The meadow was found to be a net sink of  $CaCO_3$  (DIS>CAL) at an annual rate of  $7 \text{ mol } CaCO_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  that matched estimates of  $CaCO_3$  deposition on the meadow by sedimentation from the water column. CAL from epiphyte coralline algae was correlated to GPP, but CAL: GPP ratio (0.1) was lower than reported for coralline algae in cultures (0.6) due to the additional contribution of *Posidonia* to GPP. Both NCP and net DIS contributed to an annual  $CO_2$  sink of  $-27 \text{ mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  distinctly stronger than the estimated net air-sea  $CO_2$  flux ( $-1 \text{ mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ). This suggests that  $CO_2$  input by vertical mixing and/or transport by horizontal advection also strongly contribute to the net atmospheric  $CO_2$  exchange.

## 5.2 Introduction

The balance at community scale between gross primary production (GPP) and community respiration (CR, negative flux) is net community production (NCP = GPP+CR), and reflects whether a community is net autotrophic (NCP>0, GPP>CR) or net heterotrophic (NCP<0, GPP<CR). This is an important metric to describe organic matter flows in marine communities, because a net autotrophic community is a net producer of organic matter and either stores or exports organic matter to adjacent communities, while a net heterotrophic community is a net consumer of organic matter that is sustained by inputs of organic matter from adjacent communities. In theory, a net autotrophic community should act as a sink of atmospheric  $CO_2$  and a net heterotrophic community should act as a source of  $CO_2$  to the atmosphere, although, in practice, this is rarely the case because  $CO_2$  in seawater will also depend on other biological processes such as calcification, as well on a variety of other processes such as horizontal (advection) and vertical (mixing) transport of  $CO_2$  (Borges et al. 2006). Among coastal systems, estuaries are in majority net heterotrophic (Gazeau et al. 2004; Hopkinson and Smith 2005), while mangroves (Bouillon et al. 2008), salt-marshes, coral reefs, macrophyte dominated communities (Duarte et al. 2005; 2010), and the rest of continental shelves are in majority net autotrophic (Gattuso et al. 1998).

Marine phanerogams are macrophytes of terrestrial origin that spend their entire life cycle submerged in the ocean and form extensive meadows (den Hartog and Kuo, 2006). In seagrass meadows, there are two main primary producer compartments: the seagrass itself and epiphytic algae, and a smaller compartment related to microphytobenthos on the sediment and on the seagrass shoots (Mateo et al., 2006; Borowitzka et al., 2006). Epiphytic algae contribute between 20 and 60% of total seagrass meadow primary production (Marbá et al., 2006). Regarding the fate of seagrass biomass, only 10% is lost through direct grazing (Cebrián and Duarte, 1998) and the majority of the biomass loss is through shedding of leaves that contribute to other detritus (organic particles from the water column plus animal feces) collectively called "litter". Seagrass litter is the main transfer pathway to secondary production through detritivory and to adjacent communities through physical transport (Romero et al., 1992; Cebrián and Duarte, 1998; Mateo et al., 2006).

*Posidonia oceanica* is a seagrass endemic of the Mediterranean Sea that grows in mono-specific meadows that occasionally extend down to 40m deep (Gobert et al., 2006). These meadows cover a surface estimated between 12,000 and 50,000 km<sup>2</sup> corresponding to 0.5-2.0% of the total surface of the Mediterranean Sea and 2.5-10.0% of its continental shelf (Pasqualini et al., 1998; Bonacorsi et al., 2013; Telesca et al., 2015). The extent and density of *P. oceanica* meadows is declining in the Mediterranean Sea due to degradation of water quality, although the rate of decline is very uncertain (Marbà et al., 2014; Telesca et al., 2015; de los Santos et al., 2019). *P. oceanica* meadows function as a spawning ground, a nursery and habitat for 400 plant species and thousands of animal species, in total representing approximately 20% of the species in the Mediterranean Sea (Boudouresque, 2004, 2006).

Primary production in seagrass meadows can be measured using different techniques. The oldest techniques were based on measuring the change of leaf biomass either at the level of a single leaf with a marking technique (Zieman, 1974; Bédhomme et al., 1983), of a shoot based on a lepidochronological analysis (Pergent and Pergent-Martini, 1991), or of a meadow patch based on a harvesting technique (Bay, 1984). These techniques only provide the leaf net biomass accumulation or growth and do not account for other components of NCP such as biomass burial in sediments or export to adjacent systems, and are destructive. Incubations with radioactive (<sup>14</sup>C) or stable (<sup>13</sup>C) carbon isotope tracers allow to measure primary production (Mateo et al., 2001) but CR needs to be measured by additional parallel incubations. Such an approach is usually made with *ex-situ* incubations and does not allow accounting for the production of dissolved organic carbon (DOC) that can represent a significant portion of NCP (Barrón and Duarte, 2009). DOC exudation from seagrass occurs mostly during the day (Penhale and Smith, 1977) and fuels microbial respiration in the rhizosphere and water column (Moriarty et al., 1986). To derive whole community metabolism and measure individually GPP and CR several techniques are based on mass balancing O<sub>2</sub> or CO<sub>2</sub> fluxes that can be categorized into discrete and near-continuous. The incubation with a benthic chamber is a discrete method based on measuring the change during 24h of O<sub>2</sub> or CO<sub>2</sub> in a small isolated portion of the community (~0.01 m<sup>2</sup>) (Barrón et al., 2006; Champenois and Borges, 2012). This method is intrusive, time-consuming and can lead to several artifacts linked to physical disturbance of sediments and plant roots or to abnormally high accumulation of O<sub>2</sub> (Champenois and Borges, 2012). Near-continuous methods are based on the direct measurement of O<sub>2</sub> or CO<sub>2</sub> in the water column and allow to integrate CR and GPP over larger surfaces (>100 m<sup>2</sup>) in a non-intrusive way. These techniques are routinely used by mass balancing changes of O<sub>2</sub> concentration (Odum, 1956) measured by optodes on a mooring (Champenois and Borges 2012; 2019) or by directly determining the O<sub>2</sub> fluxes by eddy-covariance (Long et al. 2015; Koopmans et al. 2020). Both techniques under-estimate GPP because they do not account for O<sub>2</sub> released as micro-bubbles formed at the surface of leaves that can be detected with acoustic techniques although not quantitatively (Felisberto et al. 2015). With available technology and sensors, eddy-covariance measurements are limited to short deployments (<1 week) while optodes can be maintained on a mooring for years with minimal maintenance.

The present study is in continuity of two previous analysis of community metabolism based on the O<sub>2</sub> mass balance (Odum, 1956) using a mooring equipped by 3 optodes at 10 m depth in a *P. oceanica* seagrass meadow in the Bay of Revellata in Corsica (Champenois and Borges, 2012; 2019). The first study reported GPP, CR and NCP during three years (2006-2009) and focused on the comparison of metabolic measurements derived from the mooring measurements and parallel benthic incubations, as well as, on the effect of the mild winter of 2006-2007 on NCP (Champenois and Borges, 2012). The second study focused only on GPP and showed there were marked inter-annual variations of GPP for the 2006-2016 period that were attributed to year-to-year differences in winter-time storms, light availability, and water temperature (Champenois and Borges, 2019). The present study allows to extend the period of analysis to 12 years (2006-2018) and focusses on determining the full budget of carbon in the seagrass meadow both related to the “organic metabolism” (GPP, CR, NEP) and the “inorganic metabolism” related to CaCO<sub>3</sub> precipitation (calcification, CAL) and dissolution (DIS),

that is compared to the air-sea exchange of CO<sub>2</sub> derived from measurements on a mooring of the partial pressure of CO<sub>2</sub> (pCO<sub>2</sub>).

## 5.3 Material and methods

### 5.3.1 Site description

The Bay of Revellata is located in North-Western Corsica (France), and is open North- Eastwards, hence, is protected from the dominant local wind (Libeccio). The deepest part of the bay is 100m and the average slope of the seafloor is 2%. The *P. oceanic meadow* is present continuously between 5 m and 38 m depth (small isolated patches can be found up to 2 m depth). Maps of the coverage of *P. oceanica* meadows as well as other benthic communities in the Bay of Revellata are given in Champenois and Borges (2012) and Velimirov et al. (2016). Moorings (42.580043°N 8.725148°E) were deployed at 10m depth at proximity of the STARESO research station, and benthic incubations (10 m depth) and pore water (8 m depth) sampling were carried out close to the moorings.

### 5.3.2 Moorings

In August 2006 we deployed two moorings at 10 m bottom depth at a distance of 5m from each other. One mooring was equipped with three optodes for dissolved O<sub>2</sub> measurements and water temperature (Aanderra 3835) at three depths (4.5, 7.0 and 9.5 m). This mooring was maintained until October 2018. The measurements were interrupted for a few days every 3 months for maintenance and calibration of the optodes, as explained in detail by Champenois and Borges (2012).

A second mooring was deployed for measurements of the pCO<sub>2</sub> in seawater with a Pro- Oceanus CO2-Pro from Pro-Oceanus Systems Inc. that was powered with an external battery pack. The instrument and battery pack were placed on the seafloor at 10 m depth at 5m distance from the optode mooring, and water was pumped into the instrument with a Seabird SBE 5T Pump from a depth of 2 m with a tube attached to a floater. This mooring was deployed in August 2006 and acquired data until August 2007, when it was retrieved.

### 5.3.3 Benthic incubations

From August 2006 to August 2009, we carried out 15 benthic incubations at 10 m depth within a radius of approximately 20 m of the optode mooring. The benthic chambers consisted of a polyvinyl chloride (PVC) cylindrical base (9 cm internal diameter, 25 cm internal length) and a Plexiglas cylinder (9 cm internal diameter, 61 cm internal length). We used three benthic chambers as replicates. The day before the start of the incubation, the PVC bases were inserted about 15 cm deep into the vegetated sediment, in three randomly spots, by underwater dives. At dawn of the next day, the Plexiglass chambers were fixed on the PVC bases. On average, six *P. oceanica* shoots were enclosed in each chamber. A water pump plugged to the chamber was used during 7 minutes to homogenise the water within the chamber prior to sampling, and remained stopped until the next sampling. Three samplings were made at dawn (T0), at dusk (T1) and at dawn 24h later (T2), and each time eight polypropylene syringes of 60 ml were sampled from inside the chamber as well as outside water to compute the dilution of chamber water by outside water at each sampling (given the chamber volume is fixed because the chamber is rigid). Immediately after the end of the dive, the content of the syringes was transferred to a biological oxygen demand (BOD) bottle of 60 ml to which the two Winkler reagents were added. Then, pH was measured and 100 ml of water were filtered with 0.2 µm porosity polyethersulfone syringe filters and stored in polyethylene bottles for the determination of total alkalinity (TA). At the end of the incubation, the *P. oceanica* shoots were harvested for the determination of leaf biomass according to Gobert et al. (2003). The shoots were rinsed with freshwater, the length and width measured, the epiphytes scrapped with a razor blade and dry weight determined after drying in an oven during 48h at 60°C. The shoot density was computed from the

count of *P. oceanica* shoots within a frame (25 cm x 40 cm) thrown randomly (10-15 times) within a 20 m radius of incubation site (Gobert et al. 2003).

#### 5.3.4 Pore-water sampling

Pore-water was sampled for the determination of H<sub>2</sub>S and O<sub>2</sub> requiring relatively large amounts of water, so the sampling depths in the sediment are very coarse (within the top 0.5cm, 10cm and 20cm). We used home-made needles in stainless steel with a 2 mm internal diameter (3mm external diameter). The tip that was inserted in the sediment was stoppered but had two lateral slits of 3 mm length to allow porewater to enter and the other end was plugged to a polypropylene syringe of 60 ml. Sampling was done by underwater dive in vegetated sediment and bare sediment at 8 m bottom depth close to the mooring site. The stainless steel needles plugged to the syringes were pushed into the sediment to desired depth and spaced 50 cm from each other. The needle and syringe were first rinsed and flushed with 5 ml of pore-water. Then the syringes were filled sequentially by 10 ml increments separated by 2 min intervals. After the dive, for each depth, the content of the syringe was transferred to two 60 ml BOD bottles, and fixed with a Zn acetated solution for H<sub>2</sub>S and Winkler reagents for O<sub>2</sub>.

#### 5.3.5 Laboratory analysis

Oxygen was measured by Winkler titration with a potentiometric end-point determination using the protocol, reagents, and calibrations given by Knap et al. (1996), with a precision of  $\pm 1 \mu\text{mol kg}^{-1}$  and an estimated accuracy of  $\pm 5 \mu\text{mol kg}^{-1}$ .

pH was measured with a glass electrode (Metrohm 6.0232.100) calibrated on the Total Hydrogen Ion Concentration Scale with 2-amino-2-hydroxymethyl-1,3-propanediol and 2-aminopyridine buffers prepared in artificial seawater with a salinity of 38 (Dickson 1993), with an accuracy of  $\pm 0.004$  pH units (Frankignoulle and Borges, 2001).

TA was measured by titration with HCl 0.1 M according to Gran (1952), and data were quality checked with Certified Reference Material acquired from Andrew Dickson (Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego), with a precision of  $\pm 2 \mu\text{mol kg}^{-1}$  and an estimated accuracy of  $\pm 4 \mu\text{mol kg}^{-1}$ .

H<sub>2</sub>S was measured with the Cline (1969) colorimetric method based on spectrophotometric absorption measurements at 670 nm after addition of a solution of sulfate N-N-dimethyl-p-phenylenediamine in presence of FeCl<sub>3</sub> in a 6M HCl solution. The calibration was made with a solution of Na<sub>2</sub>S (9H<sub>2</sub>O) standardized with KH(IO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>.

#### 5.3.6 Metabolic calculations and statistical analysis

Optodes measure and log the oxygen saturation level (%O<sub>2</sub>), and the O<sub>2</sub> dissolved concentrations were computed from the saturation level given by Benson and Krause (1984) from temperature and a constant salinity of 38. The computation of metabolic rates (GPP, CR, NCP) by open water mass balance of O<sub>2</sub> is based on the Odum (1956) method: the hourly change of O<sub>2</sub> in the mixed layer corrected for the exchange of O<sub>2</sub> with the atmosphere during night-time corresponds to hourly rate of CR; the hourly change of O<sub>2</sub> in the mixed layer corrected for the exchange of O<sub>2</sub> with the atmosphere during day-time corresponds to hourly rate of NCP; assuming that the hourly rate of CR is constant through the daily cycle, hourly rate of GPP is computed as NCP+CR (where CR is a negative flux). GPP is integrated at daily scale by multiplying the hourly rate by the photoperiod (Hd). CR is integrated at daily scale by multiplying the hourly rate by 24. Daily integrated NCP is computed as the sum of daily integrated GPP and daily integrated CR.

Since the water column at the mooring site was always vertically isothermal (mixed from surface to seafloor, Champenois and Borges 2012) computations were made using the integrated O<sub>2</sub> content in the whole water column (10 m) based on the measurements at the 3 depths (4.5 m, 7.0 m and

9.5 m). The data are integrated to provide the vertical integrated content of O<sub>2</sub> (Q<sub>O2</sub> in mmol m<sup>-2</sup>) on an hourly basis. Computations were made by considering a 24 h cycle starting at sunrise of a given day. Daily integrated CR (mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) was computed according to:

$$CR = 24 \times ( \sum((Q_{O2n})_{t+1} - (Q_{O2n})_t) + \sum FO_{2n} ) / Hn$$

where (Q<sub>O2n</sub>)<sub>t+1</sub> - (Q<sub>O2n</sub>)<sub>t</sub> is the change in Q<sub>O2</sub> during night-time (Q<sub>O2n</sub>) between two hourly intervals (t), FO<sub>2n</sub> is the air-sea O<sub>2</sub> exchange at each t during night-time computed using the Ho et al. (2006) gas transfer parameterization as function of wind speed (where the efflux of O<sub>2</sub> from water to atmosphere corresponds to positive FO<sub>2n</sub>), and Hn is the night-time duration given by:

Daily integrated GPP (mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) is computed according to:

$$GPP = \sum((Q_{O2d})_{t+1} - (Q_{O2d})_t) + \sum FO_{2d} - CR$$

where (Q<sub>O2d</sub>)<sub>t+1</sub> - (Q<sub>O2d</sub>)<sub>t</sub> is the change in Q<sub>O2</sub> during day-time (Q<sub>O2d</sub>) between two t, FO<sub>2d</sub> is the air-sea O<sub>2</sub> exchange at each t during day-time.

The computations of GPP, NCP and CR for the benthic chamber incubations were as above for the data from the optodes, except that Q<sub>O2</sub> (mmol m<sup>-2</sup>) was computed from the O<sub>2</sub> concentration (mmol m<sup>-3</sup>) and the volume of the chamber (m<sup>3</sup>) divided by the surface of the chamber (m<sup>2</sup>). The scaling to the surface of the meadow was done by normalizing the metabolic fluxes by the number of shoots within each benthic chamber, and then using the shoot density using the average value from all measurements (425 ± 92 shoots m<sup>-2</sup>).

Dissolved inorganic carbon (DIC) and the calcite and aragonite saturation levels were computed from pH and TA measurements using carbonic acid constants of Mehrbach et al. (1973) refitted by Dickson and Millero (1987) with Microsoft Excel version of CO2SYS (Pierrot et al. 2006). This also allowed to recomputed pH at in-situ temperature from temperature of measurement.

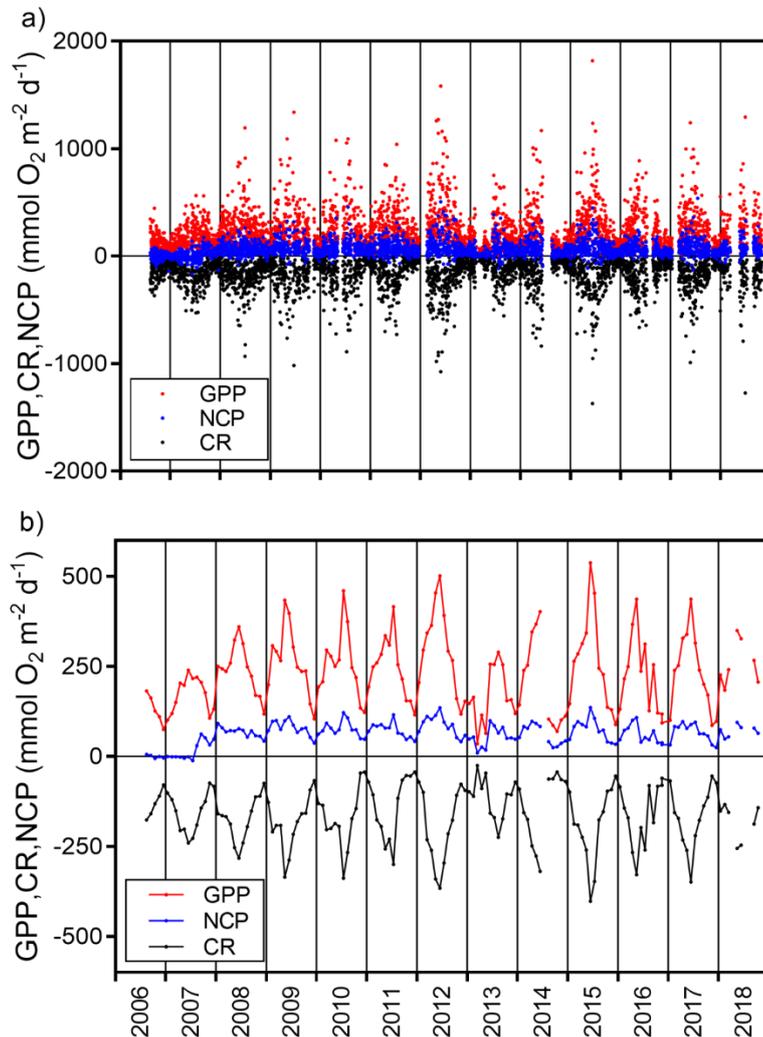
The air-sea CO<sub>2</sub> flux was computed from air-sea gradient of pCO<sub>2</sub> (Liss and Slater 1974) and the gas transfer velocity of Ho et al. (2006) computed from wind speed. The atmospheric pCO<sub>2</sub> was obtained at Lampedusa island from GLOBALVIEW-CO<sub>2</sub> (Carbon Cycle Greenhouse Gases Group of the National Oceanic and Atmospheric Administration, Earth System Research Laboratory), and converted into wet air using the water vapour algorithm of Weiss and Price (1980).

Statistical tests and type-II linear regressions (Deming) were made with Graphpad Prism (version 7.04). Annual fluxes were derived from the average of spline cubic curves on the benthic incubation values or the monthly means of metabolic fluxes derived from optode mooring.

## 5.4 Results and discussion

### 5.4.1 Seasonal and inter-annual variability of GPP, CR and NCP

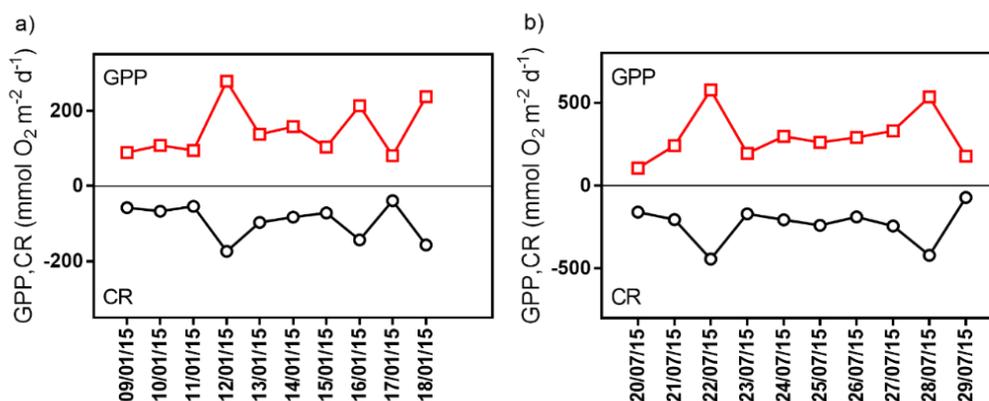
We obtained 3275 measurements of community metabolism fluxes during a period of 12 yr over a *P. oceanica* meadow at 10m depth (Fig. 5.1a). GPP ranged between 0.4 and 1818 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> and averaged 229 ± 180 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>; CR ranged between -1370 and -0.5 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> and averaged -163 ± 140 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>; NCP ranged between -166 and 539 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> and averaged 63 ± 64 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>.



**Figure 5.1:** Gross primary production (GPP), community respiration (CR), net community production (NCP) in  $\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m bottom depth from 7 August 2006 to 29 October 2018, given as a) daily values ( $n=3275$ ) and as b) monthly averages. Data gaps correspond to periods of maintenance of optodes or data loss due to instrument malfunction.

The daily values showed strong day-to-day variability of the three community metabolic fluxes (Fig. 5.1a), while the monthly averaged community metabolism fluxes show that they were variable both seasonally and inter-annually (Fig. 5.1b). The seasonal cycle of GPP followed the one leaf biomass with a yearly minimum in November-December and a maximum in June-July (Champenois and Borges 2012). Inter-annual variations of GPP were driven by variable light regime (due to incoming light and water chlorophyll-a content) as well as water temperature, and fall- and winter-time storms (Champenois and Borges, 2019). The years with the lowest GPP were 2007 and 2015, due to low fall- winter storms that did not allow the export of litter and inhibited the development of benthic sciaphile macro-algae (Champenois and Borges, 2012; 2019). For other years, GPP was repeatable for the period from September to February, so inter-annual variations of GPP were mostly observed during the period from March to August, mostly due to inter-annual variations of incoming solar radiation and slightly modulated to other factors such as nutrient inputs and water temperature (Champenois and Borges, 2019).

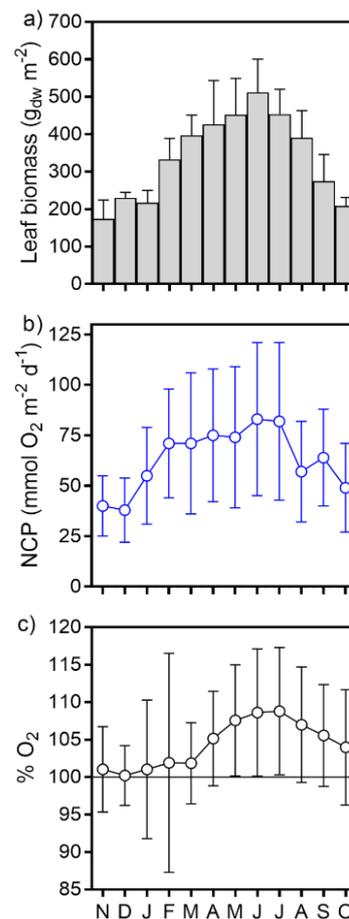
The monthly averages show that seasonal variations of CR mirror closely the seasonal variations of GPP (Fig. 5.1b), as previously shown in other individual macrophyte communities (Barrón et al., 2006; Golléty et al., 2008; Koopmans et al. 2020), as well as across different systems of a given community (Gattuso et al., 1998; Hoellein et al., 2011). The close coupling of GPP and CR occurred at seasonal scale (Fig. 5.1b) but also at daily scale, whatever the season, as shown by two time series of 10 day in winter and summer that also illustrate strong day-to-day variability (Fig. 5.2). The CR measurements correspond to the sum of autotrophic (AR) and heterotrophic (HR) respiration, and it is notoriously difficult to separate the individual contribution of each to CR (Del Giorgio and Williams, 2005). AR is linked to GPP at scale of minutes to hours, while HR is linked to GPP at the scale of hours to days for bacteria and days to weeks for metazoans (Del Giorgio and Williams, 2005). In seagrasses, AR corresponds on average to 57% of GPP according to Duarte and Cebrián (1996). It is then likely that the tight symmetry between CR and GPP is mainly due to a close coupling between AR and GPP. There is a tight coupling between mitochondrial respiration and photosynthesis in microalgae (Bailleul et al. 2015) and higher terrestrial plants (Noguchi and Yoshida, 2008; Hoefnagel et al. 1998). In addition, *P. oceanica* can release substantial amounts of DOC according to Barrón and Duarte (2009). Heterotrophic bacteria can rapidly assimilate freshly produced phytoplanktonic DOC (Marañón et al. 2004; Lau et al. 2007; Morana et al. 2014), and if this also occurs in *P. oceanica* meadows, enhanced HR in response to DOC release associated to high GPP might also contribute to the close coupling of GPP and CR. Adams et al. (2015) investigated the mechanism responsible for the hysteresis in diurnal pattern of oxygen flux in *Zostera muelleri* testing whether this was caused by HR stimulated by DOC exudation or changes in AR and concluded that the rate of DOC exudation by seagrass was not sufficient to support a diurnal variation in HR. However, Rasmusson and Björk (2014) showed for *Z. marina* that mitochondrial respiration was downregulated by light, although this does not necessarily exclude the enhancement of night-time AR in response to higher GPP linked to better light conditions. So, whether the observed coupling of GPP and CR is related to a specific coupling of AR or HR to GPP remains an open question.



**Figure 5.2:** Two examples of 10 d time-series of gross primary production (GPP) and community respiration (CR) in mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m bottom depth during winter a) and summer b). Please note the different scales of Y-axis.

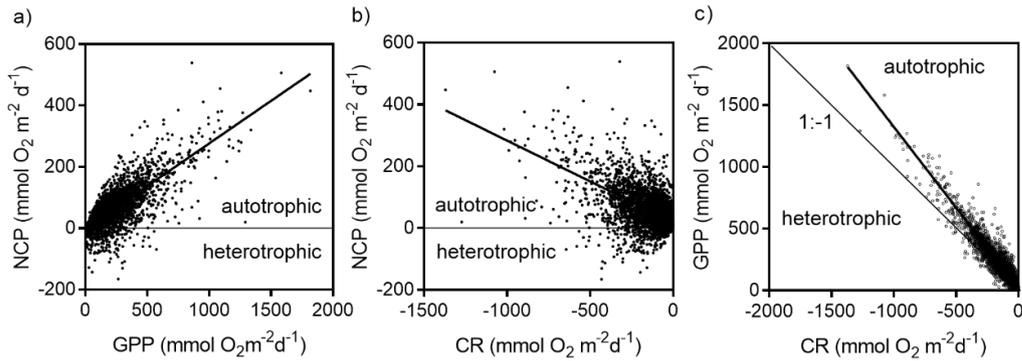
NCP also showed distinct seasonal and inter-annual variations, as GPP and CR (Fig. 5.1 and Supplemental Fig.S 5.1). The overall monthly average (for all years) shows NCP was in general minimal in the November-December, on average  $\sim 40 \pm 15$  mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (Fig. 5.3b), which corresponds to the period of minimal canopy biomass (Fig. 5.3a) (Bay, 1984; Gobert, 2002; Champenois and Borges, 2012). This is followed by the period of increase in NCP due to the growth and elongation of *P. oceanica* leaves that peak in biomass in June with NCP average  $\sim 83 \pm 39$  mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (Bay, 1984; Gobert, 2002;

Champenois and Borges, 2012) (Fig. 5.3a,b). In September, there was a slight increase of NCP for all years (Fig. 5.3a). For individual years (Supplemental Fig.S 5-1), the increase in September of NCP was distinctly observed in 2008, 2009, 2012, 2013, 2015, and 2016, but less marked (just an upward inflexion) in 2010, 2011 and 2017, due to the export of litter with fall storms allow light penetration to the sediment and *P. oceanica* rhizomes and the development of benthic sciaphile macro-algae. The absence of storms in fall-winter 2007 and 2014 did not flush the meadow of litter that blocked the development of benthic sciaphile macro-algae consequently no increase of NCP was observed at this period.



**Figure 5.3:** Climatological monthly average over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m bottom depth of leaf biomass (1976-1977) (Bay 1984) a), of net community production (NCP) in mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> b) and oxygen saturation level (%O<sub>2</sub>) (equilibrium with the atmosphere = 100%) at 9.5m depth (just above the top of the seagrass canopy) c) (7 August 2006 - 29 October 2018). Error bars correspond to the standard deviation on the mean.

NCP was significantly correlated to GPP (Fig. 5.4a), and in agreement with the general pattern shown by Duarte and Agustí (1998) in a cross system meta-analysis. During periods of high production of organic matter (high GPP) there is a tendency for accumulation of organic matter that can be exported or stored (positive NCP) while during periods of low GPP there is a tendency to consume exhaustively the lower available resources driving systems towards low or negative NCP. NCP was also significantly correlated with CR (Fig. 5.4b) although with more scatter (lower r<sup>2</sup>). The NPC-CR correlation was probably indirect and spurious, reflecting the strong correlation between GPP and CR (Fig. 5.4c).



**Figure 5.4:** Net community production (NCP) versus gross primary production (GPP) a), NCP versus community respiration (CR) b), and GPP versus CR in  $\text{mmol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m bottom depth from 7 August 2006 to 29 October 2018. Solid thick lines indicate linear regression:  $\text{NCP} = 0.28 (\pm 0.01) \text{ GPP} - 1.3 (\pm 1.5)$  ( $r^2 = 0.55$ ,  $p < 0.0001$ ,  $n = 3275$ ),  $\text{NCP} = -0.26 (\pm 0.01) \text{ CR} + 19.1 (\pm 2.0)$  ( $r^2 = 0.24$ ,  $p < 0.0001$ ,  $n = 3275$ ),  $\text{GPP} = -1.31 (\pm 0.01) \text{ CR} + 15.5 (\pm 1.9)$  ( $r^2 = 0.89$ ,  $p < 0.0001$ ,  $n = 3275$ ).

#### 5.4.2 Net community metabolic status

Community metabolic data and % $\text{O}_2$  data show the studied *P. oceanica* meadow at 10m was net autotrophic at yearly scale (Fig. 5.4a). The overall average during the whole 12 yr period of NCP was positive ( $23 \pm 8. \text{ mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ), and GPP ( $85 \pm 15 \text{ mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ) > -CR ( $-60 \pm 9 \text{ mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ). This was also reflected on comparison of individual GPP and CR measurements ( $n = 3275$ ) (Fig. 5.4c). The slope of the regression (-1.31) was statistically lower than -1 (corresponding to a balanced metabolism,  $\text{GPP} = \text{CR}$ ), and for 90% of individual measurements  $\text{GPP} > -\text{CR}$  ( $n = 2944$ ). If year 2007 that was exceptional due the absence of fall-winter storms that off-set the normal patterns of community metabolism (Champenois and Borges 2012) is excluded, then 94% of individual measurements  $\text{GPP} > -\text{CR}$  ( $n = 2722$  vs  $n = 2895$ ). Additionally, % $\text{O}_2$  generally followed the patterns of NCP (Fig. 5.4c) with higher values in June-July ( $108.6 \pm 8.5\%$ ) and lowest in November-December ( $100.6 \pm 5.0\%$ ), and an overall average of  $104.3 \pm 8.4\%$ . An overall over-saturation of  $\text{O}_2$  with respect to atmospheric equilibrium is only possible in a system where there is a production of  $\text{O}_2$  by GPP in excess of CR, corresponding by definition to a net autotrophic system.

In the same site (Bay of Revellata), Velimirov et al. (2016) arrived at the opposite conclusion, that the *P. oceanica* meadow was net heterotrophic based on bacterial carbon demand (BCD) derived from incubations of  $^3\text{H}$ -thymidine et  $^{14}\text{C}$ -leucine in both the water column and sediment, that were found to be in excess of primary production. There are several possible explanations for the opposing conclusions on net community metabolism of the present study and the one of Velimirov et al. (2016). Firstly, the BCD were compared to *P. oceanica* primary production estimated from change of leaf biomass from Bay (1984) (combination of marking technique and harvesting technique). However, the majority of the BCD in the water column should be fueled by DOC exudation that has been shown to be substantial in *P. oceanica* meadows (Barrón and Duarte, 2009), but cannot be accounted by the methods to measure primary production reported by Velimirov et al. (2016). Secondly, the BCD data of Velimirov et al. (2016) were acquired in 1992 and 1993, and were compared to *P. oceanica* primary production estimates from different years (1978, 1981, 1984, 1995, 2002, 2003), when our own measurements show that GPP and CR can be extremely variable from day-to-day, seasonally, and year to year (Fig. 5.1a;1b). Thirdly, the benthic BCD reported by Velimirov et al. (2016) is mostly probably over-estimated due to an over-estimation of the oxic sediment layer, over which the benthic BCD was vertically integrated. Velimirov et al. (2016) integrated the BCD over an oxygenated layer of 10 cm (the method to determine the depth of this layer was not specified). This is an extremely deep

sediment oxygenated layer that is usually only encountered in abyssal oceanic sediments (>4000 m bottom depth), while sediment oxygenated layer has a thickness typically only a few mm in coastal sediments (Glud et al. 1994; Kristensen 2000). Measurements of O<sub>2</sub> profiles in sediments at two sites in *P. oceanica* meadows in Mallorca, show an oxic layer of 0.2 to 0.4 cm (Holmer et al. 2003). These values of oxygen penetration depth are consistent with those reported in other seagrass sediments of 0.1 to 0.2 cm (Trevathan-Tackett et al., 2017; Brodersen et al., 2019). To our best knowledge data of highly resolved sediment O<sub>2</sub> micro-profiles are unavailable in the *P. oceanica* meadow of the Bay of Revellata. But we obtained, with a coarse sampling method, H<sub>2</sub>S porewater concentration (Supplemental Table S 5.1) that show that H<sub>2</sub>S was always present at 10 cm depth, and in the top 1 cm H<sub>2</sub>S was nearly all the time present, while O<sub>2</sub> was always below detection limit at all sampled depths, suggesting the oxic layer should have been shallower than 1cm in both bare and vegetated sediments. For an oxic layer of 10 cm, Velimirov et al. (2016) computed at 10 m bottom depth a benthic BCD of 33.2 mol C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> that added to the pelagic BCD (14.5 mol C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>), gave a total BCD of 47.7 mol C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> well in excess of *P. oceanica* primary production at 10 m bottom depth of 20 ± 4 mol C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>. Re-integrating benthic BCD with a shallower but still probably over-estimated value of sediment oxic layer of 1 cm, would yield a total (water column and sediment) BCD of 18 mol C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> that can be balanced with the estimate of *P. oceanica* primary production at 10 m bottom depth given by Velimirov et al. (2016) (20 ± 4 mol C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup>) and our own estimate of net primary production (NPP) of 37 ± 6 mol C m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> also at 10 m (with NPP computed assuming AR corresponds to 57% of GPP (Duarte and Cebrián 1996), and NPP = GPP-AR, and assuming a photosynthetic quotient (PQ) of 1, see below). Note that anaerobic benthic organic matter degradation (dominated by sulfate reduction) was ~1 mol C m<sup>2</sup> yr<sup>-1</sup> in a pristine meadow site in Mallorca (Holmer et al. 2003). The metabolic balance of *P. oceanica* meadows in the Bay of Revellata was also found to be positive (net autotrophic) based on O<sub>2</sub> benthic incubations in the 1980's (Frankignoulle and Bouqueneau, 1987), as well as in two other *P. oceanica* meadows in the Mediterranean (Magalluf Bay and Sounion)(Barrón et al., 2006; Apostolaki et al., 2010). Net autotrophy is also in agreement with the fact these communities store (Romero et al., 1994; Mateo et al., 1996, 2006) and export to adjacent communities very large amounts of organic matter (Romero et al., 1992; Cebrián and Duarte, 1998; Mateo et al., 2006), and are net producers of O<sub>2</sub> in excess of atmospheric equilibrium (see above).

#### 5.4.3 Comparison of community metabolic rates based on oxygen and inorganic carbon changes

The overall carbon budget in seagrass meadows depends on the balance of processes of production, destruction, storage and export of organic matter and of CaCO<sub>3</sub>, respectively, the “organic carbon metabolism” and the “inorganic carbon metabolism” (Barrón et al., 2006; Yates and Halley, 2006; Van Dam et al. 2019). We carried out measurements of DIC and TA in benthic chambers that allow computing the net daily fluxes of these two quantities (F<sub>DIC</sub> and F<sub>TA</sub>, respectively). The regression of F<sub>DIC</sub> as function of F<sub>TA</sub> (Supplemental Fig.S-5 2) gives a slope of 0.48 ± 0.17 which is consistent with the one expected if the relative variation of TA with regards to DIC is driven by CaCO<sub>3</sub> precipitation or dissolution (Smith and Key, 1975), according to equation:



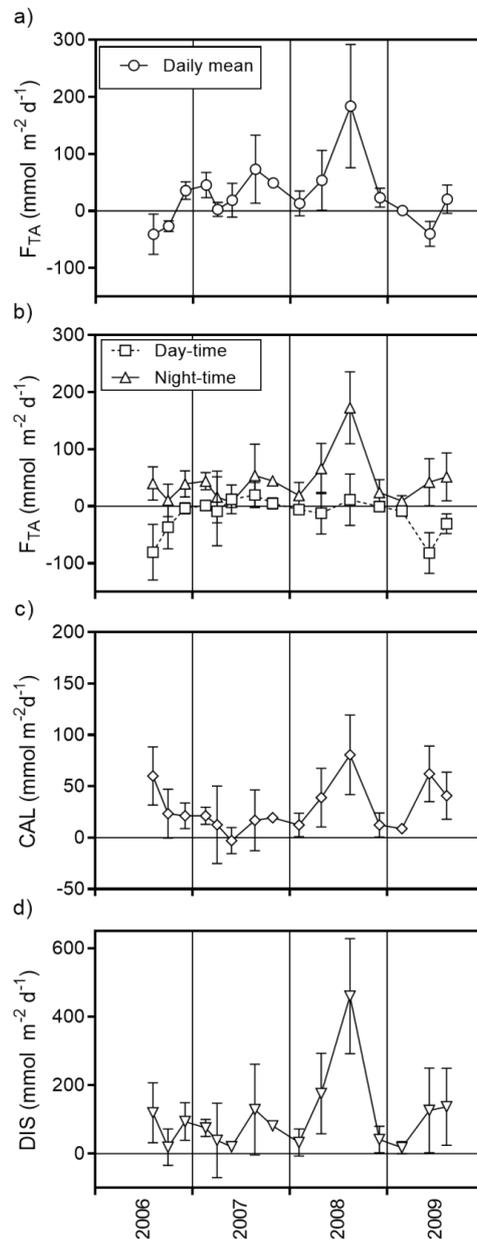
whereby for each mole of CaCO<sub>3</sub> precipitated (or dissolved), the decrease (or increase) of DIC is two times lower than the decrease (or increase) of TA.

The flux of DIC can then be corrected to only give the flux of DIC related to organic carbon metabolism (DIC\*) by removing the term related to CaCO<sub>3</sub> precipitation/dissolution (Smith and Key, 1975), according to:

$$\text{DIC}^* = \text{DIC} - 0.5 \times \text{TA}$$

The consistency of this approach can be tested by comparing NCP derived from O<sub>2</sub> incubations (abbreviated as previously – NCP) with NCP derived from uncorrected DIC (NCP<sub>DIC</sub>) and DIC\* (NCP<sub>DIC\*</sub>).

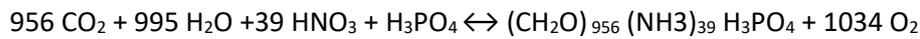
The slope of the regression of NCP versus  $\text{NCP}_{\text{DIC}}$  of  $-0.51 \pm 0.18$  was lower than the slope of the regression of NCP versus  $\text{NCP}_{\text{DIC}^*}$  of  $-0.71 \pm 0.17$  (Supplemental Fig S-5.3). This confirms that DIC dynamics were affected by  $\text{CaCO}_3$  dissolution/precipitation and that  $\text{DIC}^*$  gives a better estimate of the changes of DIC related to organic production/destruction processes.



**Figure 5.5:** Total alkanity (TA) fluxes ( $F_{\text{TA}}$ ) from benthic chamber incubations during 24h, net daily a), and during day-time (dawn to dusk) or night-time (dusk to dawn) b), and calcification (CAL) and  $\text{CaCO}_3$  dissolution (DIS) in  $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m bottom depth from 6 August 2006 to 12 August 2009 ( $n = 15$ ). Error bars correspond to standard deviation of fluxes computed from triplicate benthic chamber incubations.

Yet, the direct comparison community metabolic rates derived from  $\text{O}_2$  changes and  $\text{DIC}^*$  changes requires the conversion of rates measured by  $\text{O}_2$  changes in rates expressed in carbon. The PQ corresponds to the molar ratio of the release of  $\text{O}_2$  to the consumption of DIC during photosynthesis while the respiratory quotient (RQ) corresponds to the molar ratio of the release of

DIC to the consumption of O<sub>2</sub> during organic matter mineralization. The values of PQ and RQ depend on the relative abundance of carbon, nitrogen and phosphorous of the average composition of organic matter that for *P. oceanica* leaves is given, according to Atkinson and Smith (1983), by the following equation:



that allows to compute a theoretical value of 1.08 for PQ and of 0.92 for RQ for production and respiration of *P. oceanica* organic matter.

Night-time CR from DIC\* change ( $\text{CR}_{\text{DIC}^*(\text{night})}$ ) was computed from FDIC during night-time ( $F_{\text{DIC}(\text{night})}$ ) and  $F_{\text{TA}}$  during night-time ( $F_{\text{TA}(\text{night})}$ ) according to:

$$\text{CR}_{\text{DIC}^*(\text{night})} = F_{\text{DIC}(\text{night})} - 0.5 \times F_{\text{TA}(\text{night})}$$

$\text{CR}_{\text{DIC}^*(\text{night})}$  was well correlated to CR derived from O<sub>2</sub> incubations (abbreviated as previously - CR) and the resulting slope was  $-1.03 \pm 0.18$  not statistically different from -1 and close to the theoretical RQ of 0.92. (Supplemental Fig.5.4). Assuming that  $\text{CR}_{\text{DIC}^*(\text{night})}$  is the same during the night and during the day, it is used to derive the GPP based on changes of DIC\* ( $\text{GPP}_{\text{DIC}^*}$ ) according to:

$$\text{GPP}_{\text{DIC}^*} = \text{NCP}_{\text{DIC}^*} - \text{CR}_{\text{DIC}^*}$$

$\text{GPP}_{\text{DIC}^*}$  was well correlated to GPP derived from O<sub>2</sub> incubations (abbreviated as previously - GPP) and the resulting slope was  $-1.03 \pm 0.21$  not statistically different from -1, is identical to the experimentally determined RQ, and close to the theoretical PQ of 1.08. (Supplemental Fig. 5.4). Hereafter, we will consider  $\text{PQ} = \text{RQ} = 1$ .

The net daily  $F_{\text{TA}}$  (hereafter  $F_{\text{TA}}$ ) was almost always positive (from the sediment to the water column) (Fig. 5.5a). This implies there was a net DIS in the sediments that needs to be compensated by an input of allochthonous CaCO<sub>3</sub> particles (from outside of the meadow). For the August 2006-2009 sampling period, the net DIS averaged  $6.8 \pm 4.9 \text{ mol CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  which is close to the CaCO<sub>3</sub> sedimentation from the water column to the meadow of  $7.2 \text{ mol CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$  based on the sedimentation rates and particle particulate inorganic carbon content reported by Dauby et al. (1995) from sediment trap deployments over the *P. oceanica* meadow in the Bay of Revellata.

The  $F_{\text{TA}}$  was always positive during night-time ( $F_{\text{TA}(\text{night})}$ ) and generally close to 0 (or some-times negative) during day-time ( $F_{\text{TA}(\text{day})}$ ) (Fig. 5.5b). DIS could not have occurred in the water column because the calcite and aragonite saturation levels were above 5.5 and 3.5, respectively. We assume DIS only occurred in sediments, and was independent from night and day cycles (constant whatever the period of the day). We also assume that CAL was only related to epiphytic or benthic algae, mostly related to coralline algae (Mazzella et al. 1989, Jacquemart and Demoulin 2006). We further assumed that CAL is linked to coralline algae photosynthesis (Borowitzka and Larkum 1981), and only occurred during day-time. Based on the above assumptions, we conclude that, during day-time, CAL compensated DIS, leading to  $F_{\text{TA}} \leq 0$  (Fig. 5.5b), allowing to compute daily integrated rates of DIS and CAL, according to:

$$\text{DIS} = (F_{\text{TA}(\text{night})} / \text{Hn}) \times 24$$

where Hn is the number of hours during the night

$$\text{CAL} = -0.5 \times (F_{\text{TA}(\text{day})} - (F_{\text{TA}(\text{night})} / \text{Hn}) \times \text{Hd})$$

where Hd is the photoperiod in h.

CAL followed a seasonal cycle and was highest in summer 2006, 2008 and 2009, but not 2007, possibly due the fact this was an exceptional year, as explained above (Fig. 5.5c). CAL was positively related to GPP (Supplemental Fig. 5.5). This confirms our above assumption that CAL is linked to photosynthesis because mainly related coralline algae (Borowitzka and Larkum 1981). While GPP

represents the whole community, epiphyte and *P. oceanica* leaf GPP can be assumed to co-vary as the extension of *P. oceanica* leaves will provide extra surface for the development of epiphytes. The average CAL for the August 2006-2009 sampling period was  $10.8 \pm 3.8 \text{ mol CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ .

DIS also followed a seasonal cycle and was highest in summer (Fig. 5.5d). DIS in *P. oceanica* meadows is probably coupled (at least partly) to the acidification due to  $\text{CO}_2$  from benthic aerobic respiration and to oxidation by  $\text{O}_2$  of  $\text{H}_2\text{S}$ , as discussed in Barrón et al. (2006), and in agreement with the ratio of DIC to TA in pore-water in the Bay of Revellata (Moulin et al. 1985). Benthic respiration most probably increases in summer due to temperature increase, to translocation of oxygen to sediments (Marbà et al. 2002, 2006, Borum et al. 2006), and to supply of labile organic matter to the sediments that should track leaf GPP. Indeed, DIS was found to be related to both CR and water temperature (T in °C), according to:

$$\text{DIS} = -133.3 + 7.89 T - 0.612 \text{ CR} \quad (F = 6.169 > Q_{F(0.95, 2, 12)} 3.89, r^2 = 0.71)$$

with DIS in  $\text{mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  and CR in  $\text{mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$

Although CR combines both sediment and water column respiration, it is plausible that benthic respiration tracks CR, at least at seasonal scale.

#### 5.4.4 Organic and inorganic carbon mass balance

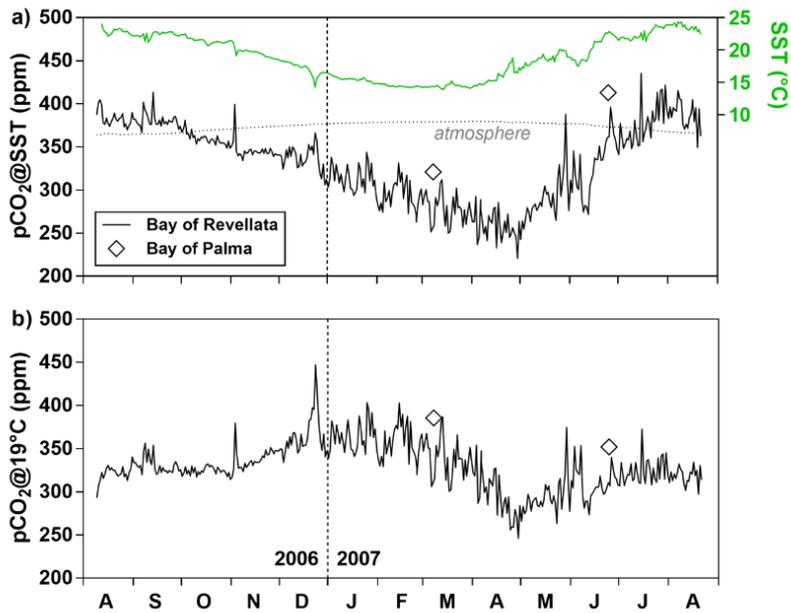
Organic metabolism dominated inorganic metabolism in the studied *P. oceanica* meadow at 10 m bottom depth (Table 5.1). The CAL: GPP ratio was 0.12 on average in the studied *P. oceanica* meadow which is lower than the CAL: GPP ratio reported for coralline algae of  $\sim 0.7$  (El Haikali et al. 2004) and  $\sim 0.5$  (Martin et al. 2013). The CAL: NPP ratio in the studied *P. oceanica* meadow was on average 0.29 which is lower than global average estimated by van der Heijden and Kamenos (2015) for coralline algae of 1.6. The CAL: GPP and CAL: NPP were both about 5 times lower in the studied *P. oceanica* meadow than for the same ratios reported in literature for coralline algae. This is in agreement with the fact that primary production is sustained by both *P. oceanica* itself and epiphyte algae, while CAL is only sustained by coralline algae. Nevertheless, the CAL:GPP of 0.12 in the studied *P. oceanica* meadow at 10 m depth is quite high, and only 2 to 3 times lower to the one reported in coral reefs of 0.2 to 0.3 (Langdon et al. 2000).

**Table 5.1:** Net annual gross primary production (GPP), community respiration (CR), net community production (NCP), calcification (CAL),  $\text{CaCO}_3$  dissolution (DIS) and resulting  $\text{CO}_2$  fluxes in a *P. oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m bottom depth.

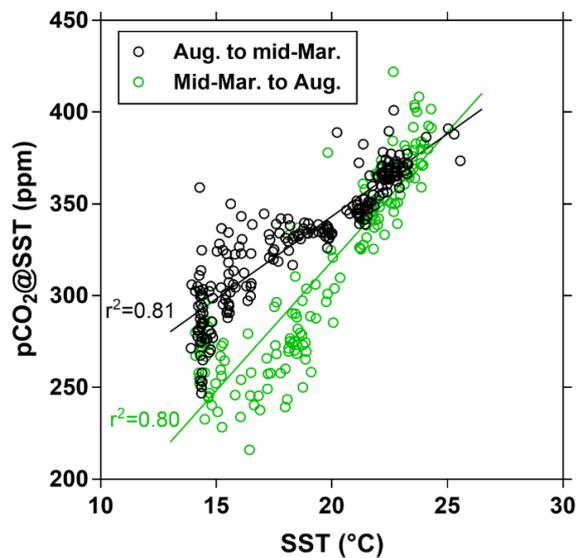
Organic metabolism ( $\text{mol O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ )	
GPP	$83.3 \pm 16.0$
CR	$-60.1 \pm 9.0$
NCP	$23.2 \pm 8.2$
Inorganic metabolism ( $\text{mol CaCO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ )	
CAL	$10.8 \pm 4.0$
DIS	$-21.4 \pm 8.0$
Net DIS	$-6.8 \pm 4.9$
CO <sub>2</sub> fluxes ( $\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ )	
CO <sub>2</sub> uptake from NCP	-23
CO <sub>2</sub> update from Net DIS	-4
Net CO <sub>2</sub> uptake	-27

The positive NCP and the net DIS both drove a sink of CO<sub>2</sub>, although for each mole of CaCO<sub>3</sub> dissolved, CO<sub>2</sub> decreases by about 0.6 moles because CO<sub>2</sub> is in equilibrium with HCO<sub>3</sub><sup>-</sup> in seawater (Frankignoulle, 1994; Frankignoulle et al., 1994). The net balance of CO<sub>2</sub> in the *P. oceanica* meadow was about -27 mol m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> with DIS only contributing to 15%, the rest was contributed by NCP (Table 5.1). The pCO<sub>2</sub> data (Fig. 5.6) allow to compute an atmospheric CO<sub>2</sub> sink of -0.7 mol m<sup>-2</sup> yr<sup>-1</sup> (Supplemental Fig. 5.6). The comparison of metabolic balance of CO<sub>2</sub> and the air-sea CO<sub>2</sub> flux is misleading, as these processes are usually uncoupled (Borges et al. 2006). Indeed, the lowest values of pCO<sub>2</sub> at in-situ sea surface temperature (SST) (pCO<sub>2</sub>@SST) were observed in April, while the highest pCO<sub>2</sub>@SST values were observed in August. The pCO<sub>2</sub> values decreased regularly from August 2006 to late April 2007, then increased from April to August 2007, following the SST seasonal cycle. This can be explained by temperature effect on Henry's constant (Takahashi et al. 1993). Indeed, pCO<sub>2</sub>@SST correlated well to SST but with different slopes for period of summer-fall-winter transition and the period of winter-spring-summer transition (Fig. 5.7). The period of winter-spring-summer transition was characterized by *P. oceanica* leaf growth, biomass accumulation and increasing trend in NCP (Fig. 5.3b) and was characterized by lower pCO<sub>2</sub>@SST values at a given temperature than for period of summer-fall-winter transition that was characterized by *P. oceanica* leaf senescence and decreasing trend in NCP (Fig. 5.3a). This is consistent of trends of pCO<sub>2</sub> normalized to a constant temperature of 19°C (pCO<sub>2</sub>@19°C), that allows to remove the effect temperature on pCO<sub>2</sub> and allows to analyze the other biogeochemical processes (biological activity and/or physical mixing) (Takahashi et al. 2002). Indeed, pCO<sub>2</sub>@19°C increased during the summer-fall-winter transition period (August to late February) and decreased during the winter-spring-summer transition period (early March to late May) (Fig. 5.6b). Further, pCO<sub>2</sub>@19°C was significantly negatively correlated to GPP, while pCO<sub>2</sub>@SST was uncorrelated to GPP, confirming the confounding effect of temperature on pCO<sub>2</sub> over biological processes (Fig. 5.8). Data of pCO<sub>2</sub> have also been reported in a *P. oceanica* meadow in the Bay of Palma, and both the pCO<sub>2</sub>@SST and pCO<sub>2</sub>@19°C followed the same seasonal pattern as in the Bay of Revellata with lower pCO<sub>2</sub> values in spring than summer (Fig. 5.6a, b). The pCO<sub>2</sub>@SST and pCO<sub>2</sub>@19°C in the Bay of Palma were higher than in the Bay of Revellata of about 25 ppm and this might reflect the fact that the data in the Bay of Palma were obtained over the full depth range of the meadow (down to about 50 m bottom depth) while the data in Bay of Revellata were only from 10m bottom depth, so the difference might represent spatial variability due to depth. The spatial distribution reported by Gazeau et al. (2005) in the Bay of Palma, shows that the pCO<sub>2</sub> values over the meadow were 40 ppm lower than the pCO<sub>2</sub> values from offshore waters. Additionally, the difference might simply be due to different pCO<sub>2</sub> value of the offshore water incoming into the bay that sets a "background" pCO<sub>2</sub> value that decreases as the water mass travels over the meadow (Gazeau et al. 2005).

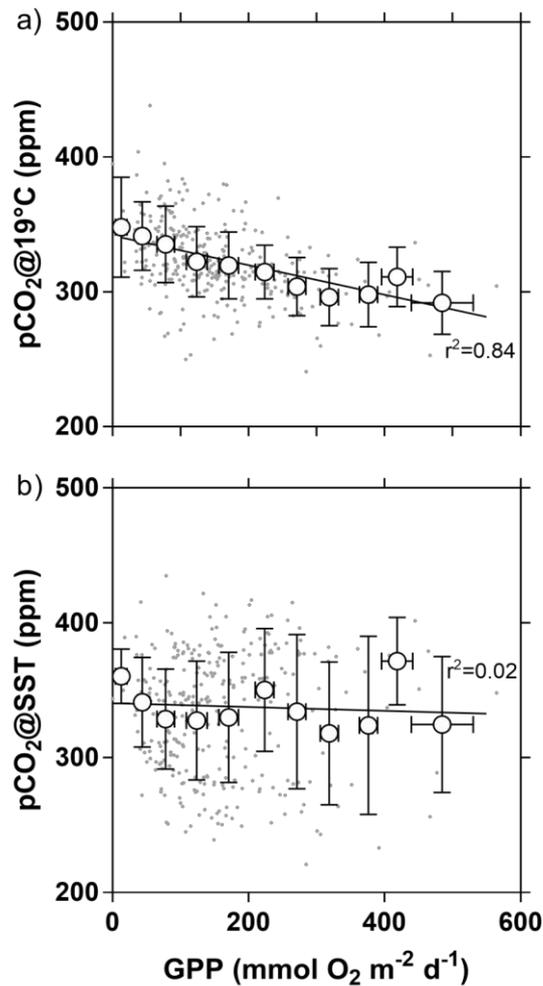
In conclusion, the direct comparison of CO<sub>2</sub> uptake from community metabolism to air-sea CO<sub>2</sub> fluxes is difficult due to additional processes that affect CO<sub>2</sub> dynamics, namely physical processes (water temperature changes and vertical mixing). In the case of communities with a low spatial extent and short residence time such as seagrass meadows, community metabolism will only marginally modify the CO<sub>2</sub> content of incoming offshore water that is probably the most important factor setting the direction and intensity of air-sea CO<sub>2</sub> fluxes (Gazeau et al. 2005; Borges et al. 2006).



**Figure 5.6:** Seawater partial pressure of CO<sub>2</sub> (pCO<sub>2</sub>, ppm) at sea surface temperature (SST in °C) (pCO<sub>2</sub>@SST) a) and normalized to constant temperature of 19°C (pCO<sub>2</sub>@19°C, Takahashi et al. 1993) in surface water (2 m depth) over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m bottom depth from 9 August 2006 to 20 August 2007. Diamonds indicate pCO<sub>2</sub> in surface water data obtained in March 2002 and June 2002 over a *P. oceanica* meadow in the Bay of Palma (Gazeau et al. 2004).



**Figure 5.7:** Seawater partial pressure of CO<sub>2</sub> (pCO<sub>2</sub>, ppm) at sea surface temperature (SST in °C) (pCO<sub>2</sub>@SST) versus SST in surface water (2 m depth) over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m bottom depth from 9 August 2006 to 20 August 2007. Data were separated in two groups before and after the annual SST minimum, from August 2006 mid-March 2007 and from Mid-March 2007 to August 2007. Solid lines indicate the linear regressions.



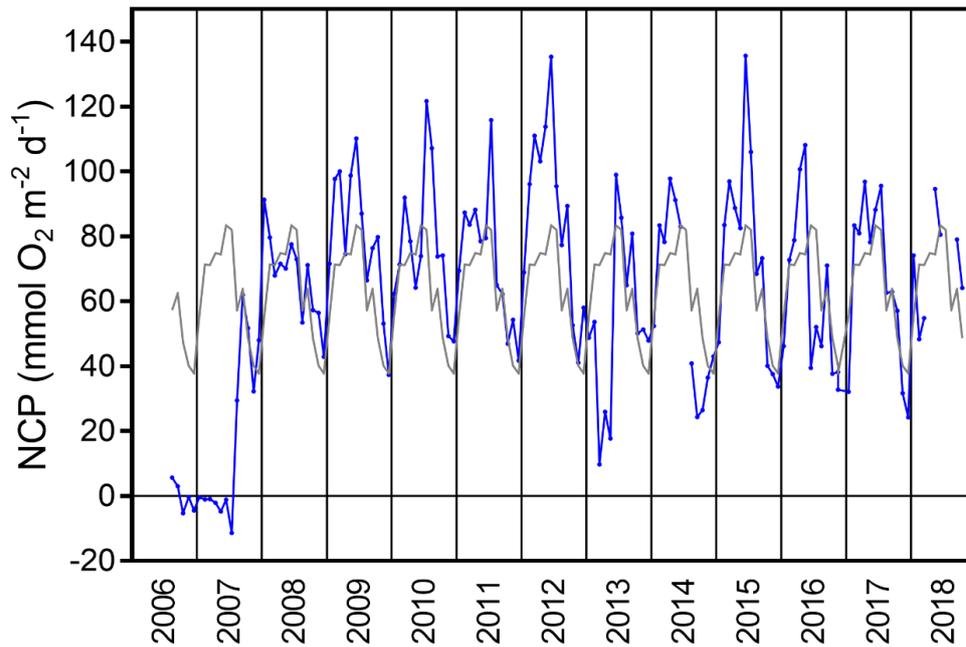
**Figure 5.8:** Seawater partial pressure of CO<sub>2</sub> (pCO<sub>2</sub>, ppm) at sea surface temperature (SST in °C) (pCO<sub>2</sub>@SST) a) and normalized to constant temperature of 19°C (pCO<sub>2</sub>@19°C, Takahashi et al. 1993) in surface water (2 m depth) versus gross primary production (GPP mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m bottom depth from 9 August 2006 to 20 August 2007. Solid line indicates the linear regression.

## Acknowledgements

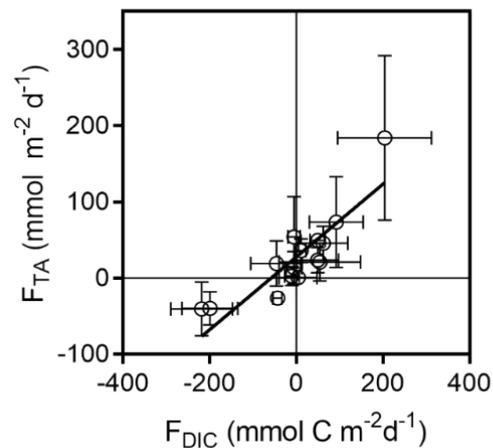
We thank P. Lejeune and the STARESO team for logistical support, L.-S. Schiettecatte for help in sampling during the first year of the time-series, B. Delille for help in setting up the Pro-oceanus, C. Champenois and M.V. Commarieu for support during the underwater dives, the Oceanology Laboratory (ULiège) for lending the incubation chambers and water pumps. This work was funded by the Fonds National de la Recherche Scientifique (FNRS) (contracts F.4513.06, 2.4.511.09 and 2.4.637.10) and the Territorial Collectivity of Corsica and the Rhone-Mediterranean and Corsica Water Agency (STARE-CAPMED - Station of reference and research on change of local and global anthropogenic pressures on Mediterranean ecosystem drifts). AVB is a research director at the FNRS, and co-first author.

**Supplemental Table S-5.1:** Pore water H<sub>2</sub>S concentration in vegetated (*Posidonia oceanica*) and bare sediments at three depths in the sediment (0.5 cm, 10 cm and 20 cm) in the Bay of Revellata at 8 m bottom depth from 9 June 2009 to 20 February 2012. At all depths and all samplings, O<sub>2</sub> was below detection limit.

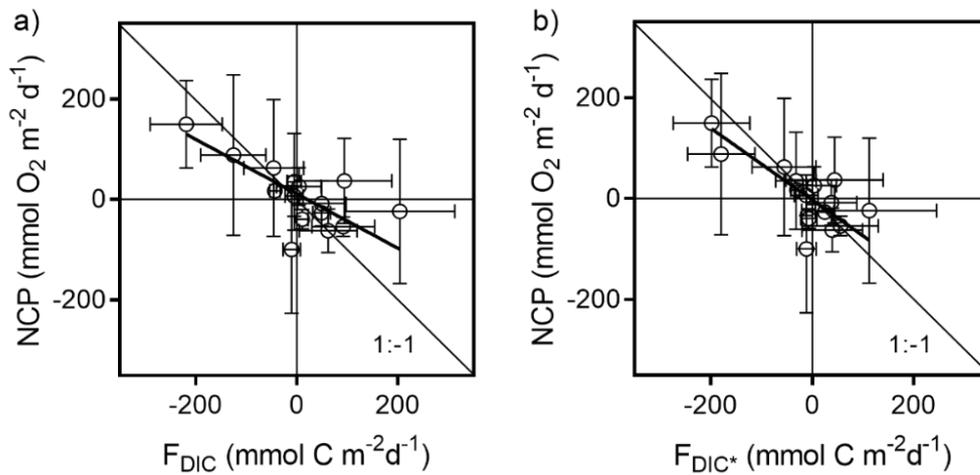
date DD/MM/YY	Depth (cm)	H <sub>2</sub> S	H <sub>2</sub> S
		(Vegetated sediment) ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ )	(Bare sediment) ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ )
09-06-2009	0.5	3.3	4.6
09-06-2009	10	15.4	57.5
09-06-2009	20	9.1	60.8
13-08-2009	0.5	3.0	10.0
13-08-2009	10	18.3	157.7
13-08-2009	20	26.4	62.4
04-11-2009	0.5	6.8	9.7
04-11-2009	10	8.3	23.5
04-11-2009	20	7.0	20.3
06-06-2010	0.5	0.0	0.0
06-06-2010	10	8.1	14.5
06-06-2010	20	15.6	65.6
08-11-2010	0.5	0.0	2.0
08-11-2010	10	2.1	122.7
08-11-2010	20	69.9	58.8
18-02-2011	0.5	9.8	4.2
18-02-2011	10	9.7	12.4
18-02-2011	20	1.7	10.7
13-08-2011	0.5	8.9	12.3
13-08-2011	10	106.1	121.8
13-08-2011	20	2.4	61.1
20-02-2012	0.5	31.3	2.7
20-02-2012	10	176.5	32.2
20-02-2012	20	12.8	57.4



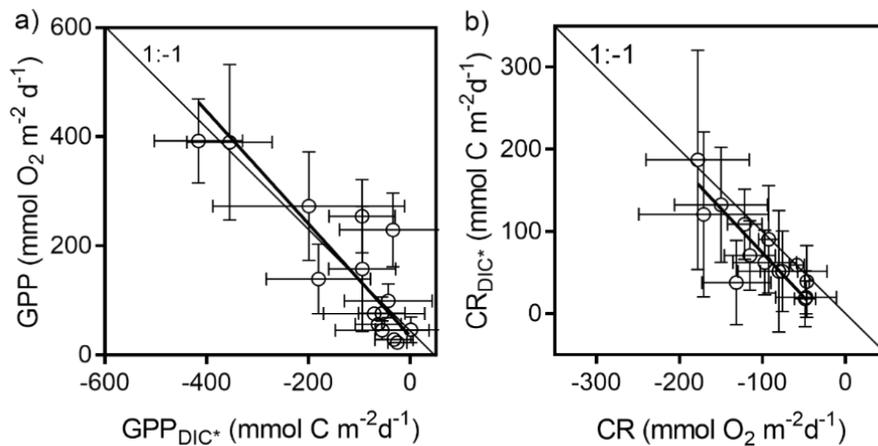
**Supplemental Figure S-5.1:** Monthly average of net community production (NCP) in mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> (blue line) over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m bottom depth from 7 August 2006 to 29 October 2018. The grey line represents the climatological annual cycle of GPP for the 2006-2018 period that was constructed from the average for each month computed from the values for that month from all of the years.



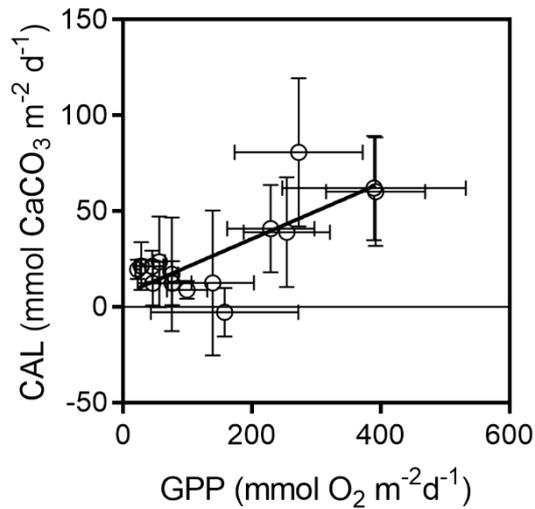
**Supplemental Figure S-5.2:** Net daily total alkalinity (TA) fluxes ( $F_{TA}$ ) versus dissolved inorganic carbon (DIC) fluxes ( $F_{DIC}$ ) from benthic chamber incubations during 24h over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m depth from 6 August 2006 to 12 August 2009 ( $n = 15$ ). Error bars correspond to standard deviation of fluxes computed from triplicate benthic chamber incubations. Solid thick line is the linear regression:  $F_{TA} = 0.48 (\pm 0.17) \times F_{DIC} + 27.7 (\pm 9.1)$  ( $r^2 = 0.74$   $p < 0.0001$ ,  $n = 15$ ).



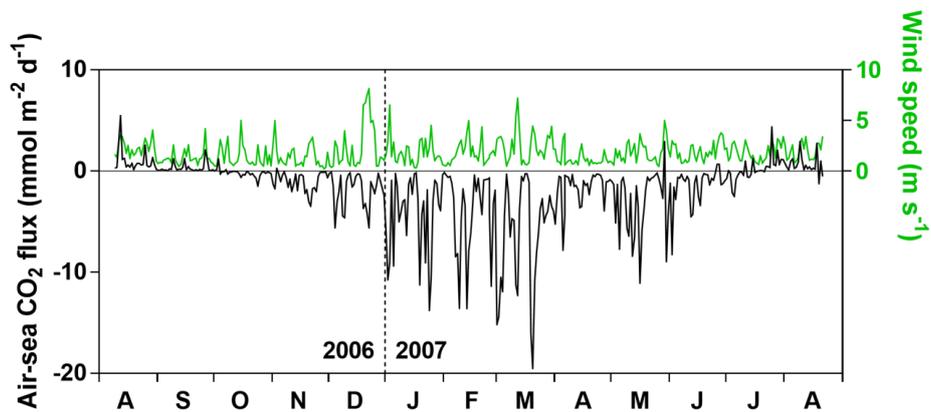
**Supplemental Figure S-5.3:** Net community production computed from  $O_2$  change (NCP in  $\text{mmol } O_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) versus the net flux of dissolved inorganic carbon (DIC) ( $F_{\text{DIC}}$  in  $\text{mmol } C \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) a) and versus DIC corrected for  $\text{CaCO}_3$  dynamics (DIC\*) ( $F_{\text{DIC}^*}$  in  $\text{mmol } C \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m depth from 6 August 2006 to 12 August 2009 ( $n = 15$ ). Error bars correspond to standard deviation of fluxes computed from triplicate benthic chamber incubations. Solid thick lines correspond to linear regressions:  $\text{NCP} = -0.51 (\pm 0.18) \times F_{\text{DIC}} + 7.3 (\pm 13.0)$  ( $r^2 = 0.51$ ,  $p = 0.0026$ ,  $n = 15$ ),  $\text{NCP} = 0.71 (\pm 0.17) \times F_{\text{DIC}^*} - 2.5 (\pm 13.0)$  ( $r^2 = 0.57$ ,  $p = 0.0012$ ,  $n = 15$ ).



**Supplemental Figure S-5.4:** Gross primary production computed from  $O_2$  change (GPP in  $\text{mmol } O_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) versus GPP computed from DIC corrected for  $\text{CaCO}_3$  dynamics (DIC\*) ( $\text{GPP}_{\text{DIC}^*}$  in  $\text{mmol } C \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) a) and community respiration computed from  $O_2$  change (CR in  $\text{mmol } O_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) versus CR computed from DIC\* ( $\text{CR}_{\text{DIC}^*}$  in  $\text{mmol } C \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) b) over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m bottom depth from 6 August 2006 to 12 August 2009 ( $n = 15$ ). Error bars correspond to standard deviation of fluxes computed from triplicate benthic chamber incubations. Solid thick lines correspond to linear regressions:  $\text{GPP} = -1.03 (\pm 0.21) \times \text{GPP}_{\text{DIC}^*} - 34.0 (\pm 22.4)$  ( $r^2 = 0.74$ ,  $p < 0.0001$ ,  $n = 15$ ),  $\text{CR}_{\text{DIC}^*} = -1.08 (\pm 0.22) \text{CR} - 33.8 (\pm 20.8)$  ( $r^2 = 0.75$ ,  $p < 0.0001$ ,  $n = 15$ ).



**Supplemental Figure S-5.5:** Community calcification derived from changes in total alkalinity (CAL in  $\text{mmol C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) versus gross primary production computed from  $\text{O}_2$  change (GPP in  $\text{mmol O}_2 \text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m bottom depth from 6 August 2006 to 12 August 2009 ( $n = 15$ ). Error bars correspond to standard deviation of fluxes computed from triplicate benthic chamber incubations. Solid line corresponds to linear regression:  $\text{CAL} = 0.15 (\pm 0.03) \times \text{GPP} + 6.5 (\pm 4.3)$  ( $r^2 = 0.61$ ,  $p < 0.0006$ ,  $n = 15$ ).



**Supplemental Figure S-5.6:** Computed air-sea  $\text{CO}_2$  flux (in  $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) and wind speed (in  $\text{m s}^{-1}$ ) over a *Posidonia oceanica* meadow in the Bay of Revellata at 10 m bottom depth from 9 August 2006 to 20 August 2007.

# Chapitre VI

## Synthèse et Perspectives

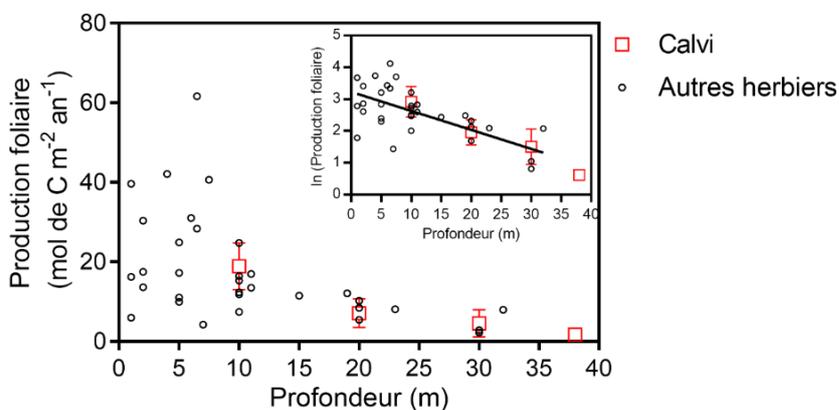
## Chapitre 6 - Synthèse et perspectives

Nous allons ici revenir sur les différents objectifs de ce travail. Nous développerons certains points qui n'ont été que peu discutés dans les trois articles. Nous terminerons en proposant quelques pistes pour une éventuelle suite à ce travail.

### 6.1 Synthèse

#### 6.1.1 Pourquoi avoir choisi l'herbier à *P. oceanica* en Baie de Calvi et pourquoi à 10 m de fond ?

La figure 6.1 montre la production primaire foliaire en fonction de la profondeur pour 18 herbiers du pourtour méditerranéen (Corse, Sardaigne, Italie, Espagne, Turquie, Tunisie et France) d'après des études couvrant une large plage temporelle (Bay 1984, Pergent et al. 1994, Pergent- Martini et al 1994, Guidetti 2000, Gobert et al 2002, Ricart et al 2017). L'insert de la figure 6.1 montre la corrélation et la nature exponentielle de la relation entre la production foliaire annuelle et la profondeur de l'herbier. Cette corrélation est indépendante de la localisation du site. Les données de l'herbier à *P. oceanica* en Baie de Calvi s'intègrent dans la tendance générale de l'ensemble des autres herbiers, quelle que soit la profondeur. Nous pouvons donc conclure que cet herbier est représentatif, du point de vue de la production primaire nette, de l'ensemble des herbiers à *P. oceanica*. La figure 6.1 montre également que les mesures de production foliaire dans les 15 premiers mètres sont plus dispersées. Tenter d'élucider les causes de cette dispersion justifie le choix de la profondeur de notre localisation pour le mouillage (10 m). D'autres raisons plus secondaires ont motivé notre choix de mener cette étude à cette profondeur. Nous pouvons citer le nombre important de données écologiques disponibles à cette profondeur, la facilité que représente cette profondeur pour les plongées, l'accessibilité depuis STARESO, ainsi que le fait que dans la Baie de Calvi, l'herbier n'est ni continu ni homogène à des profondeurs < 10 m (présent sous forme de « taches » discontinues entre les rochers).



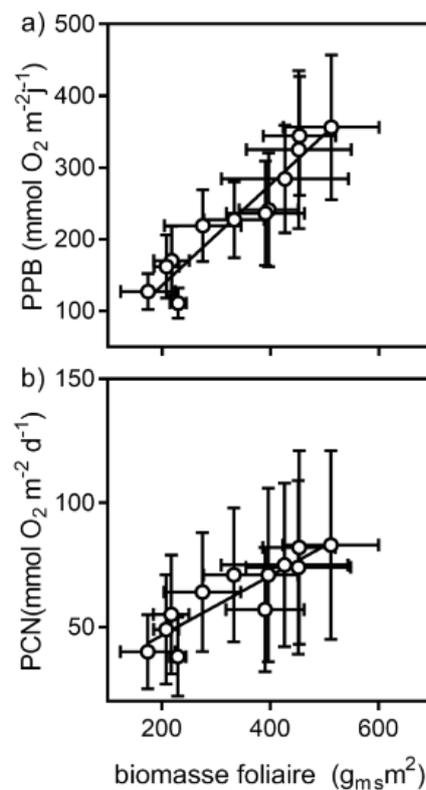
**Figure 6.1** : Productions foliaires annuelles (points noirs ouverts) pour différents herbiers à *P. oceanica* à différentes profondeurs. Toutes les valeurs ont été converties en moles de carbone par mètre carré et par an. Les valeurs pour l'herbier en Baie de Calvi sont représentées par des carrés rouges vides. Les données pour -10, -30 et -38 m proviennent de Bay (1984) et pour -20 m de Gobert et al. (2003). Les barres d'erreur représentent l'écart type sur les moyennes. Dans l'insert sont représentés les logarithmes népériens des productions foliaires annuelles vs les profondeurs. La droite de régression linéaire a pour équation:  $\ln(\text{production foliaire}) = -0.060 \times \text{profondeur} + 3.23$  avec un  $R^2 = 0.565$  et  $p_{\text{val}} < 0.0001$ . Les valeurs de production exprimées dans les publications originales en g de poids sec ont été converties en moles de C en multipliant par 0.39.

### 6.1.2 Un mouillage muni d'oxymètre à - 10 m de fond peut-il être utilisé pour suivre les flux métaboliques à haute fréquence ?

Nous avons pour premier objectif dans ce travail de vérifier la possibilité d'utiliser un mouillage muni d'oxymètres pour suivre les flux métaboliques de production primaire brute (PPB), de respiration communautaire (RC) et de production communautaire nette (PCN) d'un herbier à *P. oceanica*. Ce travail a été réalisé grâce à la comparaison entre les flux dérivés par bilan de masse d'oxygène à haute fréquence dans la colonne d'eau pendant 3 ans et les flux dérivés grâce à 15 incubations benthiques réalisées sur la même période. La comparaison s'est avérée très satisfaisante (Chapitre 3). Nous pouvons affirmer qu'un mouillage muni d'oxymètres permet de suivre les variations de flux métaboliques au jour le jour dans ces systèmes de faible profondeur soit jusqu'à -10 m. Cet outil est très performant et la technologie basée sur les optodes s'est montrée stable et robuste sur une période de plus de dix ans. Le mouillage originel a été démonté à la fin octobre 2018 pour être remplacé, dans le cadre du projet STARECAPMED, par de nouvelles optodes aux mêmes profondeurs sur le même site. Pour comprendre les raisons du bon fonctionnement de cette méthode, il faut rappeler les conditions nécessaires pour son utilisation. Il s'agit d'un bilan de masse en eau ouverte, ceci implique que les variations du signal (concentrations en oxygène) soient plus rapides que le changement de masse d'eau. En dehors des épisodes tempétueux, selon Skliris et al. (2001), la vitesse moyenne du courant à - 10 m est de l'ordre de quelques  $\text{cm s}^{-1}$  ce qui représente quelques dizaines de mètres par heure. De plus, le courant est en général grossièrement parallèle aux isobathes. En outre, en Mer Méditerranée, les courants de marée sont très faibles, donc le déplacement tidal des masses d'eau est négligeable, alors que cela peut fortement induire des variations des paramètres physico-chimiques de l'eau de mer en milieu côtier (Borges & Frankignoulle 1999). Il faut également que les flux d'oxygène influencent de manière détectable les concentrations d'oxygène. Cela implique des systèmes productifs et de faibles profondeurs. Si la profondeur est trop importante, l'impact des flux d'oxygène sera faible sur la concentration d'oxygène (dilution du signal), et de plus la production primaire diminue exponentiellement avec la profondeur (Fig. 6.1).

Sur le site de cette étude, l'herbier de *P. oceanica* est vaste et homogène. La densité de pousse ne semble pas varier de manière significative sur l'isobathe des - 10 m sur plusieurs décennies (Bay 1984 ; Gobert 2002; Champenois & Borges 2012, 2019 ; Rondiat 2020). Le caractère homogène de l'herbier et la circulation des masses d'eau nous permettent par conséquent de suivre les variations de la saturation en oxygène avec une mesure toutes les heures. Rappelons que le bilan d'oxygène est calculé en intégrant la masse d'oxygène sur la totalité de colonne d'eau et qu'il faut aussi prendre en compte la quantité d'oxygène échangée à l'interface air/eau. Cette intégration n'a de sens que si la colonne d'eau n'est pas stratifiée. En d'autres termes cela veut dire que la colonne d'eau à prendre en compte pour le calcul de la quantité d'oxygène a toujours la même hauteur. Pour un mouillage à - 10 m en Baie de Calvi nous sommes bien dans ce cas. Par contre dans l'idée d'étendre cette technique pour des profondeurs plus importantes, il faudrait prendre en compte la position de la thermocline et, en son absence, il faudrait prendre en compte les échanges air/eau. Dans le cas de présence d'une thermocline, il faudrait donc faire les intégrations séparément : d'un côté la couche de mélange et d'un autre la couche se trouvant sous la thermocline (voir les perspectives). Une autre limitation, qui elle est intrinsèque, existe à cette méthode : elle ne prend en compte que l'oxygène dissous dans la colonne d'eau. En 2015, nous avons montré (Felisberto et al. 2015) que de l'oxygène était produit par photosynthèse dans les feuilles de *P. oceanica* avant d'être mesuré par les optodes. Ces mesures ont été effectuées grâce aux changements de la vitesse de propagation du son dans la colonne d'eau. Avec cette technique on peut relier la propagation sonore à la présence de bulles. Au lever du jour, ces bulles d'oxygène ne sont sans doute pas exportées dans la colonne d'eau mais restent dans les aerenchymes, ce qui permet à la plante de fournir de l'oxygène aux racines et rhizomes. C'est pour cette raison que les méthodes mesurant l'oxygène dissous ne peuvent prendre en compte cette production. Il en ressort une sous-estimation de la PPB mais aussi de la RC au lever du soleil. Par contre, au coucher, le phénomène s'inverse. On pourrait imaginer la présence de bulles libres s'échappant des

feuilles vers la colonne d'eau. Long et al. (2019) ont mesuré la production de bulles de gaz riches en oxygène provenant de la photosynthèse à la surface de feuille de *Zostera marina*. La présence de ces bulles rend caduques les calculs de flux uniquement basés sur des bilans d'oxygène dissous. Dans leur étude, ces auteurs mettent en évidence que ces bulles ne sont présentes que lorsque l'irradiance est forte (donc plutôt au zénith), que la hauteur d'eau est faible (marée basse) et que l'eau est sursaturée en oxygène (dans l'après-midi). Nous ne sommes pas dans ces conditions à 10 m de fond. Au lever du soleil lors de nos mesures, la colonne d'eau est en général juste saturée en oxygène et l'irradiance est faible car à 10 m en été il ne reste que 30% de la puissance lumineuse présente en surface (Gobert 2002). Lors de nos plongées sur ce suivi de 12 ans nous n'avons jamais observé de bulles à la surface des feuilles de *P. oceanica* ou de ces épiphytes et ce quelle que soit la saison ou l'heure des plongées. Des bulles ont par contre été observées régulièrement sur certaines macroalgues épilithiques proches de la surface lors de journées ensoleillées. Si la présence de bulles à l'intérieur de la pousse de Posidonie peut faire varier les flux de PPB et de RC, par contre elle ne peut avoir d'influence sur la PCN.



**Figure 6.2** : Relations des flux métabolique entre la biomasse foliaire vs de production primaire brut (a) et la production communautaire nette (b) vs la biomasse des feuilles de *P. oceanica* à - 10 m de fond en Baie de Calvi. Il s'agit de moyennes mensuelles de flux mesurées pendant 12 ans de suivi. Les données de biomasse foliaire proviennent de Bay (1984) il s'agit de moyennes mensuelles pour 1975 et 1976. Les résultats des régressions linéaires sont les suivants :  $R^2$  de 0.90 et 0.79 pour respectivement la PPB et la PCN avec dans les deux cas des  $p < 0.0001$ .

A la différence des mesures ponctuelles, les bilans de masses d'oxygène utilisant une chaîne d'optodes permettent des mesures quasi continues sur une large série temporelle. Ce dispositif a fonctionné d'août 2006 à octobre 2018 donnant au total 282612 mesures horaires sur les trois profondeurs, dont on a dérivé 3275 cycles de 24h utilisables pour le suivi des flux métaboliques.

Il apparaît clairement que les flux métaboliques sont hautement variables. Cette variabilité se décline à trois niveaux : d'un jour à l'autre, d'une saison à l'autre mais aussi d'une année à l'autre. Les variations au jour le jour peuvent s'expliquer par les variations des conditions météorologiques et plus particulièrement les variations d'intensité lumineuse. En ce qui concerne les variations intersaisonniers, elles suivent grossièrement la biomasse foliaire de l'herbier (Fig. 6.2a , et 6.2b). On peut voir que la PPB et la PCN sont maximales lorsque la biomasse de la canopée est maximale, soit en juin/juillet suivant les années. Le maximum de PCN nette correspond au moment où la vitesse d'élongation des feuilles de *P. oceanica* est maximale. L'élongation de feuille fait apparaître une surface supplémentaire susceptible d'être colonisée par des épiphytes. Cette PCN n'est donc pas seulement assumée par *P. oceanica* mais aussi par les épiphytes.

### 6.1.3 Quelles sont les variables principales dirigeant la production primaire brute de l'herbier à *P. oceanica* en Baie de Calvi ?

La recherche des variables environnementales dirigeant les variations interannuelles de la PPB moyenne annuelle de l'écosystème à *P. oceanica* est le second objectif de ce travail (Chapitre 4). Pour rechercher la source de ces variations, nous avons sélectionné 5 variables environnementales (la concentration en chlorophylle *a* dans les eaux de surface, la température de l'eau de mer, le cumul des heures d'insolation, le cumul des précipitations et la vitesse du vent). De ces 5 variables, seules trois étaient pertinentes : les concentrations en Chlorophylle *a* dans les eaux de surface, la température de l'eau de mer et le cumul des heures d'insolation. La concentration en Chlorophylle *a* est un proxy de la biomasse de phytoplancton. Aucune corrélation significative n'a été trouvée entre ces variables, ces variables sont donc indépendantes.

L'année a été coupée en 4 périodes : du 1<sup>er</sup> septembre à 31 janvier, du 1<sup>er</sup> février 31 mars, le mois d'avril et du 1<sup>er</sup> mai au 31 août. Pour la période de septembre à fin janvier, la variabilité est faible sauf pour les années où les tempêtes automnales sont absentes ou très tardives. Avec la chute des feuilles fin août et leur exportation lors des tempêtes, le benthos se trouve exposé à la lumière. En septembre et début octobre, l'intensité lumineuse est encore importante, ce qui permet le développement d'une flore benthique. En l'absence de tempête, les feuilles restent sur le sédiment et font écran au rayonnement solaire. Pour cette même période, aucune corrélation n'a été observée avec les variables environnementales. La plus grande partie de la variation interannuelle est donc répartie sur les trois autres périodes. Pour ces périodes les 3 variables environnementales considérées agissent sur la PPB. Alors que la participation à la PPB du phytoplancton est marginale (Dauby 1985), on trouve une corrélation positive entre cette même PPB et la concentration en Chlorophylle *a* et ce aussi bien pour la période de février à mars que pour le mois d'avril. Ceci est probablement dû à la présence de nutriments dans la colonne d'eau. Par exemple pour l'azote, les pousses de *P. oceanica* peuvent puiser en moyenne 40 % et jusqu'à 60 % de leurs nutriments dans l'eau (Lepoint et al. 2002). Si la colonne d'eau est bien mélangée, les concentrations en nutriments seront élevées, ceci permettra la croissance du phytoplancton mais aussi des feuilles de *P. oceanica*, ce qui va se traduire par une forte PPB. Inversement, une eau stratifiée sera pauvre en nutriments. Les printemps caractérisés par des températures élevées et l'absence de tempête printanière, conditions favorisant une stratification précoce, seront caractérisés par de plus faibles valeurs de PPB. Pour les deux autres variables environnementales, la situation est plus contrastée. Pour les périodes de février à mars et de mai à août, les cumuls des heures d'insolation sont corrélés positivement avec la PPB, ce qui est logique : plus il y a de lumière disponible, plus la photosynthèse est efficace. Pour les deux mêmes périodes, nous avons une corrélation positive entre la température de l'eau de mer et la PPB, ceci s'explique par une augmentation de la photosynthèse avec la température. Par contre, pour le mois d'avril ces deux paramètres sont corrélés négativement avec la PPB. En effet, un fort ensoleillement et des températures élevées sont les conditions pour faire apparaître une stratification de la colonne d'eau.

#### 6.1.4 Quelle pourrait être l'origine du couplage entre la PPB et la RC ?

Quelle que soit l'échelle de temps (jours, saisons, année), la RC suit la PPB. Deux hypothèses peuvent être invoquées pour expliquer ce couplage. La première fait intervenir l'augmentation des besoins métaboliques de la plante avec l'augmentation de la photosynthèse. Ce couplage est très rapide (de l'ordre de la minute à quelques heures) puisqu'il se passe dans les cellules elles-mêmes. Une augmentation de la photosynthèse (et donc de la PPB) impliquerait une augmentation de la respiration autotrophe qui représente une part significative de la respiration communautaire. La seconde hypothèse fait intervenir les bactéries de l'écosystème et une partie des molécules produites pendant la photosynthèse, l'oxygène et le carbone organique dissous (COD). Cette réponse est plus lente (de l'heure à la dizaine d'heures).

Le mécanisme serait le suivant : lorsque la photosynthèse est intense, les plantes produisent non seulement de grandes quantités d'oxygène mais aussi du COD. Ces produits sont consommés, assimilés par les bactéries présentes dans l'écosystème. Avec l'augmentation de la photosynthèse, il y a une augmentation de la PPB, ce qui implique une augmentation de la production d'oxygène et de COD permettant d'alimenter le métabolisme des bactéries, ce qui augmente la respiration communautaire. Les bactéries impliquées dans la décomposition de la matière organique peuvent aussi bien se trouver en milieu oxique (canopée, colonne d'eau, sédiment superficiel) qu'en milieu anoxique (sédiment sub- superficiel). Les bactéries en milieu oxique ont un métabolisme plus rapide que les bactéries en milieu anoxique, et de plus, l'apport au sédiment de COD est fortement limité par la diffusion eau-sédiment. Lorsque les conditions ne sont pas favorables à la photosynthèse, le COD est en faible concentration, voire inexistant. Dans ces conditions, les bactéries ont la capacité de se mettre en latence. Ces deux hypothèses ne sont pas mutuellement exclusives, il est probable que ces deux phénomènes coexistent. L'importance de la respiration autotrophe (RA) par rapport la respiration hétérotrophe (RH) est encore sujette à débat (voir chapitre 5).

#### 6.1.5 Quel est le statut trophique de l'herbier à 10 m de fond ?

La PCN est étroitement couplée à la PPB et suit, d'une manière générale, la croissance de la canopée. La PCN est positive lorsque l'écosystème produit plus que ce qu'il ne consomme. Cet excédent de production peut soit être mis en réserve, soit être enfoui dans le sédiment ou encore exporté dans les écosystèmes adjacents. Ce phénomène d'exportation latéral sera particulièrement important en automne après la chute des feuilles. Les tempêtes automnales vont déplacer la biomasse accumulée dans la canopée pendant des mois. Une partie va se retrouver sur les plages pour former les « banquettes » tandis qu'une autre partie va être déplacée à une plus grande profondeur. Nous pouvons aussi remarquer que lorsque les tempêtes automnales sont présentes, nous avons une brève remontée de la PCN en septembre/octobre, alors que la canopée tend vers son minimum. Ceci est dû au développement d'algues sciaphiles sur les racines et rhizomes mais aussi directement sur le sédiment lui-même.

Dans la très grande majorité des cas ( $\approx 90\%$ ) la PCN est positive, ce qui veut dire que l'herbier à *P. oceanica* à 10 m de fond en Baie de Calvi est très largement autotrophe au niveau de la communauté. Ceci est corroboré par le fait qu'en moyenne annuelle l'eau au-dessus de la canopée est sursaturée en oxygène par rapport à l'atmosphère. Ceci n'est possible que si l'écosystème produit en moyenne un excédent d'oxygène et donc produit plus de matière organique que ce qu'il n'en consomme : c'est la définition même de l'autotrophie. Ces constats sont en accord avec les premières mesures de métabolisme à l'échelle de la communauté réalisées dans les années 1980 (Frankigoulle & Bouquegneau 1987) mais en opposition avec le travail de Velimirov et al. (2016) qui conclut que l'herbier de posidonie dans la baie de Calvi est hétérotrophe net. Cette contradiction provient très probablement d'une surestimation de la respiration bactérienne benthique par Velimirov et al. (2016) sur une couche sédimentaire oxique supposée de 100 mm alors que la couche oxique des sédiments côtiers n'est typiquement que de 2 mm (Holmer 2019).

### 6.1.6 Quelle est la contribution de la production et dissolution de $\text{CaCO}_3$ aux flux de carbone ?

Les incubations benthiques nous ont permis de suivre les variations journalières des flux des carbonates. Sur notre suivi nous avons globalement mesuré une dissolution de carbonates dans l'écosystème. Un apport extérieur de carbonates est nécessaire pour soutenir cette dissolution et celui-ci est assumé par la sédimentation des particules se trouvant dans la colonne d'eau. Les conditions thermodynamiques dans la colonne d'eau interdisent la dissolution des carbonates, et seule la précipitation y est possible. Ceci implique que la dissolution ne peut avoir lieu que dans le sédiment. Le suivi a fait apparaître que les nuits sont le théâtre de la seule dissolution des carbonates, alors que durant la journée nous pouvions avoir une dissolution ou une précipitation de carbonates. La précipitation dans la canopée est due aux épiphytes carbonées et le taux de calcification est positivement corrélé à la PPB.

Les phénomènes se déroulant dans le sédiment ne sont que peu dépendants du cycle jour/nuit. La dissolution dans le sédiment a donc lieu sans interruption. Celle-ci est sans doute reliée à la production de  $\text{CO}_2$  produit par la respiration aérobie dans une partie du sédiment aussi bien qu'à l'acidité produite par la sulfato-réduction dans une autre partie de ce même sédiment. Ceci explique pourquoi le taux de dissolution des carbonates augmente lorsque la respiration communautaire et la température augmentent.

Notre suivi a donc montré que l'écosystème à *P. oceanica* en Baie de Calvi à 10 m était le siège de trois principaux processus que sont la photosynthèse, la respiration et la précipitation/ dissolution des carbonates.

### 6.1.7 Établissement de bilan de masse de carbone organique et inorganique associé à l'herbier à 10 m de fond.

Avec ce qui précède, nous avons réalisé un bilan aussi bien en termes de carbone qu'en termes de  $\text{CO}_2$ , ce qui correspond au troisième objectif (Chapitre 5) de cette thèse (Fig : 6.3). Pour ce bilan, tous les flux ont été convertis en moles de C  $\text{m}^{-2} \text{an}^{-1}$ . Pour les flux exprimés en termes d'oxygène, nous avons utilisé des coefficients respiratoires et photosynthétiques unitaires, sur base de nos propres mesures lors d'incubations benthiques.

L'ensemble des flux de carbone organique et inorganique de l'herbier de posidonie à Calvi à – 10 m de profondeur représenté à la figure 6.3 est basé sur nos mesures de flux métaboliques dérivées des bilans d'oxygène mesurés sur le mouillage et des changements d'alcalinité totale obtenus lors des incubations benthiques réalisées dans des cloches, ainsi que de mesures indépendantes et de certains flux calculés par différence. La PCN benthique (biomasse foliaire de posidonie + épiphytes + exsudation de COD) est 39 fois supérieure à la PCN qui est enfouie dans le sédiment sous forme de racine et rhizomes, laissant supposer qu'à l'échelle annuelle la majeure partie de la PCN est exportée hors de l'herbier vers les écosystèmes adjacents. La PCN benthique totale (biomasse foliaire de posidonie + épiphytes + exsudation de COD + enfouissement sédimentaire) est 7 fois supérieure à la PCN phytoplanctonique mesurée dans la Baie de Calvi qui est vraisemblablement surestimée pour une profondeur totale de 10 m. En effet les valeurs de production phytoplanctonique données par Dauby (1985) sont le résultat d'une intégration sur la totalité de la couche photique de la Baie de Calvi. Cette couche photique est au minimum égale à 40 m (limite de l'herbier). Si la concentration en Chlorophylle *a* est constante dans la couche photique, cela veut dire que la production phytoplanctonique par  $\text{m}^2$  est 4 fois moins importante à 10 m qu'à 40 m.

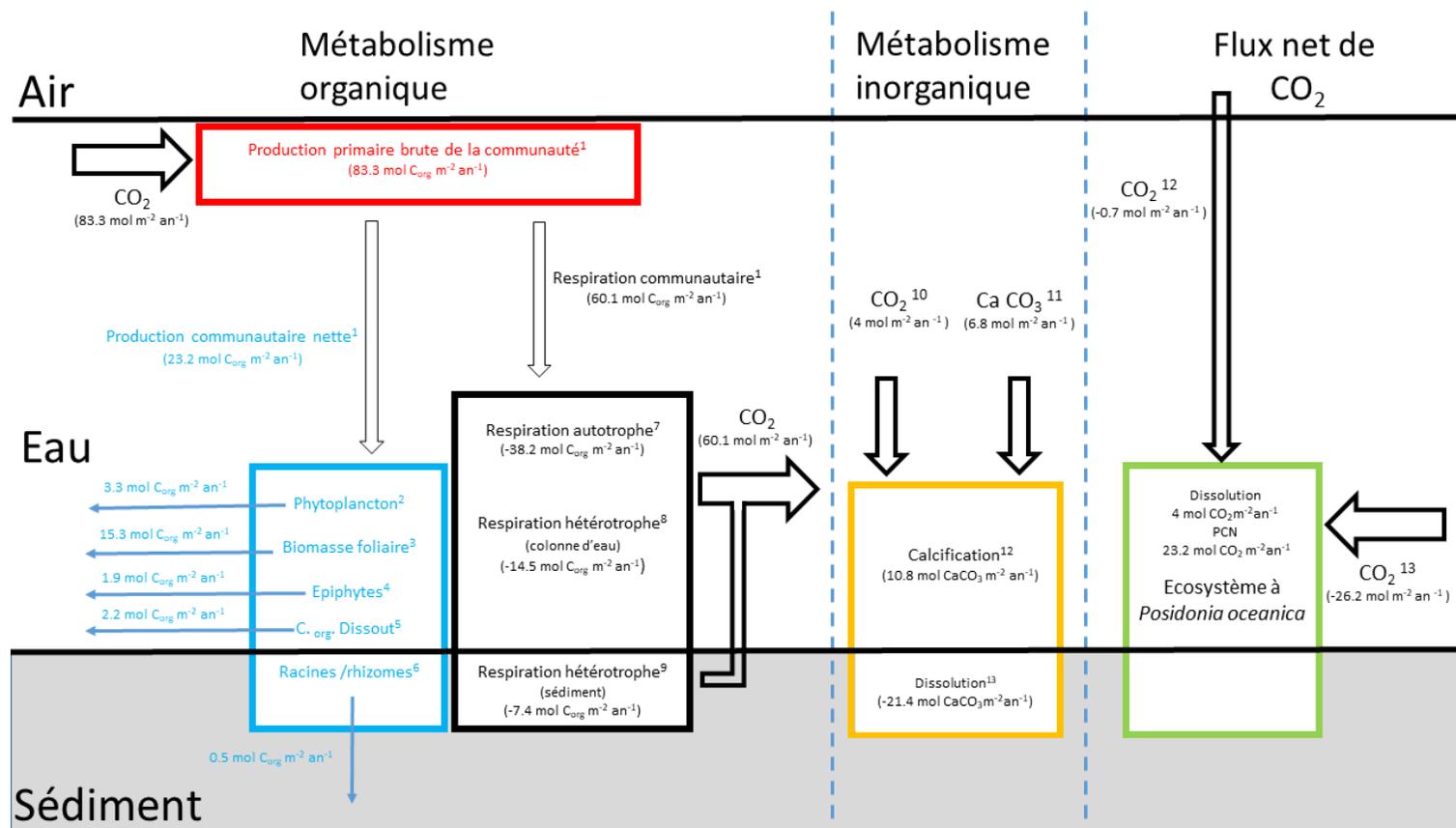
La respiration autotrophe pélagique est 2.6 fois supérieure à la respiration hétérotrophe pélagique ce qui laisse supposer que le couplage RC et PPB est en grande partie lié au couplage RA et PPB. La RA est de  $-43.2 \text{ mol de C m}^{-2} \text{an}^{-1}$  soit 71% de la PPB. Cette valeur est proche des  $57 \pm 6\%$  proposés par Duarte & Cebrián (1996) comme moyenne pour l'ensemble des phanérogames marines. Notre valeur légèrement plus élevée par rapport à celle proposée par Duarte & Cebrián (1996) pourrait être due à la contribution des algues épiphytes. Nous pouvons remarquer que la respiration se

produisant dans le sédiment (oxique et sulfato-réduction) ne représente que 14% de la respiration hétérotrophe et 4 % de la respiration communautaire. De plus, la sulfato-réduction ne représente que 29% de la respiration benthique.

Si on suppose que toute la RH pélagique est soutenue par une exsudation de COD, et que l'on y ajoute la PCN sous forme de COD, alors l'exsudation brute de COD est de  $16.7 \text{ mol C}_{\text{org}} \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  correspondant à 20% de la PPB. Le bilan de production nette fait apparaître un excédent de  $2.2 \text{ mol C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  que nous supposons être du carbone organique dissous (COD). Barrón & Duarte (2013) proposent une valeur de  $4.4 \text{ mol C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  pour le COD du même ordre de grandeur que la valeur que nous avons estimée. Par contre, les mêmes auteurs estiment que 71% du PCN seraient du COD. Pour notre part, seulement 10 % de la PCN serait du COD. La différence s'explique par la différence de PCN estimée. Selon nos estimations, la PCN moyenne s'élève à  $23.2 \text{ mol C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ , ce qui est bien supérieur à la PCN de  $6.2 \text{ mol C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  estimée par Barrón & Duarte (2013). Cette importante différence est probablement due à leur technique d'incubations benthiques, pour laquelle nous avons montré les possibles sous-estimations de la PPB et donc aussi de la PCN (Chapitre 3). Le COD excédentaire pourra être exporté vers les écosystèmes adjacents. Si nous considérons que la matière organique utilisée par les micro-hétérotrophes se fait via le COD nous avons une production de  $24.1 \text{ moles de COD m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  soit 29% de la PPB. Nous pouvons aussi remarquer que 66% de la PCN se trouvent sous la forme de biomasse foliaire exportée et que seulement 2% de cette même PCN correspondent au carbone organique enfoui sous forme de racine et rhizome. Sur base d'une synthèse de données dans différents herbiers, Pergent et al. (2014) proposent une fonction permettant de calculer la production annuelle primaire nette de feuilles, rhizomes et écailles de posidonie (en gramme de carbone) en fonction de la profondeur. En utilisant cette fonction pour 10 mètres de profondeur et exprimé en moles, nous trouvons  $11.7 \text{ moles de C an}^{-1} \text{ m}^{-2}$  cette valeur est très proche de notre bilan qui s'établit à  $15.8 \text{ moles de C an}^{-1} \text{ m}^{-2}$ .

Les variations de flux d'alcalinité dans les incubations benthiques font apparaître une dissolution benthique nette de  $\text{CaCO}_3$  à raison de  $6.8 \text{ moles de Ca CO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ . Cette dissolution nette est soutenue par un apport équivalent de carbonate provenant de la sédimentation de particules carbonatées (Dauby et al.1995). Les changements d'alcalinité totale (de jour et de nuit) apparus lors des incubations nous ont permis de calculer un flux de calcification (CAL) et de dissolution (DIS) sur base annuelle de respectivement  $10.8$  et  $-21.4 \text{ moles de Ca CO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  ce qui donne une dissolution nette de  $10.4 \text{ moles de Ca CO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ , valeur pas très différente des  $6.8 \text{ moles de Ca CO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  déterminées précédemment. L'apport extérieur de carbonates correspond à 39% de la dissolution. Dans les conditions, de pH et d'alcalinité carbonatée de l'eau de mer, la dissolution de  $6.8 \text{ moles de Ca CO}_3 \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  correspond à un puits de  $4 \text{ moles de CO}_2$  (Frankignoulle et al. 1994). La dissolution nette de  $\text{CaCO}_3$  contribue à 15% du flux de  $\text{CO}_2$  qui est donc largement dû aux métabolismes organiques.

La PCN consomme  $23 \text{ moles de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  auxquels nous pouvons ajouter la consommation de  $4 \text{ moles de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$  due à la dissolution nette des carbonates, ce qui donne une consommation totale de  $27 \text{ moles de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ : l'écosystème à *P. oceanica* à - 10 m en Baie de Calvi est donc un puits de  $\text{CO}_2$ . Le flux net de  $\text{CO}_2$  a été déterminé grâce à des mesures en continu de la  $\text{pCO}_2$  à 5m au-dessus de l'herbier sur une période de un an (de août 2006 à août 2007). Ces mesures couplées avec des mesures de température de la colonne d'eau et de vitesse du vent ont permis de calculer le flux de  $\text{CO}_2$  entre l'atmosphère et la colonne d'eau. La communauté à *P. oceanica* est un puits de  $\text{CO}_2$  provenant de l'atmosphère à hauteur de  $-0.7 \text{ mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ . Comme le flux total de  $\text{CO}_2$ , prenant en compte les métabolismes organique et inorganique, est de  $-27 \text{ mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ , le flux de  $\text{CO}_2$  provenant de la colonne d'eau s'établit à  $-26.3 \text{ mol de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ . Nous pouvons donc affirmer que 97% du  $\text{CO}_2$  nécessaires pour soutenir les métabolismes de l'herbier sont fournis par les écosystèmes adjacents



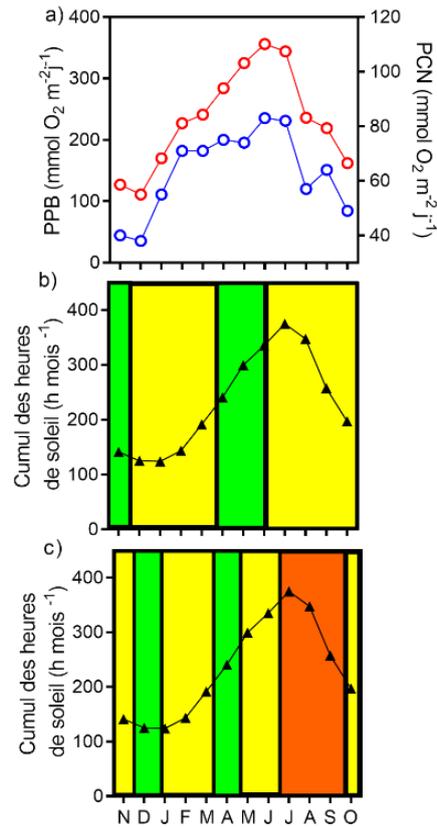
**Figure 6.3:** Bilan des métabolismes de carbone organique et inorganique pour un suivi de 12 ans en baie de Calvi au-dessus d'un écosystème à *P. oceanica* par 10 m de fond. Les flux ont été estimés de la manière suivante : 1PCN par bilan de masse d'oxygène en eau ouverte (mesurés avec des optodes) au cours de cette étude. 2 Dauby, 1985. 3 Bay, (1984). 4 Velimirov et al 2016. 5 par différence (COD= PCN-phytoplancton-biomasse foliaire-racines/rhizomes). 6 Bay (1984), Ricart et al 2017 ; 7 par calcul (RA= RC- RH). 8 Velimirov et al, (2016). 9 Holmer (2004) et Gacia et al. (2012) pour la sulfato-réduction (-0.7 mol C<sub>org</sub> m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>) et Velimirov et al. (2016) pour la respiration oxygène dans le sédiment ré-intégrée sur une couche oxygène de 5 mm (-1.7 mol C<sub>org</sub> m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>). 10 Frankignoulle et al. (1994). 11, 12 et 13 Flux d'alcalinité, incubation benthique cette étude. 14 calculé d'après les mesures directes de la pCO<sub>2</sub> au cours de cette étude. 15 par différence (Flux CO<sub>2</sub> provenant de la colonne d'eau = flux nécessaire pour soutenir les métabolismes de la communauté – flux CO<sub>2</sub> venant de l'atmosphère).

### 6.1.8 Quel pourrait être le devenir de l'herbier à *P. oceanica* dans le cadre des changements climatiques ?

Le suivi à haute fréquence de l'herbier sur une période de douze ans nous a permis de suivre les flux métaboliques lors d'évènements inhabituels voire extrêmes (chapitre 4), comme des fortes vagues de chaleur en été, des périodes de stratification précoces dues à des automnes et des hivers chauds et sans forte tempête, ... D'après les prévisions pour les prochaines décennies ces conditions, aujourd'hui exceptionnelles, risquent de devenir la norme. Nous avons montré que la PPB dépendait fondamentalement de 3 paramètres environnementaux et de la présence de tempêtes en septembre/octobre. Quelles sont les prévisions, à moyen terme (2100), pour la Mer Méditerranée occidentale ? Tous les modèles climatiques prévoient une diminution des épisodes tempétueux dans ce bassin pour la période de septembre à février (e.g. Giorgi & Lionello 2008). Cette diminution est liée à l'augmentation probable de l'indice NAO (en français oscillation nord-atlantique).

En ce qui concerne la hausse de la température de l'eau dans le bassin nord-ouest méditerranéen, Giorgi & Lionello 2008 proposent, pour toutes les saisons, une augmentation de l'ordre de 3°C entre la période 1961/1990 et 2071/2100. Les implications pour l'écosystème à *P. oceanica* et les écosystèmes connexes pourraient être très importantes (voir fig 6.4). La raréfaction des tempêtes est synonyme de non transfert de biomasse vers les autres écosystèmes et de non développement de la flore sciaphile au début de l'automne. L'absence des tempêtes en automne et en hiver associée à une augmentation de la température de surface de l'eau de mer sont des facteurs favorisant la stratification de la colonne et donc la raréfaction des nutriments disponibles pour l'écosystème. *P. oceanica* est capable de survivre dans une large gamme de températures avec un minimum de 9°C et un maximum de 29°C. Par contre, son optimum est beaucoup plus étroit et ne s'étend que de 17 à 20 °C (Boudouresque & Meinesz 1982). Sur les 12 ans de cette étude, les moyennes mensuelles de températures optimales pour *P. oceanica* se trouvent être les mois de mai et juin. Ces mois correspondent à un fort ensoleillement. Nous avons la conjonction de deux facteurs, la température et l'intensité lumineuse, tous deux favorables à la PPB. Avec une augmentation de 3°C, les températures pour l'optimum de *P. oceanica* seraient atteintes fin mars-début avril alors que l'insolation est loin d'être optimale. La zone de confort de *P. oceanica* est comprise entre 13 et 24 °C. Avec une augmentation de 3°C de la température de l'eau de surface, les températures moyennes pour les mois de juillet, août et septembre seraient respectivement de 26, 27 et 26 °C cela implique que celles-ci seraient 3 mois sur 12 supérieures à la zone de confort. De plus, il est vraisemblable qu'il y ait des périodes où la température dépasserait les valeurs de 28°C à 29°C, valeurs pour lesquelles la mortalité des pousses est notable. Pour terminer, l'épiphytisme sur *P. oceanica* des mois d'été est dominé par des espèces du groupe Ceramiales qui sont des macrophytes filamenteux. Ces épiphytes entrent en compétition avec *P. oceanica* aussi bien pour la lumière que pour les nutriments. Une augmentation de la température impliquera certainement une apparition plus précoce de ces algues et donc une compétition plus importante pour les nutriments de la colonne d'eau.

L'année 2006-2007 pourrait être l'archétype de l'année « normale » du futur. L'automne et l'hiver 2006/2007 ont été caractérisés par leur douceur et l'absence de tempête. En février/ mars, habituellement les mois les plus froids, la température de l'eau au niveau de la canopée n'est pas descendue en-dessous de 14.3°C soit plus d'1 degré de plus que la normale déterminée sur 12 ans de suivi. De même jusqu'en juin/juillet la température de l'eau est restée de près d'un degré supérieure à la moyenne.

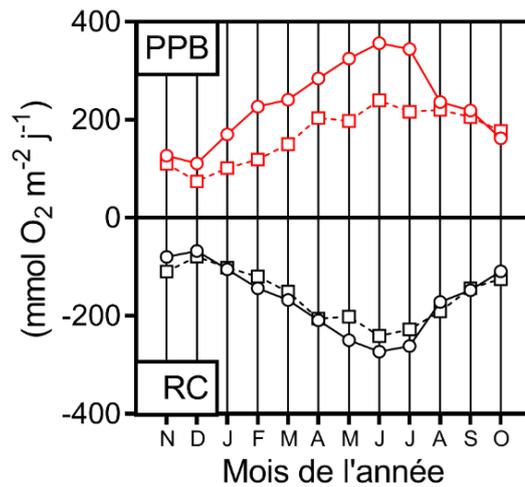


**Figure 6.4** : Climatologies mensuelles des PPB, PCN (a) et cumul des heures de soleil (b) réalisées sur 12 ans de suivi en Baie de Calvi. Sur le panneau a la PPB (ronds rouges) axe de gauche et PCN (ronds bleus) axe de droite. Les triangles noirs représentent les heures cumulées d'insolation b) et c). Sur le panneau b se trouvent des zones de températures déterminées actuellement alors que sur le panneau c, il s'agit des prévisions pour 2100. Les zones vertes correspondent aux périodes pour lesquelles la température est optimale (17 à 20 °C), les zones jaunes correspondent aux périodes pour lesquelles la température est confortable (13 à 24 °C) et en rouge correspondent aux périodes de stress thermique pour *P. oceanica*.

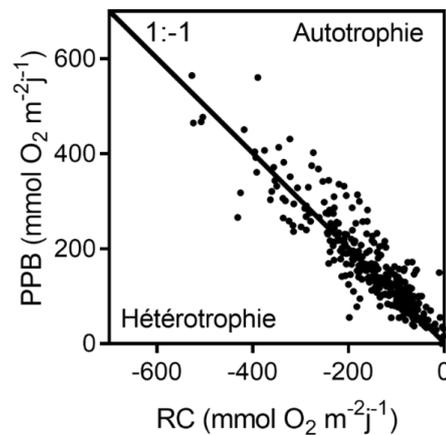
Le tableau 6.1 reprend les valeurs des flux sur base annuelle pour l'année 2007 comparées aux mêmes valeurs de flux pour la climatologie. Nous pouvons voir que tous les flux métaboliques sont en baisse ; cette baisse est même de 83% pour la PCN par rapport à une année moyenne. Ceci implique que l'exportation d'oxygène et de matière organique pour les écosystèmes adjacents cette année-là a été drastiquement plus faible.

**Tableau 6.1**: Comparaison entre les flux métaboliques moyens obtenus sur la période de 2007 à 2018 et les mêmes flux pour l'année 2007. Les flux sont exprimés en mol d'CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>

	Moyenne	2007	%
PPB	83.3	61.4	-26
RC	-60.1	-57.8	-4
PCN	23.2	3.9	-83



**Figure 6.5:** Moyennes mensuelles des flux de production primaire brute (en rouge) et de respirations communautaires (en noir) journalières. Les ronds représentent les moyennes pour chaque mois sur une période de 12 ans (2006 à 2018). Les carrés représentent les moyennes mensuelles des flux pour l'année 2007.



**Figure 6.6:** Flux de la production primaire brute et de respiration communautaire pour 2007 ( $n=306$ ). La ligne continue représente la situation d'équilibre.

La figure 6.5 montre les moyennes mensuelles des flux de production primaire et de respiration communautaire journalière pour l'année 2007 comparée à la climatologie réalisée en faisant les moyennes des flux pour chaque année sur la période qui s'étend de novembre 2006 à octobre 2018. Nous pouvons remarquer que les valeurs de PPB pour 2007 sont toujours en-dessous des valeurs correspondantes de la climatologie. Les faibles valeurs de PPB sont très certainement le résultat des conditions climatiques ayant entraîné une stratification précoce de la colonne d'eau. Ce n'est qu'avec les premières tempêtes du début septembre 2007 que l'on retrouve des valeurs comparables aux moyennes calculées dans la climatologie. La figure 6.6 montre les flux de PPB et de RC pour les 306 cycles de 24 heures utilisables pour 2007. On peut calculer que pour cette année l'écosystème a été hétérotrophe sur 41% des cycles. Malgré cela, l'écosystème est resté autotrophe.

## 6.2 Perspectives

Après 12 ans de suivi, les perspectives suivantes peuvent être considérées. Nous pouvons imaginer l'utilisation de mouillages munis d'optodes pour suivre le métabolisme de l'écosystème à *P. oceanica* à plusieurs profondeurs. Un ensemble de phénomènes se déroulant sur 10 m de fond risque d'être fort différent, voire absent, avec l'augmentation de profondeur. D'un autre côté, l'augmentation de la hauteur de la colonne d'eau devrait impliquer une plus grande participation de celle-ci à la production primaire.

La diminution de l'intensité lumineuse arrivant sur le benthos est à prendre en compte. Avec l'augmentation de la profondeur il y a également une diminution de l'hydrodynamisme. A - 10 m de fond, les tempêtes permettent d'exporter la quasi-totalité des feuilles tombées en automne (Pergent et al. 1997). Par contre, il n'est pas sûr que cela ne se produise de la même manière à une profondeur plus importante. Cette diminution ou absence d'exportation des feuilles tombées doit influencer sur la dynamique de l'herbier. Il nous paraît donc justifié de faire un état des lieux car les conditions changent avec la profondeur. En Baie de Calvi, la colonne d'eau au-dessus de 10 m de fond est très majoritairement bien mélangée ; cependant, pour des profondeurs plus importantes, il y a présence d'une thermocline saisonnière. Il n'est pas imaginable que l'apparition d'une thermocline plus précoce ne soit pas bénéfique pour l'herbier se trouvant en profondeur. Les conditions d'apparition d'une thermocline sont : une hausse de température et un temps calme, or avec de telles conditions, la lumière peut pénétrer plus facilement, cela pourrait par conséquent, avoir un impact positif pour les limites inférieures de l'herbier.

Pour le bilan à - 10 m de fond de la PCN, nous avons estimé que la quasi-totalité des feuilles de *P. oceanica* étaient exportées ; de ce fait nous pensons qu'il n'en reste qu'une faible fraction dans le sédiment. Pour des profondeurs plus importantes, non seulement les feuilles ont toutes les chances d'être moins ou pas exportées, mais de plus il doit y avoir une accumulation de litière provenant des zones moins profondes. Dans ces conditions, il semble clair qu'une partie plus importante des feuilles doit se retrouver stockée dans le sédiment avec les racines et rhizomes. Il pourrait être intéressant de quantifier ce stockage en fonction de la profondeur. La densité de l'herbier diminue lorsque la profondeur augmente, des parties de sédiment deviennent visibles entre les pousses, ce qui permet à certaines algues d'avoir accès à la lumière. La proportion des épiphytes hétérotrophes par rapport aux épiphytes autotrophes des feuilles de *P. oceanica* évolue avec la profondeur (Lepoint et al. 1999), ce qui devrait avoir une incidence sur la dissolution/précipitation des carbonates. L'ensemble de ces considérations nous pousse à dire qu'il pourrait être important de faire le même type d'étude sur l'ensemble de l'herbier. Le passage de 10 m à 20 et/ou 30 m de fond n'est pas aussi simple que cela ne le semble. Avec la profondeur, deux phénomènes vont se conjuguer pour diminuer le signal : la plus faible productivité de l'herbier mais aussi la dilution dans la colonne d'eau. La thermocline agit comme une frontière pour le signal d'oxygène provenant du benthos, et ceci implique de pouvoir déterminer la présence et la position de celle-ci au cours du temps.

La Baie de Calvi comporte différents écosystèmes, et il pourrait être possible de suivre ceux-ci soit avec des mouillages munis d'optodes ou par incubation discrète lorsque le suivi à haute fréquence n'est pas possible. La connaissance du fonctionnement des principales composantes de la baie pourrait permettre de suivre l'évolution de la baie dans son ensemble. Il devrait être possible alors de faire un suivi de la Baie de Calvi en couplant à une courantologie des mesures d'oxygène, de pH, d'alcalinité totale et les paramètres environnementaux aux frontières de la baie. Ce suivi permettrait non seulement de suivre l'état de « santé » immédiat de la baie mais aussi de se faire une idée de comment les choses pourraient se passer par rapport aux changements climatiques.

# Annexe

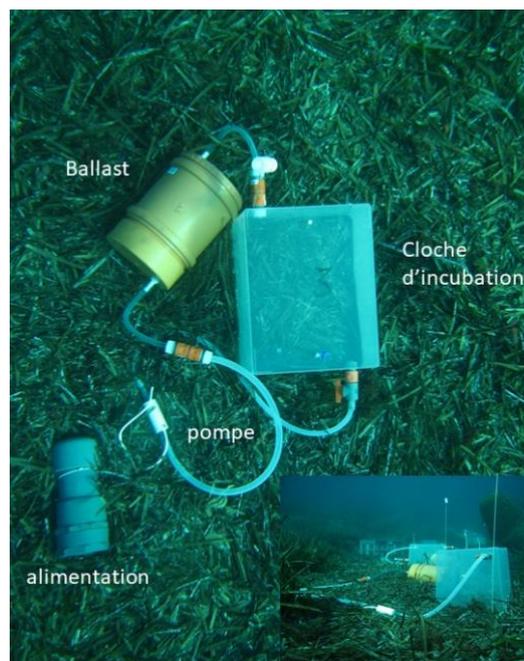
Flux métaboliques dans la litière de *Posidonia oceanica* et macroalgues épilithiques

## Annexe - Flux métaboliques dans la litière de *Posidonia oceanica* et macroalgues épilithiques

Nous présentons ici les résultats préliminaires et non-publiés provenant de mesures métaboliques à environ 8m de fond dérivées d'incubations benthiques sur deux systèmes annexes à l'herbier de *P. oceanica* présent dans la Baie de Calvi: la litière de *P. oceanica* (nécromasse) et les macroalgues épilithiques.

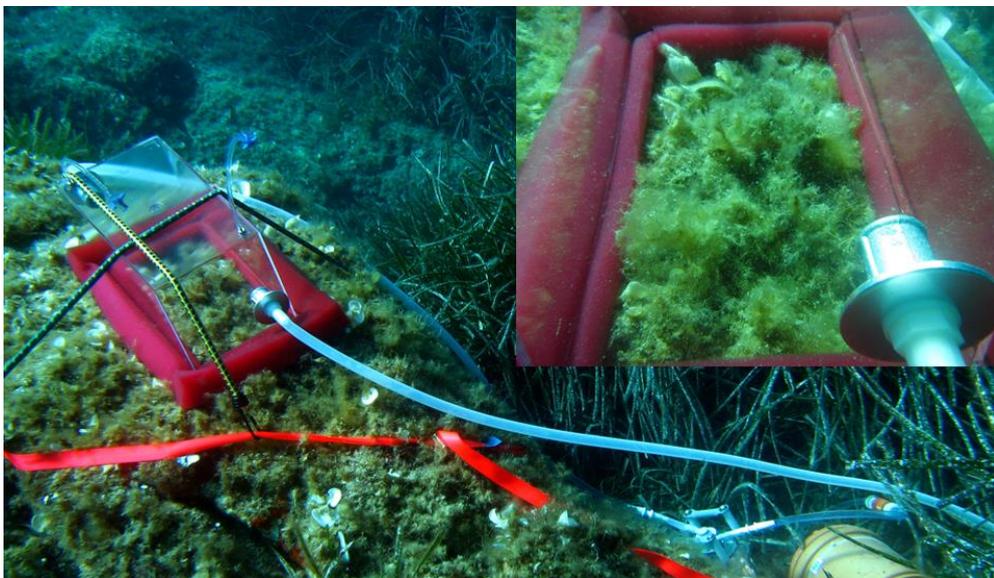
### A.1 Méthodes

Les incubations sur la nécromasse ont été réalisées sur une tache de sable se trouvant juste à la sortie du port de la STARESO (42°34'48"N, 8°43'29" E). Cet emplacement a l'avantage d'agir comme un piège à litière, il est donc recouvert d'une quantité variable de nécromasse durant la plus grande partie de l'année. Pour les incubations benthiques sur la nécromasse (Fig. A-1), nous avons utilisé une cloche en polypropylène, une pompe en ligne et un cylindre de polychlorure de vinyle (ballast) le tout interconnecté par des tuyaux en silicone. La capacité totale moyenne du montage était environ de 60 L pour une surface de 0.13 m<sup>2</sup>. Nous avons placé un oxymètre (optode) dans chaque ballast, permettant le suivi à haute résolution (toutes les 5 minutes) de la saturation en oxygène et de la température. Des capteurs de lumière HOBO (Temperature/Light Data Logger Hobo Pendant) ont été installés à 2 m de distance des cloches et enregistraient les valeurs d'intensités lumineuses toutes les 5 minutes. Les valeurs instantanées (lx) ont été ensuite intégrées sur 24 h pour être finalement converties en énergie par mètre carré et par jour (kJ m<sup>-2</sup>j<sup>-1</sup>) en utilisant le facteur de conversion : 1 W m<sup>-2</sup> correspondant à 683 lux ( $\lambda = 555$  nm). Les cloches étaient installées pour 24 heures au lever du jour. Des prélèvements d'eau ont été réalisés en début d'incubation (T0), au coucher du soleil (T1) et le lendemain au lever du soleil (T2). Les prélèvements en T0 ont été réalisés 10 minutes après l'installation de la cloche, cette attente avait pour but de permettre l'homogénéisation dans la totalité du volume. En vue de calibrer les mesures de saturation effectuées par les optodes nous avons mesuré l'oxygène dissous en T0, T1 et T2 (Winkler). A la fin des incubations, les nécromasses présentes dans chaque cloche ont été récoltées individuellement pour être triées, séchées et pesées. Ce dernier travail a été réalisé par le seul docteur Gilles Lepoint.



**Figure A-1** : Dispositif utilisé pour réaliser les incubations benthiques sur de la litière.

Les incubations sur des algues épilithiques ont été réalisées sur des rochers près de la STARESO (42°34'43''N, 8° 43' 30''E). Exception faite de la cloche elle-même, le dispositif et protocole sont en tous points identiques à ceux utilisés pour les incubations benthiques sur la litière. Il s'agit d'une cloche en polycarbonate, matériau qui est transparent à la lumière visible (Fig. A-2). Cette cloche a une surface utile de 0.04 m<sup>2</sup>. L'ensemble du dispositif a une capacité totale de 19.5 litres. L'installation était réalisée grâce à des élastiques accrochés à des sangles préalablement fixées sur le rocher. L'étanchéité était assurée par de la mousse de polyéthylène à cellules fermées compressée sur le rocher par la pression exercée par la cloche. L'étanchéité du montage a été vérifiée par injection de fluorescéine. En fin d'incubation, la totalité des algues présentes a été récoltée pour être ensuite lavée à l'eau douce et séchée jusqu'à poids sec (60 °C). Les espèces d'algues n'ont pas été identifiées lors des incubations car l'objectif du travail était de déterminer les flux métaboliques du « compartiment macroalgues » dans son ensemble plutôt qu'au niveau de l'espèce. Sur base d'observations personnelles confirmées par des observations indépendantes (Sirjacobs et al. 2019), les espèces les plus communes à cette profondeur et à cet endroit sont *Halopteris scoparia*, *Cystoseira brachycarpa*, *Padina pavonica*, *Dictyota dichotoma*.



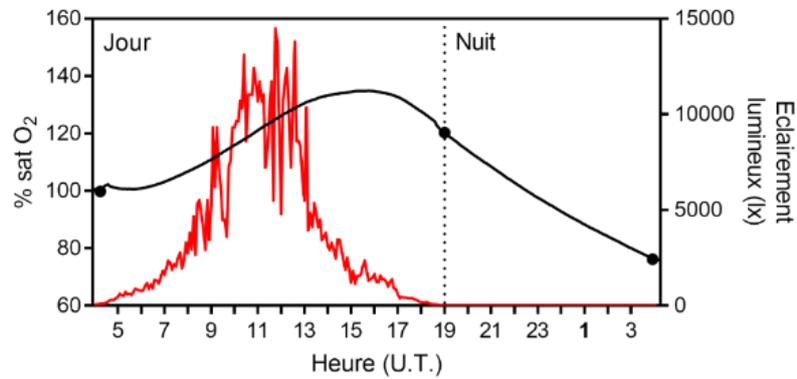
**Figure A-2** : Dispositif utilisé pour réaliser les incubations sur les rochers. Remarquez dans l'insert la mousse en polyéthylène à cellules fermées permettant d'étanchéifier le montage.

## A.2 Résultats et discussion

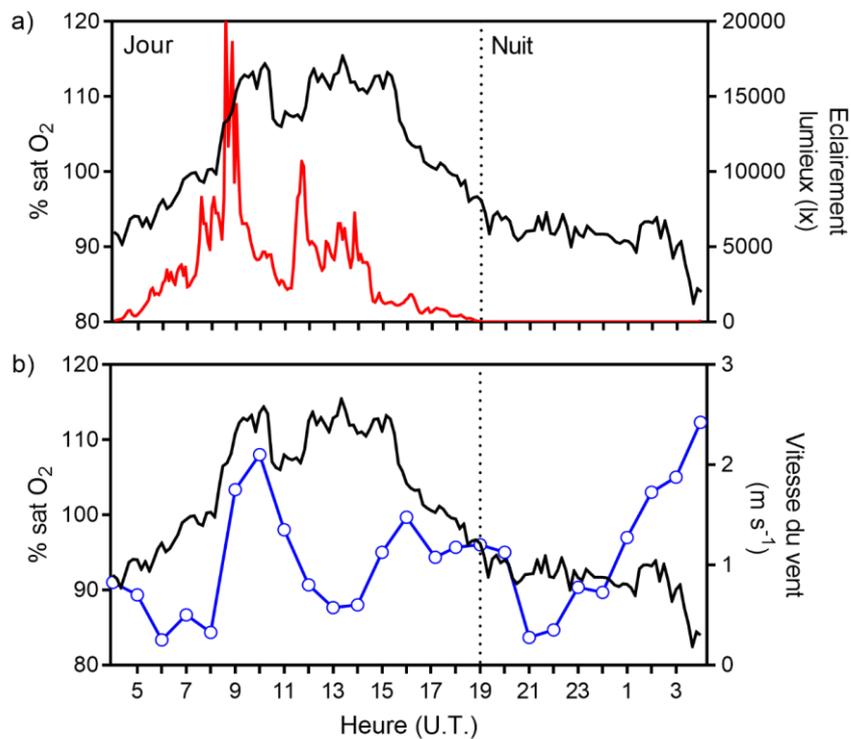
### A.2.1 Algues épilithiques

La Figure A-3 montre un exemple de courbe de variation de saturation en oxygène obtenu lors d'une incubation sur les algues épilithiques. Nous pouvons remarquer que nous avons une variation classique de la saturation en oxygène. En partant de 100% de saturation au début du cycle nous avons une sursaturation durant la photopériode due à la photosynthèse (130 %) suivie d'une diminution de la saturation pendant la nuit pour arriver à une sous saturation en fin de cycle avec moins de 80%. Ceci implique que le système est hétérotrophe. Suite à ce résultat inattendu, et pour vérifier qu'il ne s'agissait pas d'un biais expérimental, nous avons déployé une optode, deux jours plus tard, en eau libre (à 0.5m du fond) au-dessus d'une surface rocheuse recouverte d'algues épilithiques. Il s'agit d'une cuvette se trouvant à -7 m et qui possède une surface d'environ 20 m<sup>2</sup> entourée de rochers de 2 à 3 m de hauts. Cette configuration la protégeait en partie de l'influence directe de l'herbier de posidonie. Les rochers qui entourent cette cuvette sont eux-mêmes recouverts d'algues épilithiques. Les résultats de cette expérience sont présentés sur la Figure A- 4a. Nous pouvons voir que les énergies lumineuses

reçues dans les deux cycles sont semblable puisque nous avons  $257$  et  $275 \text{ kJ m}^{-2}\text{j}$  pour respectivement le cycle de l'incubation et pour celui dans l'eau libre, ceci permet la comparaison entre les deux cycles.



**Figure A-3** : Exemple de suivi de la saturation en oxygène (courbe noir) dans une cloche d'incubation sur des algues épilithyques en Baie de Calvi à 8m de fond le 31 mai 2010. Les points noirs sont des mesures de saturations effectuées grâce aux prélèvements directement dans la cloche. La courbe en rouge correspond à des mesures instantanées d'éclairement lumineux (axe de droite).



**Figure A-4** : Suivi de la saturation en oxygène (courbe noir, axe de gauche) en eau libre dans une cuvette recouverte d'algues épilithyques en Baie de Calvi par -7 m de fond le 2 juin 2010. La courbe en rouge sur la Figure A-4a correspond aux mesures instantanées d'éclairement lumineux (axe de droite). La courbe bleu sur la Figure A-4b (axe de droite) présente les vitesses moyennes horaires du vent cette même nuit.

Pour le cycle en eau libre, nous pouvons voir un fonctionnement similaire à celui qui se déroule dans la cloche d'incubation. Les amplitudes sont plus réduites dans l'eau libre car il est vraisemblable d'imaginer que le signal se dilue dans la colonne d'eau. Dans l'eau libre, la saturation en oxygène diminue de 92 à 84 % sur 24 heures, l'écosystème a donc été hétérotrophe ce jour-là tout comme dans la cloche d'incubation. Nous pouvons aussi remarquer sur la Figure A-4a que la courbe est plus bruitée que la courbe provenant de l'incubation sur les algues. Alors que nous sommes en pleine nuit nous avons des remontées de la saturation en oxygène dont une est particulièrement notable : aux environs de 1 h 30 du matin on est passés de 89 à 93 % de saturation en 10 minutes. Pour rappel la précision des optodes est inférieure à 1% (Champenois et Borges 2012). La figure A-4b montre les variations de la vitesse du vent. Il faut remarquer que la première partie de la nuit a été assez calme avec une vitesse moyenne de vent inférieure à  $1 \text{ m s}^{-1}$  jusque 1 heure du matin. Ensuite le vent se renforce de manière continue et passe à des valeurs autour de  $2 \text{ m s}^{-1}$ . Nous pouvons proposer les deux hypothèses suivantes pour expliquer cela.

- à cette époque la colonne d'eau au-dessus de l'herbier voisine est au minimum saturée en oxygène, il est donc imaginable que cela soit de l'eau saturée en oxygène provenant de l'herbier qui soit à l'origine de ces augmentations de la saturation de la colonne d'eau au-dessus des algues. Il s'agirait d'arrivée d'eau extérieure provenant par advection à l'occasion de petit coup de vent.

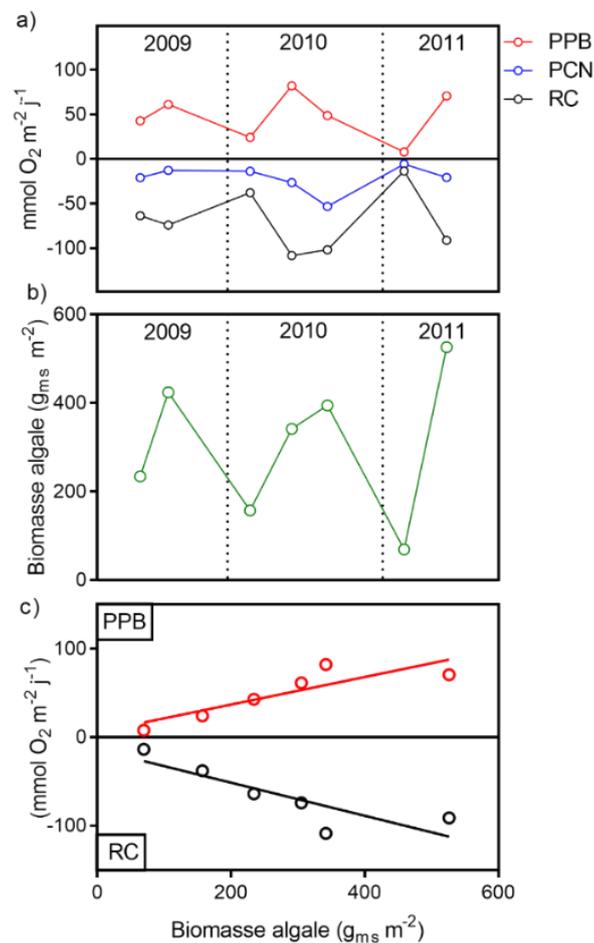
- comme nous sommes à faible profondeur dans la zone de mélange, la colonne d'eau tend à l'homogénéité. Pendant la nuit la respiration a lieu sur le benthos, il y a donc tout lieu de penser qu'il existe un gradient d'oxygène entre le bas et le haut de la colonne d'eau. Étant dans la couche de mélange, l'apparition de petits coups de vent pourrait entraîner l'homogénéisation et donc le retour de couches superficielles plus oxygénées en profondeur. Nous présentons sur la Figure A-5a les flux métaboliques (PPB, RC et PCN) obtenus grâce à 7 incubations sur les algues épilithiques réparties sur deux années, en relation avec la densité d'algue. Ces incubations ont eu lieu les 10/06/2009, 15/08/2009, 23/02/2010, 01/06/2010, 24/08/2010, 20/02/2011 et 31/05/2011 (voir Tab. A-1). Nous pouvons remarquer que la PPB et la RC suivent assez bien la variation de la densité d'algue (voir Fig. A 5a et A-5b). Ceci est corroboré par le fait que les coefficients de détermination pour des régressions linéaires entre ces deux flux et la masse d'algue présente dans la cloche sont de 0.75 ( $p = .0252$ ) pour la PPB et 0.73 ( $p = 0.030$ ) pour RC (voir Fig. A-5c). Les dynamiques de la PPB et de la RC semblent logiquement dépendantes de la biomasse algale et donc de la photosynthèse, de plus les deux flux sont fortement corrélés, puisque nous avons un coefficient de détermination pour une régression linéaire entre ces deux flux de 0.75 ( $p < 0.0029$ ). La Figure A-6 montre que les valeurs de flux mesurées le 24/08/2010 sont clairement divergentes. Il est très probable des macro-hétérotrophes se trouvant parmi les algues nous aient échappé lors de l'installation de la cloche, ce qui aurait provoqué une très forte diminution de la saturation en oxygène pendant la nuit (45%). Nous considérons donc cette manipulation comme entachée d'un biais. En l'excluant nous obtenons des corrélations significatives entre la PCN et la RC ( $R^2 = 0.77$  et  $p = 0.021$ ) et entre la même PCN et la PPB ( $R^2 = 0.66$  et  $p = 0.048$ ). De même en retirant les valeurs de l'incubation considérée comme biaisée de l'ensemble des résultats la corrélation entre la PPB et la RC apparaît plus importante ( $R^2 = 0.98$  et  $p < 0.0001$ ).

**Tableau A-1** : Ensemble des résultats pour les incubations sur de la nécromasse et des algues épilithiques en Baie de Calvi. Les incubations se sont déroulées à -8 m de fond dans les deux cas. Les flux métaboliques sont exprimés en  $\text{mmol d'O}_2, \text{m}^{-2} \text{j}^{-1}$  tandis que les biomasses sont exprimées en grammes de matière sèche par  $\text{m}^2$ .

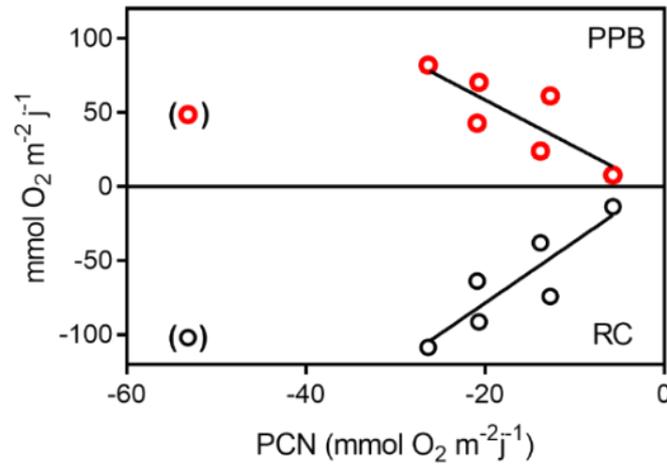
Date	PCN	RC	PPB	
<b>Litière</b>				<b>Nécromasse</b>
04/03/2009	-9.9	-67.3	57.4	-
02/06/2009	-21.2	-112.8	91.6	109.4
19/08/2009	-46.8	-95.7	48.9	150.7
11/11/2009	-21.4	-27.2	5.7	147.0
16/02/2010	-17.1	-33.9	16.8	65.8
04/06/2010	-15.9	-101.3	85.4	-
20/08/2010	-35.0	-93.2	58.2	331.2
05/11/2010	-22.9	-84.9	62.0	293.8
<b>Algues épilithiques</b>				<b>Biomasse Algale</b>
10/06/2009	-20.9	-63.8	42.9	234.2
15/08/2009	-12.7	-74.0	61.3	305.1
23/02/2010	-13.8	-38.0	24.2	157.2
01/06/2010	-26.3	-108.5	82.2	342.0
24/08/2010	-53.2	-101.9	48.7	394.6
20/02/2011	-5.7	-13.6	7.8	69.4
31/05/2011	-20.7	-91.2	70.6	526.0

Nous pouvons voir que la PCN est négative dans tous les cas ce qui signifie que, de manière surprenante, le système est hétérotrophe au niveau de la communauté. Cette hétérotrophie pourrait être soutenue par de l'oxygène et de la matière organique dissoute (MOD) provenant de l'herbier à *P. oceanica* voisin mais aussi par la « pluie » sédimentaire provenant de la colonne d'eau. Le bilan de masse de carbone développé au chapitre 5, montre que  $2.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ , soit 14 % de la PPN foliaire de la posidonie, sont exportés sous forme de MOD hors de l'herbier de posidonie, et qui seraient ainsi disponibles pour soutenir l'hétérotrophie des macroalgues. Nous pouvons voir que la PCN est négative dans tous les cas ce qui signifie que, de manière surprenante, le système est hétérotrophe au niveau de la communauté. Cette hétérotrophie pourrait être soutenue par de l'oxygène et de la matière organique dissoute (MOD) provenant de l'herbier à *P. oceanica* voisin mais aussi par la « pluie » sédimentaire provenant de la colonne d'eau. Le bilan de masse de carbone développé au chapitre 5,

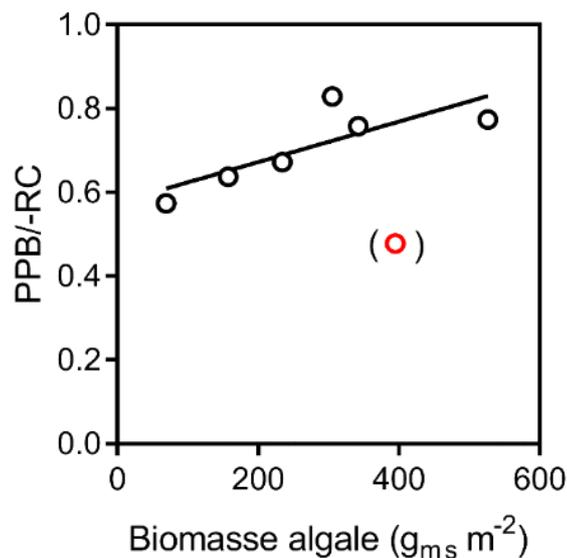
monter que  $2.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ J}^{-1}$ , soit 14 % de la PPN foliaire de la posidonie, sont exporté sous forme de MOD hors de l'herbier de posidonie, et qui seraient ainsi disponibles pour soutenir l'hétérotrophie des macroalgues. De plus, Dauby et al. (1995) ont montré que près de 90% de la masse des particules qui se déposaient dans des pièges à sédiment déployés au-dessus d'un herbier à *P. oceanica* provenaient de la remise en suspension de particules originaires de l'herbier. Or, les macro-algues semblent être efficaces à piéger des particules de la colonne d'eau, comme montré pour la caulerpe par Hendriks et al. (2010). Par ailleurs, selon une étude dans un système à caulerpe associé à un herbier de posidonie, le métabolisme net ne serait pas autotrophe mais à l'équilibre (PPB = RC) (Ruiz-Halpern et al. 2014). D'après nos incubations avec les macro-algues, le rapport PPB :-CR (communément appelé rapport P:R dans la littérature) était positivement corrélé à la biomasse des algues (en excluant le point du 24/08/2010 pour les raisons invoquées plus haut) (Fig. A-7). Ceci nous conforte dans l'idée que l'hétérotrophie de la communauté à macro-algues est soutenue par des apports externes de matière organique, vu que l'hétérotrophie relative est plus élevée par les faibles biomasses de macro-algues.



**Figure A-5 :** Production primaire brute (PPB), respiration communautaire (RC) et production communautaire nette (PCN) mesurées lors de 7 incubations sur des algues épilithyques en Baie de Calvi à 7 m de fond (Fig. A-5a). Variation de la biomasse algale lors des incubations sur les rochers (Fig. A- 5b). Régressions linéaires entre PPB vs Biomasse algale et RC vs Biomasse algale lors de 6 incubations. (exclus l'incubation du 24/08/2010 voir texte).



**Figure A-6 :** Variation de la PPB et RC en fonction de la PCN pour de 7 incubations sur de algues épilithiques en Baie de Calvi par 7 m de fond. Il est à remarquer que les valeurs entre parenthèses sont considérées comme biaisées. Les deux droites sont des régressions linéaires, sans les valeurs entre parenthèses. D'une part RC et PCN :  $RC = 4.15 PCN + 4.474$  ( $R^2 = 0.774$  et  $p=0.021$ ) et d'autre part PPB et PCN :  $PPB = -3.15 PCN - 4.474$  ( $R^2 = 0.663$  et  $p = 0.0485$ ).



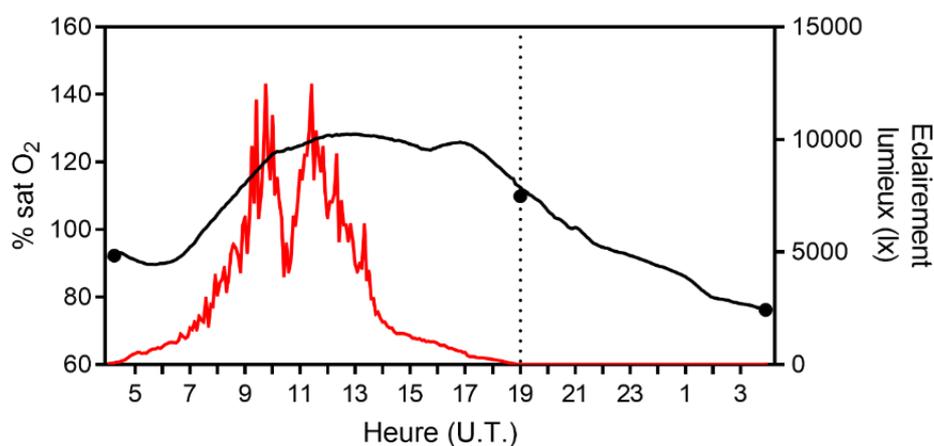
**Figure A-7 :** Rapport PPB /-RR en fonction des biomasses épilithiques dans la baie de Calvi à proximité de STARESO. ( $R^2 = 0.645$  et  $p = 0.039$ )

Au vu du couplage PPB et RC, de même qu'une PCN négative, ces résultats suggèrent que la MOD exsudée par les macro-algues épilithiques est consommée par le microbiome associé aux macro-algues épilithiques. Ceci contredit l'hypothèse de Velimirov et al (2016) d'une hétérotrophie nette de l'herbier de posidonie à Calvi qui serait soutenue par des apports de MOD par les macro-algues épilithiques. De plus, cette hypothèse requiert que la MOD des macro-algues épilithiques puisse être transportée sur l'ensemble de l'herbier jusque presque -40 m de fond. Or nous avons discuté au chapitre 5, que l'hétérotrophie nette de l'herbier de posidonie à Calvi préconisée par Velimirov et al (2016) semble être due à une sur-estimation de la demande en carbone bactérienne benthique due à l'intégration sur une couche oxygène surestimée. Au vu des données obtenues lors des incubations sur

les macro- algues, Nous arrivons donc à la conclusion diamétralement opposée à celle de Velimirov et al. (2016) que non seulement l’herbier de posidonie est autotrophe net, mais que de plus ce sont les apports de matière organique de l’herbier qui probablement soutiennent l’hétérotrophie nette observée des macro-algues épilithiques.

### A.2.2 Litière

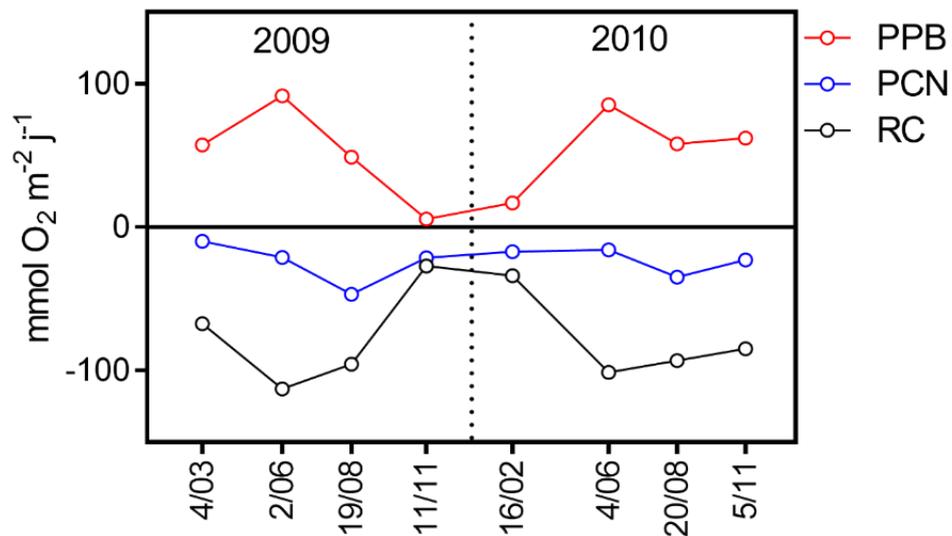
Nous avons réalisé 8 incubations sur de la litière à -8m de fond en Baie de Calvi sur une période de deux ans à une fréquence quasi trimestrielle (4/03/2009, 2/06/2009, 19/08/2009, 11/11/2009, 19/02/2010, 4/06/2010, 20/08/2010 et 5/11/2010). Nous présentons sur la Figure A-8 les variations typiques de la saturation en oxygène dans une cloche d’incubation sur la litière (19/08/2009). Nous pouvons remarquer qu’au début de l’incubation la saturation en oxygène est de 92% et augmente jusque 125% vers 13h (juste après le zénith) pour diminuer à 76% au lever du jour le lendemain. Durant la photopériode, la variation de la saturation en oxygène est donc bien en grande partie dirigée par la photosynthèse. Cela n’est pas très étonnant car la litière n’est pas constituée que de nécromasse. Dans celle-ci on retrouve aussi des parties de pousses de posidonies vivantes qui ont été arrachées à l’herbier, des épiphytes des feuilles et rhizomes de posidonie, des algues épilithiques encore fonctionnelles provenant des rochers voisins mais aussi de des micro-algues telle que des diatomées benthiques capables de réaliser la photosynthèse.



**Figure A-8 :** Exemple de suivi de la saturation en oxygène (courbe noir) dans une cloche d’incubation sur de la litière en Baie de Calvi. (19/08/2010) Les points noirs sont des mesures de saturations mesurés grâce aux prélèvements directement dans la cloche. La courbe en rouge correspond à des mesures instantanées d’éclairement lumineux (axe de droite).

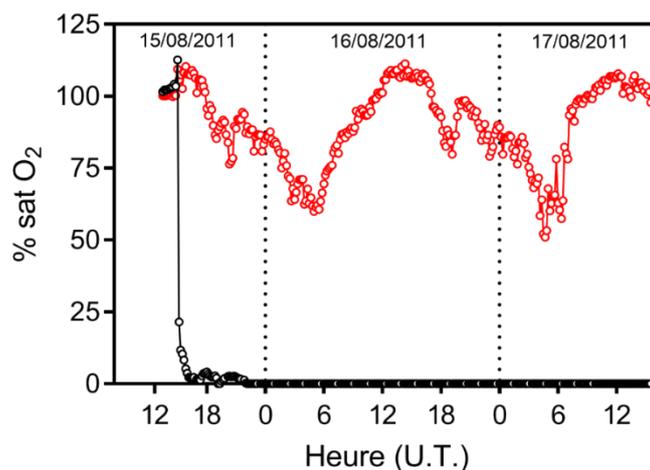
La Figure A-9 présente la variation des flux métaboliques pour les 8 incubations réalisées sur de la litière. Nous pouvons voir que la PPB suit très bien la RC. Ceci est objectivé par le fait qu’une régression linéaire entre ces deux flux donne :  $PPB = -0.941 \times RC - 19.2$  ( $R^2 = 0.86$  et  $p = 0.001$ ). La RC est donc principalement dirigée par la PPB, ce qui semble indiquer que la plus grande partie de la PPB soit directement utilisée par les autotrophes pour se maintenir en vie. Pour chaque cloche, la litière a été récoltée et classée en macro algues vivantes, rhizomes et feuilles de posidonie vivantes et nécromasse. Aucune corrélation n’a été trouvée entre ces variables et les 3 flux métaboliques (non montré ici). Nous pouvons proposer l’explication suivante: la photosynthèse ne pouvant s’effectuer qu’en surface, il est normal d’imaginer que les photo-autotrophes vivants se trouvant plus profondément dans la litière ne participent pas à celle-ci. Par contre ces mêmes organismes devraient participer à la RC. Pour rappel la RC est la somme de la respiration autotrophe et de la respiration hétérotrophe. Dans la respiration hétérotrophe se trouve la partie d’oxygène consommée par les

organismes hétérotrophes (bactéries, macro décomposeurs,...) pour dégrader la matière organique et donc aussi la nécromasse. Dans ces conditions, il devrait y avoir une corrélation entre la RC et la masse de nécromasse, or il n'en est rien. Cela pourrait s'expliquer par le fait que la plus grande partie de la respiration hétérotrophe se déroule dans les premiers millimètres de la litière là où la dégradation oxygène est la plus efficace. Dans les profondeurs de la litière, la dégradation anoxique domine or celle-ci est très lente elle ne participera donc que très marginalement à la RC. Ceci implique que l'épaisseur de la litière (et donc sa masse) n'intervienne pas dans la RC.

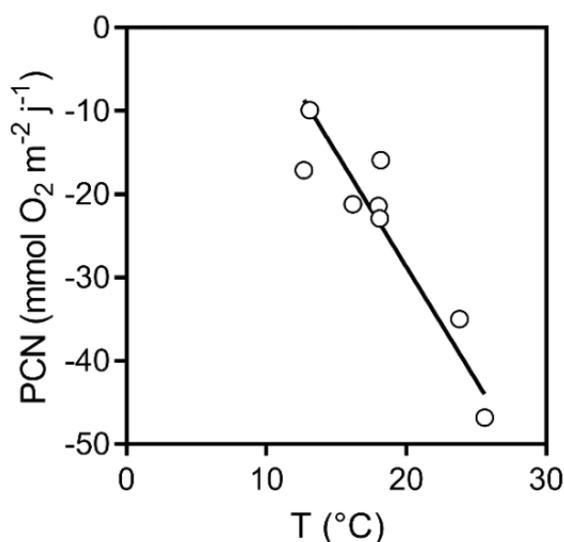


**Figure A-9** : PPB, RC et PCN lors de 8 incubations sur de la litière en Baie de Calvi à - 8 m de fond.

Pour vérifier cette hypothèse nous avons mesuré la saturation en oxygène en installant une optode à 50 cm au-dessus de la litière et une seconde dans la litière elle-même. Cette dernière a été déposée sur le sédiment et recouverte d'une épaisseur d'environ 30 cm de litière. L'expérience a duré 48 h. Nous pouvons voir sur la Figure A-10 que dans l'eau libre au-dessus de la litière, nous sommes en présence d'un cycle nyctéméral, par contre à l'intérieur de la litière les conditions redeviennent anoxiques en moins de 7 h après la pose de l'optode. Ces conditions ne changeront plus pendant le reste de l'expérience. Ceci démontre que lorsque les conditions hydrodynamiques sont calmes, la litière agit comme une barrière infranchissable. La surface supérieure est en contact avec la colonne d'eau, il s'agit d'un milieu oxygène. La décomposition de la nécromasse à la surface de la litière va consommer de l'oxygène mais la photosynthèse des parties vivantes de la litière va permettre en partie de maintenir les conditions oxygènes. Si cela ne suffit pas, la colonne d'eau pourra agir dans le même sens. Par contre dans les parties plus profondes de la litière la respiration va rendre rapidement le milieu suboxygène voir anoxique. Comme il n'y a ni photosynthèse ni échange possibles avec la colonne d'eau, le milieu va rester pauvre en oxygène. Les conditions chimiques de l'eau interstitielle de la litière va alors favoriser des processus tels que la dénitrification et la sulfato-réduction. Le milieu restera pauvre en oxygène jusqu'à la remise en suspension de la litière lors de tempêtes par exemple. Sur la Figure A-9 nous pouvons voir que la PCN est systématiquement négative donc le système est hétérotrophe au niveau de la communauté. Aucune corrélation significative n'a été trouvée entre la PCN et la PPB, ce qui semble normal puisque la matière organique utilisée par les hétérotrophes n'est pas produite sur place. Par contre, ce qui est plus surprenant c'est que la PCN et RC ne sont pas corrélés de manière significative. De plus la PCN est étroitement anti-corrélée (voir Fig. A-11) avec la température ce qui n'est pas le cas de la RC.



**Figure A-10:** Pourcentage de saturation en  $O_2$  pendant 48 h au-dessus de la litière (courbe rouge) et dans la litière (courbe noir) à - 8m de fond en Baie de Calvi.

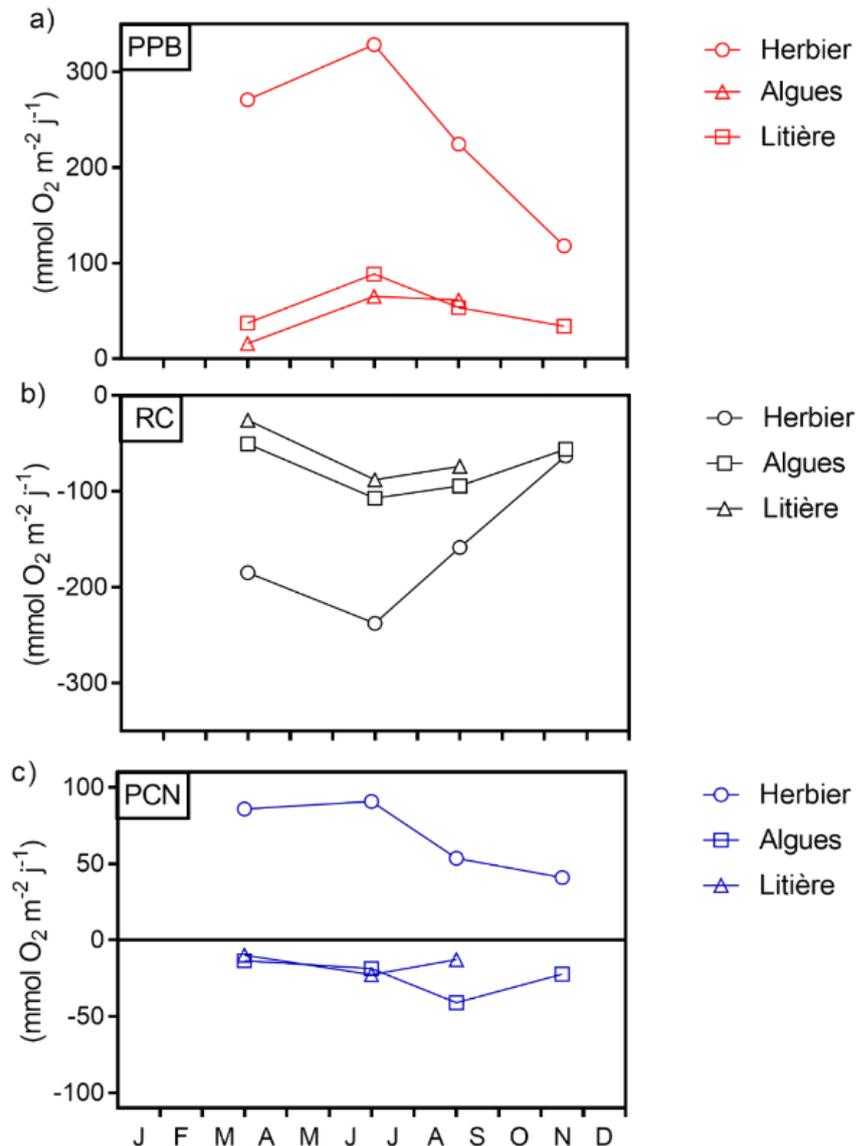


**Figure A-11 :** PCN en fonction de la température pour 8 incubations sur de la litière en Baie de Calvi à - 8 m de fond. La droite de régression linéaire à pour équation :  $PCN = -2.37 T + 19.31$  ( $R^2 = 0.847$  et  $p = 0.0012$ )

### A.2.3 Comparaison à l'échelle de la communauté

La Figure A-12 montrent qu'en termes de saisonnalité, la PPB de la litière et des macroalgues suit celle de l'herbier de posidonie, et grossièrement celle de la lumière. Par contre les valeurs de PPB et de RC de la litière et des macroalgues sont inférieures à celle de la posidonie d'environ un facteur 4 (Fig. A-12, Tab. A-2). Comme mentionné précédemment la PCN de la litière et des macroalgues est négative (-15 et -24  $\text{mmol } O_2 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$  pour respectivement les algues et la litière) alors que la PCN de l'herbier de posidonie est positive ( $68 \text{ mmol } O_2 \text{ m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ). Compte tenu que la PCN des macroalgues est 4 fois moindre que celle de l'herbier de posidonie, en termes de bilan total de flux la contribution des macroalgues épilithiques sera faible car dans la Baie de Calvi la surface totale de l'herbier posidonie est 5 fois supérieure ( $\sim 5 \text{ km}^2$ ) par rapport à celle des macroalgues ( $\sim 1 \text{ km}^2$ ) de 0 à 38 m de profondeur

(Abdadie 2012; Velimirov et al. 2016). Par contre dans la zone moins profonde (0-10m), la surface relative occupée dans la Baie de Calvi par les macroalgues épilithiques est équivalente à celle occupée par l'herbier de posidonie (~0.8 km<sup>2</sup> dans les deux cas). A notre connaissance la couverture relative de la litière de posidonie n'a pas été cartographiée, et de plus sa présence est transitoire et saisonnière. Cependant, la couverture relative de la litière ne devrait pas dépasser 5% de la surface totale de l'herbier, donc la contribution relative de la litière au bilan de carbone de l'herbier sera aussi marginale compte tenu que les PPB est aussi ~4 fois inférieure à celle de la Posidonie à 10 m.



**Figure A-12:** Comparaison des PPB en rouge (a), RC en noire (b) et PCN en bleu (c) pour des incubations sur de la litière (carrés) et des algues épilithiques (triangles) par rapport même flux déterminés en eau ouvertes au-dessus d'un herbier à *P. oceanica* (cercles) en fonction des mois de l'année 2010.

**Tableau A-2:** Valeurs des flux métaboliques calculés sur base annuelle pour 3 écosystèmes différents en Baie de Calvi. Les flux sont exprimés en mol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>.

	PPB	RC	PCN
Herbier	94.2±14.9	-63.9±9.2	28.9±8.1
Litière	19.4±10.8	-28.1±11.5	-8.8±4.3
Algues épilithiques	17.6±10.4	-23.7±12.7	-6.1±2.7

## Remerciements

Les incubations sur la nécromasse ont été réalisées dans le cadre du projet « Implications des accumulations de litière de posidonies et des communautés microbiennes et détritivores associées dans le cycle du carbone d'un milieu marin côtier oligotrophe. » (FNRS-FRS FRFC n° 2.4.511.09 .F). Nous remercions G. Lepoint, pour sa participation à la partie litière ainsi que C. Champenois, M- V. Commarieu et l'équipe de STARESO qui ont fourni un soutien plongée et logistique lors de ces manipulations.

## Bibliographie générale

## Bibliographie générale

- Abadie, A. 2012. Evolution des herbiers à *Posidonia oceanica* (L.) Delile dans la baie de Calvi (Corse, France) et influence de l'ancrage dans la baie de l'Alga, 45pp. Mémoire de Master II. STARESO-Université Aix Marseille, France.
- Abadie, A., S. Gobert, M. Bonacorsi, P. Lejeune, G. Pergent & C. Pergent-Martini. 2015. Marine space ecology and seagrasses. Does patch type matter in *Posidonia oceanica* seascapes? *Ecological Indicators* 57: 435-446.
- Abadie, A., P. Lejeune, G. Pergent & S. Gobert. 2016. From mechanical to chemical impact of anchoring in seagrasses: The premises of anthropogenic patch generation in *Posidonia oceanica* meadows. *Marine Pollution Bulletin* 109: 61-71.
- Ackerman, J.D. 2006. Sexual Reproduction of Seagrass: Pollination in Marine Context, p. 89-109. In A.W.D. Larkum, R.J. Orth, & C.M. Duarte [eds], *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Adams, M.P., A.J.P. Ferguson, P.S. Maxwell, B.A.J. Lawson, J. Samper-Villarreal & K.R. O'Brien. 2016. Light history-dependent respiration explains the hysteresis in the daily ecosystem metabolism of seagrass. *Hydrobiologia* 766:75-88
- Adloff, F., S. Somot, F. Sevault, G. Jordà, R. Aznar, M. Déqué, M. Herrmann, M. Marcos, C. Dubois , E. Padorno, E. Alvarez-Fanjul & D. Gomis. 2015. Mediterranean Sea response to climate change in an ensemble of twenty first century scenarios. *Climate Dynamics* 45: 2775-2802.
- Agawin, N.S.R. & C.M. Duarte. 2002. Evidence of direct particle trapping by a tropical seagrass meadow. *Estuaries* 25: 1205-1209.
- Agostini, S., J.M. Desjobert & G. Pergent. 1998. Distribution of phenolic compounds in the seagrass *Posidonia oceanica*. *Phytochemistry* 48: 611-617.
- Alcoverro, T., C. M. Duarte & J. Romero. 1995. Annual growth dynamics of *Posidonia oceanica*: contribution of large-scale versus local factors to seasonality. *Marine Ecology Progress Series* 120: 203- 210.
- Alcoverro, T., M. Manzanera & J. Romero. 1998. Seasonal and age-dependent variability of *Posidonia oceanica* (L.) Delile photosynthetic parameters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 230: 1-13.
- Alcoverro, T., M. Manzanera, & J. Romero. 2000. Nutrient mass balance of the seagrass *Posidonia oceanica*: The importance of nutrient retranslocation. *Marine Ecology Progress Series* 194: 13-21.
- Anning, T., N. Nimer, M. J. Merrett, & C. Brownlee. 1996. Costs and benefits of calcification in coccolithophorids. *Journal of Marine Systems* 9: 45-56.
- Apostolaki, E. T., M. Holmer, N. Marbà & I. Karakassis. 2010a. Metabolic imbalance in coastal vegetated (*Posidonia oceanica*) and unvegetated benthic ecosystems. *Ecosystems* 13: 459-471.
- Apostolaki, E. T., M. Holmer, N. Marbà, & I. Karakassis. 2010a. Metabolic imbalance in coastal vegetated (*Posidonia oceanica*) and unvegetated benthic ecosystems. *Ecosystems* 13: 459-471.
- Apostolaki, E.T., M. Holmer, N. Marbà & I. Karakassis. 2010b. Degrading seagrass (*Posidonia oceanica*) ecosystems: a source of dissolved matter in the Mediterranean. *Hydrobiologia* 49: 13-23.
- Atkinson, M.S. & S.V. Smith. 1983. C: N: P: ratios of benthic marine plants. *Limnology and Oceanography* 28: 568-574.
- Azzurro, E., V. Sbragaglia, J. Cerri, M. Bariche, L. Bolognini, J. Ben Souissi, G. Busoni, S. Coco Antoniadou Chryssanthi, E. Fanelli, R. Ghanem, J. Garrabou, F. Gianni, F. Grati, J. Kolutari, G. Letterio, L. Lipej,

- C. Mazzoldi, N. Milone, F. Pannacciulli, A. Pešić, Y. Samuel-Rhoads, L. Saponari, J. Tomanic, N. Eda Topçu, G. Vargiu & P. Moschella. 2019. Climate change, biological invasions, and the shifting distribution of Mediterranean fishes: A large-scale survey based on local ecological knowledge. *Climate Change Biological* 50: 2779-2792.
- Bacon, J.R. & J.N. Demas. 1987. Determination of oxygen concentrations by luminescence quenching of a polymer-immobilized transition-metal complex. *Analytical Chemistry* 59: 2780 - 2785.
- Badger M.R. & G. Dean Price. 1994. The role of carbonic anhydrase in photosynthesis. *Annual Review of Plant Biology* 45:369-392.
- Bailleul B., N. Berne, O. Murik, D. Petroustos, J. Prihoda, A. Tanaka, V. Villanova, R. Bligny, S. Flori, D. Falconet, A. Krieger-Liszkay, S. Santabarbara, F. Rappaport, P. Joliot, L. Tirichine, PG Falkowski, P. Cardol, C. Bowler & G. Finazzi. 2015. Energetic coupling between plastids and mitochondria drives CO<sub>2</sub> assimilation in diatoms. *Nature* 524: 366-369
- Baker, S., J. Paddock, A.M. Smith, R.K.F. Unsworth, L.C. Cullen-Unsworth, & H. Hertler. 2015. An ecosystems perspective for food security in the Caribbean: Seagrass meadows in the Turks and Caicos Islands. *Ecosystem Services* 11: 12-21.
- Balata, D., U. Nesti, L. Piazzini & F. Cinelli. 2007. Patterns of spatial variability of seagrass epiphytes in the north-west Mediterranean Sea. *Marine Biology* 151: 2025-2035.
- Bansal, A.K., W. Holzer, A. Penzkofer & T. Tsuboi. 2006. Absorption and emission spectroscopic characterization of platinum-octaethyl-porphyrin (PtOEP). *Chemical Physics* 330: 118-129.
- Barbier, E., S. D. Hacker, C. Kennedy, E. W. Koch, A. C. Stier & B. R. Silliman. 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs* 81: 169-193.
- Barbier, E. B. 2019. The Value of Coastal Wetland Ecosystem Services. *Coastal Wetlands*. 947-964. doi:10.1016/b978-0-444-63893-9.00027-7.
- Barrón C., N. Marbà, J. Terrados, H. Kennedy & C. M. Duarte. 2004. Community metabolism and carbon budget along a gradient of seagrass (*Cymodocea nodosa*) colonization. *Limnology and Oceanography* 49: 1642-1651.
- Barrón, C., C.M. Duarte, M. Frankignoulle & A.V. Borges. 2006. Organic carbon metabolism and carbonate dynamics in a Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*), meadow. *Estuaries and Coasts* 29: 417-426.
- Barrón, C. & C.M. Duarte. 2009. Dissolved organic matter release in a *Posidonia oceanica* meadow. *Marine Ecology Progress Series*. 374, 75-84.
- Barrón, C. & C.M. Duarte. 2013. Dissolved organic matter release in a *Posidonia oceanica* meadow. *Marine Ecology Progress Series* 374: 75-84.
- Bay, D. 1984. A field study of the growth dynamics and productivity of *Posidonia oceanica* (L.) Delile in Calvi Bay, Corsica. *Aquatic Botany* 20: 43-64.
- Beer, S., M. Bjork, F. Hellblom & L. Axelsson. 2002. Inorganic carbon utilization in marine angiosperms (seagrasses). *Functional Plant Biology* 29: 349-354.
- Bédhomme, A.L., I. Thelin & C. F. Boudouresque. 1983. Mesure de la production primaire des feuilles de *Posidonia oceanica*: modifications de la methode de Zieman. *Botanica Marina* 26: 35-43.
- Benson, B.B. & D. Krause, Jr. 1984. The concentration and isotopic fractionation of oxygen dissolved in freshwater and seawater in equilibrium with the atmosphere. *Limnology and Oceanography* 29: 620- 632. doi:10.4319/lo.1984.29.3.0620B.
- Bethoux, J. P. & G. Copin-Montégut. 1986. Biological fixation of atmospheric nitrogen in the Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography* 31: 1353-1358.

- Binzer, T., K. Sand-Jensen & A.-L. Middelboe. 2006. Community photosynthesis of aquatic macrophytes. *Limnology and Oceanography* 51: 2722-2733.
- Björk, M., A. Wei, S. Semesi & S. Beer. 1997. Photosynthetic utilisation of inorganic carbon by seagrasses from Zanzibar, East Africa. *Marine Biology* 129: 363-366.
- Bonacorsi, M., C. Pergent-Martini C., N. Bréand & G. Pergent. 2013. Is *Posidonia oceanica* regression a general feature in the Mediterranean Sea? *Mediterranean Marine Science* 14: 193-203.
- Borges, A.V. 2005. Do we have enough pieces of the jigsaw to integrate CO<sub>2</sub> fluxes in the coastal ocean? *Estuaries* 28: 3-27.
- Borges, A.V. & M. Frankignoulle. 1999. Daily and seasonal variations of the partial pressure of CO<sub>2</sub> in surface seawater along Belgian and southern Dutch coastal areas. *Journal of Marine Systems* 19: 251- 266.
- Borges, A.V., L.-S. Schiettecatte, G. Abril, B. Delille & F. Gazeau. 2006. Carbon dioxide in European coastal waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70: 375-387
- Borowitzka, M.A. & A.W.D. Larkum. 1981. Calcification in algae: Mechanisms and the role of metabolism. *Critical Reviews in Plant Sciences* 6: 1-45. DOI: 10.1080/07352688709382246.
- Borowitzka, M.A., P.S. Lavery & M. van Keulen. 2006. Epiphytes of Seagrasses p 441-461. In A.W.D. Larkum, R.J. Orth, & C.M. Duarte [eds], *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Borum, J., K. Sand-Jensen, T. Binzer, O. Pedersen, & T.M. Greve. 2006. Oxygen Movement in Seagrasses, p 255-270. . In A.W.D. Larkum, R.J. Orth, & C.M. Duarte [eds], *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Boudouresque, C.F. & A. Meinesz. 1982. Découverte de l'herbier de Posidonie. *Cahiers Parc National Port Cros*, 4, 79pp.
- Boudouresque, C.F. 2004. Marine biodiversity in the Mediterranean: Status of species, populations and communities. *Scientific reports of the Port-Cros national park*. 20: 97-146.
- Boudouresque C.F., G. Bernard, P. Bonhomme, E. Charbonnel, G. Diviacco, A. Meinesz , G. Pergent, C. Pergent-Martini, S. Ruitton & L.Tunesi. 2006. *Préservation et conservation des herbiers à Posidonia oceanica*, 202pp. Ramoge Publisher, Monaco.
- Boudouresque, C.F., G. Bernard, G. Pergent, A. Shili & M. Verlaque. 2009. Regression of Mediterranean seagrasses caused by natural processes and anthropogenic disturbances and stress: a critical review. *Botanica Marina* 52: 395-418.
- Boudouresque C.F., G. Bernard, P. Bonhomme, E. Charbonnel, G. Diviacco, A. Meinesz, G. Pergent, C. Pergent-Martini, S. Ruitton & L. Tunesi. 2012. *Protection and conservation of Posidonia oceanica meadows*. RAMOGE & RAC/SPA publisher, Tunis: 1-202.
- Bouillon, S., A.V. Borges, E. Castañeda-Moya, K. Diele, T. Dittmar, N.C. Duke, E. Kristensen, S.Y. Lee, C. Marchand, J.J. Middelburg, V.H. Rivera-Monroy, T.J. Smith III & R.R. Twilley. 2008. Mangrove production and carbon sinks: a revision of global budget estimates. *Global Biogeochemical Cycles* 22: GB 2013, doi: 10.1029/2007GB003052.
- Brodersen, K.E., M. Lichtenberg, L-C. Paz & M. Kühl. 2015a. Epiphyte-cover on seagrass (*Zostera marina* L.) leaves impedes plant performance and radial O<sub>2</sub> loss from the below-ground tissue. *Frontiers in Marine Science*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00058>.
- Brodersen, K.E., D. A. Nielsen, P.J. Ralph & M. Kuhl. 2015b. Oxic microshield and local pH enhancement protects *Zostera muelleri* from sediment derived hydrogen sulphide. *New Phytologist* 205: 1264-1276.

- Caffrey, J. M. 2004. Factors controlling net ecosystem metabolism in U.S. estuaries. *Estuaries* 27: 90-101.
- Campagne, C.S., J.M. Salles, P. Boissery & J. Dete. 2015. The seagrass *Posidonia oceanica*: Ecosystem services identification and economic evaluation of goods and benefits. *Marine Pollution Bulletin* 97: 391-400.
- Canals, M., & E. Ballesteros. 1997. Production of carbonate particles by phytobenthic communities on the Mallorca-Menorca shelf, northwestern Mediterranean. *Sea Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 44: 611-629.
- Canfield, D.E. 1988. Sulfate reduction and oxic respiration in marine sediments: implications for organic carbon preservation in euxinic environments. *Deep- Sea Research* 36: 121-138.
- Carr, J., P. D'Odorico, K. McGlathery & P. Wiberg. 2010. Stability and bistability of seagrass ecosystems in shallow coastal lagoons: Role of feedbacks with sediment resuspension and light attenuation. *Journal of Geophysical Research*. 115: G03011, doi: 10.1029/2009JG001103.
- Cebrián J. & C.M. Duarte. 1998. Patterns in leaf herbivory on seagrass. *Aquatic Botany*. 60: 67-82.
- Cebrian, J. & C.M. Duarte. 2001. Detrital stocks and dynamics of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Spanish Mediterranean. *Aquatic Botany* 70: 295-309.
- Champenois, W. & A.V. Borges. 2012. Seasonal and interannual variations of community metabolism rates of a *Posidonia oceanica* seagrass meadow. *Limnology and Oceanography* 57: 347-361.
- Champenois, W. & A.V. Borges. 2019. Inter-annual variations over a decade of primary production of the seagrass *Posidonia oceanica*. *Limnology and Oceanography* 64: 32-45, doi.org/10.1002/lno.11017.
- Church, J.A. & N.J. White. 2006. A 20th century acceleration in global sea-level rise. *Geophysical Research Letters* 33, L01602. doi: 10.1029/2005GL024826 pmid:19122778.
- Cline J. D. 1969. Spectrophotometric determination of hydrogen sulphide in natural water. *Limnology and Oceanography*. 14: 454-458.
- Cochard, R., S.L. Ranamukhaarachchi, G.P. Shivakotib, O.V. Shipin, P.J. Edwards, & K.T. Seeland. 2008. The 2004 tsunami in Aceh and Southern Thailand: a review on coastal ecosystems, wave hazards and vulnerability. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10:3-40.
- Costanza, R., R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R.V. O'Neill, J. Paruelo, R.G. Raskin, P. Sutton & M. van den Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-59.
- Cox, T.E, F. Gazeau, S. Alliouane, I.E. Hendriks, P. Mahacek, A. Le Fur & J-P. Gattuso. 2016. Effects of in situ CO<sub>2</sub> enrichment on structural characteristics, photosynthesis, 1 and growth of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Biogeosciences* 13: 2179-2194.
- Cullen-Unsworth, L.C., L.M. Nordlund, J. Paddock, S. Baker, L.J. McKenzie & R.K.F. Unsworth. 2014. Seagrass meadows globally as a coupled social-ecological system: Implications for human wellbeing. *Marine Pollution Bulletin* 83: 387-397.
- Dauby, P. 1985. Dynamique et productivité de l'écosystème planctonique du golfe de Calvi-Corse, 291pp. PhD Thesis. Univ. Liège, Belgium.
- Dauby, P. 1985. Plankton productivity in gulf of Calvi (Corsica). *Progress in Belgian Oceanographic Research* P. 442-450.
- Dauby, P. 1989. The stable carbon isotope ratios in benthic food webs of the Gulf of Calvi, Corsica. *Continental Shelf Research* 9: 181-195.

- Dauby, P., A.J. Bale, N. Bloomer, C. Canon, R.D. Ling, A. Norro, J.E. Robertson, A. Simon, J-M. Théate, A.J. Watson & M. Frankignoulle. 1995. Particle fluxes over a Mediterranean seagrass bed: a one year case study. *Marine Ecology Progress Series* 126: 233-246.
- Debeir, O., J. Allard, C. Decaestecker & J-P. Hermand. 2019. Characterization of *Posidonia Oceanica* Seagrass Aerenchyma through Whole Slide Imaging: A Pilot Study. arXiv:1903.03044v2 [q-bio.TO].
- Del Giorgio, P.A., & P.J.L.B. Williams. 2005. *Respiration in Aquatic Ecosystems*, 315pp. Oxford Univ. Press, New York.
- Diaz-Almeta, E., N. Marbà & C.M. Duarte. 2007. Consequences of Mediterranean warming events in seagrass (*Posidonia oceanica*) flowering records. *Global change biology* 13: 224-235.
- Dickson, A.G. 1981. An exact definition of total alkalinity and a procedure for the estimation of alkalinity and total inorganic carbon from titration data. *Deep Sea Research* 28A: 609-623.
- Dickson, A.G. & O.F.J. Miller. 1987. A comparison of the equilibrium constants for the dissociation of carbonic acid in seawater media. *Deep Sea Research* 34: 1733-1743.
- Dickson, A.G. 1993. pH buffers for sea water media based on the total hydrogen ion concentration scale. *Deep-Sea Research* 40: 107-118.
- Dilipan, F., E.C. Lucas, J. Papenbrock, & T. Thangaradjou. 2018. Tracking the Phylogeny of Seagrasses: Inferred from 18S rRNA Gene and Ancestral State Reconstruction of Morphological Data. *Proceedings of the National Academy of Sciences, India Section B: Biological Sciences* 88: 497-504. <https://doi.org/10.1007/s40011-016-0780-5>
- Duarte, C.A. & J. Cebrián. 1996. The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography* 41: 1758-1766.
- Duarte C.M. & S. Agustí. 1998. The CO<sub>2</sub> balance of unproductive aquatic ecosystems. *Science* 281: 234- 236.
- Duarte C.M. & C.L. Chiscano. 1999. Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquatic Botany* 65: 159-174.
- Duarte C.M. 2002. The future of seagrass meadows. *Environmental Conservation* 29: 192-206.
- Duarte C.M., J. J. Middelburg & N. Caraco. 2005. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences* 2: 1-8.
- Duarte, C.M., N. Marbà, E. Gacia, J. W. Fourqurean, J. Beggins, C. Barrón, & E. T. Apostolaki. 2010. Seagrass community metabolism: Assessing the carbon sink capacity of seagrass meadows. *Global Biogeochemical Cycles* 24. GB4032, doi: 10.1029/2010GB003793.
- El Haïkali, B., N. Bensoussan, J-C Romano & V. Bousquet. 2004. Estimation of photosynthesis and calcification rates of *Corallina elongata* Ellis and Solander, 1786, by measurements of dissolved oxygen, pH and total alkalinity. *Scientia Marina* 68: 45-56
- Enríquez, S., S.L. Nielsen, C.M. Duarte & K. Sand-Jensen. 1996. Broad-scale comparison of photosynthetic rates across phototrophic organisms. *Oecologia* 108: 197-206.
- Falter, J.L., M.J. Atkinson & C. Langdon. 2001. Production-respiration relationships at different time- scales within the biosphere 2 coral reef biome. *Limnology and Oceanography* 46: 1653-1660.
- Felisberto, F., S.M. Jesus, F. Zabel, R. Santos, J. Silva, S. Gobert, S. Beer, M. Björk, S. Mazzuca, G. Procaccini, J.W. Runcie, W. Champenois & A. V. Borges. 2015. Acoustic monitoring of O<sub>2</sub> production of a seagrass meadow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 464: 75-87.

- Fourqurean J.W., C.M. Duarte, H. Kennedy, N. Marba, M. Holmer, M.A. Mateo, E.T. Apostolaki, G.A. Kendrick, D. Krause-Jensen, J. Karen & K.J. McGlathery. 2012. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nature Geoscience* 5: 505-509.
- Frankignoulle, M. 1994. A complete set of buffer factors for acid/base CO<sub>2</sub> system in seawater. *Journal of Marine Systems* 5: 111-118, doi: 10.1016/0924-7963(94)90026-4.
- Frankignoulle, M. & J.-M. Bouquegneau. 1987. Seasonal variations of the diel carbon budget of a marine macrophytes ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 38: 197-199.
- Frankignoulle, M. & J.-M. Bouquegneau. 1990. Daily and yearly variations of total inorganic carbon in a productive coastal area. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 30: 79-89.
- Frankignoulle, M. & A.V. Borges. 2001. Direct and Indirect pCO<sub>2</sub> Measurements in a Wide Range of pCO<sub>2</sub> and Salinity Values (The Scheldt Estuary). *Aquatic Geochemistry* 7: 267-273.
- Frankignoulle M., C. Canon & J.-P. Gattuso. 1994. Marine calcification as a source of carbon dioxide: positive feedback of increasing atmospheric CO<sub>2</sub>. *Limnology and Oceanography* 39:458-462.
- Frankignoulle, M. & A. Distèche. 1984. CO<sub>2</sub> chemistry in the water column above a *Posidonia* seagrass bed and related air-sea exchanges. *Oceanologica acta* 7: 209-219.
- Frankignoulle, M. & A. Distèche. 1987. Study of the transmission of the diurnal CO<sub>2</sub> concentration changes observed above a *Posidonia* seagrass bed: a method to determine the turbulent diffusion coefficient in an 8-m water column. *Continental Shelf Research* 7: 67-76.
- Gacia, E. & C.M. Duarte. 2001. Sediment retention by a Mediterranean *Posidonia oceanica* meadow: the balance between deposition and resuspension. *Estuarine, coastal and shelf science* 52: 505-514.
- García, M.J.L. & A.M.C. Belmonte. 2011. Recent trends of SST in the Western Mediterranean basins from AVHRR Pathfinder data (1985-2007). *Global and Planetary Change* 78: 127-136.
- García M.J.L. & A.M.C. Belmonte. 2011. Recent trends of SST in the Western Mediterranean basins from AVHRR Pathfinder data (1985-2007). *Global and Planetary Change* 78: 127-136.
- Gacia, E., N. Marbà, J. Cebrián, R. Vaquer-Sunyer, N. Garcias-Bonet & C. M. Duarte. 2012. Thresholds of irradiance for seagrass *Posidonia oceanica* meadow metabolism. *Marine Ecology Progress Series* 466: 69-79.
- Garrido, M., B. Koeck, A. Goffart, A. Collignon, J.-H. Hecq, S. Agostini, B. Marchand, P. Lejeune & V. Pasqualini. 2014. Contrasting patterns of phytoplankton assemblages in two coastal ecosystems in relation to environmental factors (Corsica, NW Mediterranean Sea). *Diversity* 6: 296-322.
- Gattuso, J.-P., M. Frankignoulle & R. Wollast. 1998. Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:1, 405-434.
- Gazeau, F., A. V. Borges, C. Barrón, C. M. Duarte, N. Iversen, J.J. Middelburg, B. Delille, M.-D. Pizay, M. Frankignoulle & J.-P. Gattuso. 2005a. Net ecosystem metabolism in a micro-tidal estuary (Randers Fjord, Denmark): evaluation of methods. *Marine Ecology Progress Series* 301: 23-41.
- Gazeau, F., C.M. Duarte, J.-P. Gattuso, C. Barrón, N. Navarro, S. Ruíz, Y.T. Prairie, M. Calleja, B. Delille, M. Frankignoulle, & A.V. Borges. 2005b. Whole-system metabolism and CO<sub>2</sub> fluxes in a Mediterranean Bay dominated by seagrass beds (Palma Bay, NW Mediterranean). *Biogeosciences* 2: 43-60.
- Gazeau, F., B. Gentili, S.V. Smith, M. Frankignoulle and J.-P. Gattuso. 2004. The European coastal zone: characterization and first assessment of ecosystem metabolism. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60: 673-694.

- Giorgi, F., P. Lionello. 2008. Climate change projections for the Mediterranean region. *Global and Planetary Change* 63: 90-104.
- Glazer, B.T., A. G.K.Stierhoff & G. W.Luther. 2004. The dynamic response of optical oxygen sensors and voltammetric electrodes to temporal changes in dissolved oxygen concentrations. *Analytica Chimica Acta* 518: 93-100.
- Glud, R.N., J.K. Gundersen, B.B. Jørgensen, N.P. Revsbech & H.D. Schulz. 1994. Diffusive and total oxygen uptake of deep-sea sediments in the eastern South Atlantic Ocean: in situ and laboratory measurements. *Deep Sea Research Part I*. 41: 1767-1788.
- Gobert, S., O. Defawe, G. Lepoint, V. Demoulin & J-M. Bouquegneau. 2001. Antheses effects on *Posidonia oceanica* (L) Delile Phenology in the Bay of Calvi (Corsica, Mediterranean Sea). *Hydrobiologia* 455 : 121-125.
- Gobert, S. 2002. Variations spatiale et temporelle de l'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile (Baie de la Revellata-Calvi-Corse). Thèse de Doctorat, Université de Liège, 207pp.
- Gobert, S., N. Laumont & J-M. Bouquegneau. 2002. *Posidonia Oceanica* Meadow: A Low Nutrient High Chlorophyll (LNHC) System? *BMC Ecology* 2: 9.
- Gobert, S., M. Kyramarios, G. Lepoint, C. Pergent-Martini & J.-M. Bouquegneau. 2003. Variations at different spatial scales of *Posidonia oceanica* (L.) Delile beds; effects on the physico-chemical parameters of the sediment. *Oceanologica Acta* 26: 199-207.
- Gobert, S., S.Belkhiria, P. Dauby, S. Havelange, M. Soullard & M. Bouquegneau J-M. 1995. Variations temporelles de la phénologie et de la composition biochimique de la phanérogame marine *Posidonia oceanica* en baie de Calvi. *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège* 64: 263-284.
- Gobert, S., L. Marion, B. Velimirov, G. Pergent, G. Lepoint, J-M. Bouquegneau J, P. Dauby, C. Pergent- Martini & D.I. Walker. 2006. Biology of *Posidonia*, p 387-408. In A.W.D. Larkum, R.J. Orth, & C.M. Duarte [eds], *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Goffart A., J.H. Hecq & L. Legendre. 2002. Changes in the development of the winter-spring phytoplankton bloom in the Bay of Calvi (NW Mediterranean) over the last two decades: a response to changing climate? *Marine Ecology Progress Series* 236: 45-60.
- Golléty, C., A. Migne & D. Davoult. 2008. Benthic metabolism on a sheltered rocky shore: role of the canopy in the carbon budget. *Journal of phycology* 44: 1146-1153.
- Goffart, A., J-H. Hecq & L. Legendre. 2015. Drivers of the winter-spring phytoplankton bloom in a pristine NW Mediterranean site, the Bay of Calvi (Corsica): A long-term study (1979-2011). *Progress in Oceanography* 137: 121-139.
- Gonzalez-Correa, J.M., J.T. Bayle-Sempere, J.L. Sanchez-Lizaso, Calle C, P. Sanchez-Jerez & J.M. Ruiz. 2005. Recovery of deep *Posidonia oceanica* meadows degraded by trawling. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 320: 65-76.
- Gran, G. 1952. Determination of the equivalence point in potentiometric titrations of seawater with hydrochloric acid. *Oceanologica Acta* 5, 209-218.
- Guala, I., S. Simeone, M.C. Buia, S.Flagella, M. Baroli & G. De Falco. 2006. *Posidonia oceanica* 'banquette' removal: Environmental impact and management implications. *Biologia Marina Mediterranea* 13: 149-153.
- Guidetti P. 2000. Differences Among Fish Assemblages Associated with Nearshore *Posidonia oceanica* Seagrass Beds, Rocky-algal Reefs and Unvegetated Sand Habitats in the Adriatic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 50: 515-529.

- Guidetti P. 2000. Leaf primary production in *Posidonia oceanica*: two reconstructive aging techniques give similar results. *Aquatic Botany*. 68: 337-343.
- Guillén, J.E., J.L. Sánchez Lizozo, S. Jiménez, J. Martínez, A. Codina, M. Montero, A. Triviño, G. Soler & J.J. Zubcoff. 2013. Evolution of *Posidonia oceanica* seagrass meadows and its implications for management. *Journal of Sea Research* 83: 65-71.
- Gypens, N., A. V. Borges, & C. Lancelot. 2009. Effect of eutrophication on air-sea CO<sub>2</sub> fluxes in the coastal Southern North Sea: a model study of the past 50 years. *Global Change Biology* 15: 1040-1056.
- den Hartog, C. & J. Kuo. 2006. Taxonomy and Biogeography of Seagrasses, p.1-23. In A.W.D. Larkum, R.J. Orth, & C.M. Duarte [eds], *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Havelange, S, G. Lepoint, P. Dauby & J.-M. Bouqueneau. 1997. Feeding of the Sparid Fish *Sarpa salpa* in a Seagrass Ecosystem: Diet and Carbon Flux. *Marine Ecology* 18: 289-297.
- Heber, U., R. Bligny, P. Streb & R. Douce, R. 1996. Photorespiration is essential for the protection of the photosynthetic apparatus of C<sub>3</sub> plants against photoinactivation under sunlight. *Botanica Acta* 109: 307-315.
- Heck K.L., T. J.B. Carruthers, C. M. Duarte, A.R. Hughes, G. Kendrick, R.J. Orth & S.W. Williams. 2008. Trophic transfers from seagrass meadows subsidize diverse marine and terrestrial consumers. *Ecosystems* 11: 1198-1210.
- Hecq, J-H. 2002 Une Modélisation Conceptuelle et Numérique de l'Ecosystème Planctonique Océanique. Thèse d'agrégation, 209pp. Université de Liège.
- van der Heijden, L.H. & N.A. Kamenos. 2015. Reviews and syntheses: Calculating the global contribution of coralline algae to total carbon burial. *Biogeosciences*. 12: 6429-6441.
- Hendriks, I.E., T.J. Bouma, E.P. Morris & C.M. Duarte. (2010). Effects of seagrasses and algae of the *Caulerpa* family on hydrodynamics and particle trapping rates. *Marine Biology*. 157, 473-481. doi: 10.1007/s00227-009-1333-8.
- Ho, D. T., C. S. Law, M. J. Smith, P. Schlosser, M. Harvey, & P. Hill. 2006. Measurements of air-sea gas exchange at high wind speeds in the Southern Ocean: Implications for global parameterizations. *Geophysical Research Letters* 33: L16611. doi: 10.1029/2006GL026817.
- Hoefnagel, M.H.N., O. K. Atkin & J.T. Wiskich. 1998. Interdependence between chloroplasts and mitochondria in the light and the dark. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics* 1366: 235- 255.
- Hoellein, T.J., D.A. Bruesewitz & D.C. Richardson. 2011. Revisiting Odum (1956): A synthesis of aquatic ecosystem metabolism. *Limnology and Oceanography* 58: 2089-2100. doi:10.4319/lo.2013.58.6.2089.
- Hoffmann, L., R. Renard & V. Demoulin. 1992. Phenology, growth and biomass of *Cystoseira balearica* in Calvi (Corsica). *Marine Ecology Progress Series* 80: 249-254.
- Holmer, M. & E. Kristensen. 1992. Impact of marine fish cage farming on metabolism and sulfate reduction of underlying sediments. *Marine Ecology Progress Series* 80: 191-201.
- Holmer, M., Ø. Andersen Frede, L. Nielsen Søren & T.S. Boschker Henricus. 2001. The importance of mineralization based on sulfate reduction for nutrient regeneration in tropical seagrass sediments. *Aquatic Botany* 71: 1-17.
- Holmer, M., C.M. Duarte & N. Marbà. 2003. Sulfur cycling and seagrass (*Posidonia oceanica*) status in carbonate sediments. *Biogeochemistry* 66: 223-239.

- Holmer, M., C.M. Duarte, H.T.S. Boschker & C. Barrón. 2004. Carbon cycling and bacterial carbon sources in pristine and impacted Mediterranean seagrass sediments. *Aquatic Microbial Ecology* 36: 227-237.
- Holmer, M. & M.S. Frederiksen. 2007. Stimulation of sulfate reduction rates in Mediterranean fish farm sediments inhabited by the seagrass *Posidonia oceanica*. *Biogeochemistry* 85: 169-184.
- Holmer, M., N. Marbà, M. Lamote & C.M. Duarte. 2009. Deterioration of Sediment Quality in Seagrass Meadows (*Posidonia oceanica*) Invaded by Macroalgae (*Caulerpa sp.*). *Estuaries and Coasts* 32: 456- 466.
- Holmer, M. 2019. Productivity and Biogeochemical Cycling in Seagrass Ecosystems, P. 443-477. In Perillo, G.M.E., E. Wolanski, D.R. Cahoon and C.S. Hopkins [eds], *Coastal Wetlands*. Elsevier.
- Hopkinson, C.S.J. & E.M. Smith. 2005. Estuarine respiration: an overview of benthic, pelagic and whole system respiration, p. 123-147. In: del Giorgio, P.A., Williams, P.J.L. (Eds.), *Respiration in aquatic ecosystems*. Oxford University Press, Oxford.
- Invers, O., M. Perez & J. Romero J. 1999. Bicarbonate utilization in seagrass photosynthesis: role of carbonic anhydrase in *Posidonia oceanica* (L.) Delile and *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 235: 125-133.
- Invers O., J. Romero, & M. Pérez. 1997. Effects of pH on seagrass photosynthesis: a laboratory and field assessment. *Aquatic Botany* 59: 185-194.
- Invers, O., R.C. Zimmerman, R.C. Alberte, M. Pérez, & J. Romero. 2001. Inorganic carbon sources for seagrass photosynthesis: an experimental evaluation of bicarbonate use in species inhabiting temperate waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 265: 203-217.
- IPCC. 2013. Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [eds], Stocker, T.F., D. Qin, G-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex, & P.M. Midgley, 1535pp. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jackson, E.L., E. Rees, C. Wilding & M. J. Attrill. 2015. Use of a seagrass residency index to apportion commercial fishery landing values and recreation fisheries expenditure to seagrass habitat service. *Conservation Biology* 29: 899-909.
- Jacquemart J. & V. Demoulin. 2006. Inventaire des macroalgues épiphytes des feuilles de *Posidonia oceanica* (L.) Delile dans la baie de la Revellata (Calvi, Corse), 70pp. Lejeunia. 181.
- Jacquemart, J. & V. Demoulin. 2008. Comparison of the epiphytic macroflora of *Posidonia oceanica* leaves in different meadows of the western Mediterranean. *Flora Mediterranea* 18: 393-420.
- James P.L. & A.W.D. Larkum. 1996. Photosynthetic inorganic carbon acquisition of *Posidonia australis*. *Aquatic Botany* 55: 149-157.
- Jentsch, A, J. Kreyling & C. Beierkuhnlein. 2007. A new generation of climate-change experiments: events, not trends, *Frontiers in Ecology and the Environment* 5: doi: 10.1890/060097.
- Johnson, H.K. 1999. Simple expressions for correcting wind speed data for elevation. *Coastal Engineering* 88: 101-112.
- Jordà, G., N. Marbà & C.M. Duarte. 2012. Mediterranean seagrass vulnerable to regional climate warming. *Nature Climate Change* 2: 821-824.
- Kannan, R.R.R., A.R. Arumugam & P. Anantharaman. 2010. Antibacterial potential of three seagrasses against human pathogens. *Asian Pacific Journal of Tropical Medicine* 3: 890-893.
- Karl D.M., E.A. Laws, A.W. Morris, P.J. le B. Williams & S. Emerson. 2003. Metabolic balance of the open sea. *Nature* 426: 32.

- Kennedy, H., J. Beggins, C.M. Duarte, J.W. Fourqurean, M. Holmer, N. Marbà & J.J. Middelburg. 2010. Seagrass sediments as a global carbon sink: Isotopic constraints. *Global Biogeochemical Cycles* 24: GB4026, doi: 10.1029/2010GB003848.
- Kirby, M.X. & H. M. Miller. 2005. Response of a benthic suspension feeder (*Crassostrea virginica* Gmelin) to three centuries of anthropogenic eutrophication in Chesapeake Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 62: 679-689.
- Klimant, I., M. Kühl, R.N. Glud & G. Holst. 1995. Optical measurement of oxygen and temperature in microscale: strategies and biological applications. *Sensors and Actuators B, Chemical* 38: 29-37.
- Knap, A.H., A.E. Michaels, A. Close, H.W. Ducklow & A.G. Dickson. 1996. Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) core measurements. Bergen, Norway, UNESCO. JGOFS Report n°19 ([http://ijgofs.who.edu/Publications/Report\\_Series/JGOFS\\_19.pdf](http://ijgofs.who.edu/Publications/Report_Series/JGOFS_19.pdf)).
- Koçak, N., N. Kubilay, S. Tugrul & N. Mihalopoulos. 2010. Atmospheric nutrient inputs to the northern Levantine basin from a long-term observation: sources and comparison with riverine inputs. *Biogeosciences* 7: 4037-4050.
- Koch, E.W., J.D. Ackerman, J. Verduin & M. van Keulen. 2006. Fluid Dynamics in Seagrass Ecology from Molecules to Ecosystems, P 193-225. In A.W.D. Larkum, R.J. Orth, & C.M. Duarte [eds], *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Koch, E.W., E.B. Barbier, B.R. Silliman, D.J. Reed, G.M.E. Perillo, S.D. Hacker, E.F.G. Jurgenne, H.P. Nyawira Muthiga, S. Polasky, B.S. Halpern, C.J. Kennedy, C.V. Kappel & E. Wolanski. 2009. Non-linearity in ecosystem services: temporal and spatial variability in coastal protection. *Frontiers in Ecology and the Environment* 7:29-37.
- Koopmans, D., M. Holtappels, A. Chennu, M. Weber & D. de Beer. 2020. High Net Primary Production of Mediterranean Seagrass (*Posidonia oceanica*) Meadows Determined With Aquatic Eddy Covariance. *Frontiers in Marine Science* 7, 118: 1-13, doi: 10.3389/fmars.2020.00118.
- Kristensen, E. 2000. Organic matter diagenesis at the oxic/anoxic interface in coastal marine sediments, with emphasis on the role of burrowing animals. *Hydrobiologia* 426: 1-24.
- Ku, T.C.W., L.M. Walter M.L. Coleman, R.E. Blake & A.M. Martini. 1999. Coupling between sulfur recycling and syndepositional carbonate dissolution: evidence from oxygen and sulfur isotope composition of pore water sulfate, South Florida Platform, U.S.A. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 63:2529-2546.
- Kuo, J. & C. den Hartog. 2006. Seagrass Morphology, Anatomy, and Ultrastructure. P 51-87. In A.W.D. Larkum, R.J. Orth, & C.M. Duarte [eds], *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Kwiatkowska, E.J., B.A. Franz, G. Meister, C.R. McClain & X. Xiong. 2008. Cross-Calibration of ocean color bands from Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer on Terra platform. *Applied Optics* 47: 6796-6810.
- Langdon, C., T. Takahashi, C. Sweeney, D. Chipman, J. Goddard, F. Marubini, H. Aceves, H. Barnett & M.J. Atkinson. 2000. Effect of calcium carbonate saturation state on the calcification rate of an experimental coral reef. *Global Biogeochemical Cycles* 14:639-654.
- Larkum, A.W.D., E.A. Drew & P.J. Ralph. 2006. Photosynthesis and Metabolism in Seagrasses at the Cellular Level, P 323-345. In A.W.D. Larkum, R.J. Orth, & C.M. Duarte [eds], *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Larkum, A.W.D., M. Waycott & J.G. Conran. 2018. Evolution and Biogeography of Seagrasses. In: Larkum A., Kendrick G., Ralph P. [eds], *Seagrasses of Australia*. Springer, Cham.

- La Rosa, T., S. Mirto, A. Mazzola & R. Danovaro. 2001. Differential responses of benthic microbes and meiofauna to fish-farm disturbance in coastal sediments. *Environmental Pollution* 112: 427-434.
- Lau, W.W., R.G. Keil & E.V. Armbrust. 2007. Succession and diel transcriptional response of the glycolate-utilizing component of the bacterial community during a spring phytoplankton bloom. *Applied and Environmental Microbiology* 73: 2440-2450, doi:10.1128/AEM.01965-06.
- Lepoint, G., S. Havelange, S. Gobert & J-M. Bouquegneau. 1999. Fauna vs flora contribution to the leaf epiphytes biomass in a *Posidonia oceanica* seagrass bed (Revellata Bay, Corsica). *Hydrobiologia* 394: 63-67.
- Lepoint, G., F. Nyssen, S. Gobert, P. Dauby & J.-M. Bouquegneau. 2000. Relative impact of a seagrass bed and its adjacent epilithic algal community in consumer diets. *Marine Biology* 136: 513-518.
- Lepoint, G., S. Millet, P. Dauby, S. Gobert & J-M. Bouquegneau. 2002. An annual nitrogen budget of the seagrass *Posidonia oceanica* as determined by in situ uptake experiments. *Marine Ecology Progress Series* 237: 87-96.
- Lepoint, G., A.-S. Cox, P. Dauby, M. Poulicek & S. Gobert. 2006. Food sources of two detritivore amphipods associated with the seagrass *Posidonia oceanica* leaf litter. *Marine Biology Research* 2: 355-365.
- Lionello, P., S. Cogo, M.B. Galati, & A. Sanna. 2008. The Mediterranean surface wave climate inferred from future scenario simulations, *Global Planetary Change* 63: 152-162.
- Liss, P. S. & P. G. Slater 1974. Flux of gases across the air-sea interface. *Nature*. 247: 181-184.
- Long, M.H., K. Sutherland, S.D. Wankel, D. J. Burdige & R.C. Zimmerman. 2019. Ebullition of oxygen from seagrasses under supersaturated conditions. *Limnology and Oceanography*, doi: 10.1002/lno.11299.
- López-Urrutia, A., E. San Marti, R.P. Harris & X. Irigoien. 2006. Scaling the metabolic balance of the oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 8739-8744.
- Lorenzen, C.J. & S.W. Jeffrey. 1978. Determination of chlorophyll in seawater. *Unesco Technical Paper in Marine Science* 35: 1-21.
- Luterbacher, J., M.A. Liniger, A. Menzel, N. Estrella, P.M. Della-Marta, C. Pfister, T. Rutishauser, & E. Xoplaki. 2007. Exceptional European warmth of autumn 2006 and winter 2007: Historical context, the underlying dynamics, and its phenological impacts. *Geophysical Research Letters* 34: L12704, doi: 10.1029/2007GL029951.
- Marañón, E., P. Cermeno, E. Fernández, J. Rodríguez & L. Zabala. 2004. Significance and mechanisms of photosynthetic production of dissolved organic carbon in a coastal eutrophic ecosystem. *Limnology and Oceanography* 49: 1652-1666, doi:10.4319/lo.2004.49.5.1652.
- Marbà, N., E. Díaz-Almela & C.M. Duarte. 2014. Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) loss between 1842 and 2009. *Biological Conservation* 176: 183-190.
- Marbà, N. & C.M. Duarte. 1998. Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Marine ecology progress series* 174: 269-280.
- Marbà, N., & C.M. Duarte. 2010. Mediterranean warming triggers seagrass (*Posidonia oceanica*) shoot mortality. *Global Change Biology* 16: 2366-2375.
- Marbà, N., M.A. Hemminga, M.A. Mateo, C.M. Duarte, Y.E.M. Mass, 2002. J. Terrados, & E. Gacia. Carbon and nitrogen translocation between seagrass ramets. *Marine Ecology Progress Series* 226: 287-300.

- Marbà, N., M. Holmer, E. Gacia & C. Barrón. 2006. Seagrass Beds and Coastal Biogeochemistry. P 135-157. In A.W.D. Larkum, R.J. Orth, & C.M. Duarte [eds], *Seagrasses: Biology, Ecology & Conservation*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Marbà, N., D. Krause-Jensen, T. Alcoverro, S. Birk, A. Pedersen, J.M. Neto, S. Orfanidis, J. M. Garmendia, I. Muxika, A. Borja, K. Dencheva & C.M. Duarte. 2013. Diversity of European seagrass indicators: patterns within and across regions. *Hydrobiologia* 704: 265-278.
- Marbà, N., E. Díaz-Almela & C.M. Duarte. 2014. Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) loss between 1842 and 2009. *Biological Conservation* 176: 183-190.
- Marín-Guirao, L., J.M. Ruiz, E. Dattolo, R. Garcia-Munoz & G. Procaccini. 2016. Physiological and molecular evidence of differential short-term heat tolerance in Mediterranean seagrasses. *Scientific Reports* 6: 28615, doi: 10.1038/srep28615.
- Mariotti, A., Y. Pan, N. Zeng & A. Alessandri. 2015. Long- term climate change in the Mediterranean region in the midst of decadal variability. *Climate Dynamics* 44: 1437-1456.
- Markus, G., M.G. Donat, G.C. Leckebusch, J.G. Pinto & U. Ulbrich. 2010. European storminess and associated circulation weather types: future changes deduced from a multi-model ensemble of GCM simulations. *Climate Research* 42:27-43.
- Martin, S., A. Charnoz & J-P. Gattuso. 2013. Photosynthesis, respiration and calcification in the Mediterranean crustose coralline alga *Lithophyllum cabiochae* (Corallinales, Rhodophyta). *European Journal of Phycology* 48: 163-172, DOI: 10.1080/09670262.2013.786790.
- Marty J.-C. & J. Chiavérini. 2002. Seasonal and interannual variations in phytoplankton production at DYFAMED time-series station, northwestern Mediterranean. *Sea. Deep-Sea Research II* 49: 2017-2030.
- Mateo, M.A., J. Cebrián, K. Dunton & T. Mutchler. 2006. Carbon Flux in Seagrass Ecosystems, p159-192. In A.W.D. Larkum, R.J. Orth, & C.M. Duarte [eds], *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Mateo, M.A., P. Renom, M.A. Hemminga & J. Peene. 2001. Measurement of seagrass production using the <sup>13</sup>C stable isotope compared with classical O<sub>2</sub> and <sup>14</sup>C methods. *Marine Ecology Progress Series* 223: 157-165.
- Mateo, M.A., J. Romero, M. Pérez, M.M. Littler & D.S. Littler. 1997. Dynamics of Millenary Organic Deposits Resulting from the Growth of the Mediterranean Seagrass *Posidonia oceanica*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44: 103-110.
- Mateo, M.A., J.L. Sánchez-Lizaso & J. Romero. 2003. *Posidonia oceanica* 'banquettes': a preliminary assessment of the relevance for meadow carbon and nutrients budget. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56: 85-90.
- Mazzella, L & J.A. Ott. 1984. Seasonal changes in some features of *Posidonia océanica* (L) Delile leaves and epiphytes at different depths, p119-127 In Boudouresques, A jeudy de Grissac & J. Olivier [eds], *International Workshop on Posidonia beds 2*.GIS Posidonie Publishing Marseilles.
- Mazzella, L., M.B. Scipione & M.C. Buia. 1989. Spatio-Temporal Distribution of Algal and Animal Communities in a *Posidonia oceanica* Meadow. *Marine Ecology*, 10: 107-129, doi:10.1111/j.1439-0485.1989.tb00069.x.
- McKenzie, L., L. Mtwana Nordlund, B.L. Jones, L.C. Cullen-Unsworth, C.M. Roelfsema & R. Unsworth. 2020. The global distribution of seagrass meadows. *Environmental Research Letters*. Accepted.

- Mehrbach, C., C. H. Culberson, J.E. Hawley & R.M. Pytkowicz. 1973. Measurements of the apparent dissociation constants of carbonic acid in seawater at atmospheric pressure. *Limnology and Oceanography* 18: 897-907.
- Meinesz, A., G. Caye, F. Loquès, & H. Molenaar. 1991. Growth and development in culture of orthotropic rhizomes of *Posidonia oceanica*. *Aquatic Botany* 39: 367-377.
- Meinesz, A., S. Cirik, B. Akcali, F. Javel, M. Migliaccio, T. Thibaut, A. Yüksek & G. Procaccini. 2009. *Posidonia oceanica* in the Marmara Sea. *Aquatic Botany* 90: 18-22.
- Meister, G., B.A. Franz, E.J. Kwiatkowska & C.R. McClain. 2012. Corrections to the calibration of MODIS aqua ocean color bands derived from SeaWiFS data. *Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 50: doi:10.1109/IGARSS.2010.5651742.
- Merkens, J.L, L. Reimann, J. Hinkel & A.T. Vafeidisa. 2016. Gridded population projections for the coastal zone under the Shared Socioeconomic Pathways. *Global and Planetary Change* 145: 57-66.
- Michel, L.N., P. Dauby, S. Gobert, M. Graeve, F. Nyssen, N. Thelen & G. Lepoint. 2014. Dominant amphipods of *Posidonia oceanica* seagrass meadows display considerable trophic diversity. *Marine ecology* 36: 969-981.
- Mirto S., C. Arigò, L. Genovese, A. Pusceddu, C. Gambi & R. Danovaro. 2014. Nematode assemblage response to fish-farm impact in vegetated (*Posidonia oceanica*) and non-vegetated habitats Aquaculture. *Environment Interactions* 5: 17-28.
- Modigh, M., M. Lorenti & L. Mazzella. 1998. Carbon assimilation in *Posidonia oceanica*: biotic determinants. *Botanica Marina* 41: 249-256.
- Morana, C., H. Sarmento, J-P. Descy, J-M. Gasol, A.V. Borges, S. Bouillon & F. Darchambeau. 2014. Production of dissolved organic matter by phytoplankton and its uptake by heterotrophic prokaryotes in large tropical lakes. *Limnology and Oceanography* 59: 1364-1375.
- Moriarty, D. J. W., R. L. Iverson & P.C. Pollard. 1986. Exudation of organic carbon by the seagrass *Halodule wrightii* Aschers and its effect on bacterial growth in the sediment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 96: 115-126.
- Moulin, E., A. Jordens & R. Wollast. 1985. Influence of the aerobic bacterial respiration on the early dissolution of carbonates in coastal sediments, p. 196-208. In Van Grieken, R. & R. Wollast. (Ed.) *Progress in Belgian Oceanographic Research: Proceedings of a symposium held at the Palace of Academies Brussels, 3-5 March 1985*.
- Navarra, A., L. Tubiana, [ed]. 2013. *Regional Assessment of Climate Change in the Mediterranean. Volume 1: Air, Sea and Precipitation and Water*. Springer.
- Nesti, U., L. Piazza & D. Balata. 2009. Variability in the structure of epiphytic assemblages of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* in relation to depth. *Marine Ecology* 30: 276-287.
- Nicholls R.J. & A. Cazenave. 2010. Sea-Level rise and its impact on coastal zones. *Science* 328: 1517-1520.
- Noctor, G., S. Veljovic-Jovanovic, S.L. Novitskaya & C. H. Foyer. 2002. Drought and Oxidative Load in the Leaves of C3 Plants: a predominant role for photorespiration? *Annals of Botany* 89: 841-850.
- Noguchi, I. & K. Yoshida. 2008. Interaction between photosynthesis and respiration in illuminated leaves. *Mitochondrion*. 8: 87-99.
- Norro A. 1995. *Etude pluridisciplinaire d'un milieu côtier. Approches expérimentale et de modélisation de la baie de Calvi (Corse)*, 239pp. PhD Thesis, Université de Liège Belgium.

- Norro A & M. Frankignoulle. 1996. Biogeochemical box modelling at small scale. Application to the inorganic carbon cycle in the Bay of Calvi. *Ecological Modelling* 88: 101-112.
- Odum, H.T. 1956. Primary production in flowing waters. *Limnology and Oceanography* 1: 102- 117.
- Odum, H.T. 1963. Productivity measurements in Texas turtle grass and the effects of dredging an intracoastal channel. *Marine Science Institute - University of Texas* 6: 48-58.
- Odum, H.T., & R.F. Wilson. 1962. Further studies on reaeration and metabolism of Texas Bays, 1958-1960. *Marine Science Institute - University of Texas* 8: 23-55.
- Ogrinc, N., J. Fagan & J. Pezdic. 2003. Determination of organic carbon remineralization in near-shore marine sediments (Gulf of Trieste, Northern Adriatic) using stable carbon isotopes. *Organic Geochemistry* 34: 681-692.
- Olesen, B., S. Enríquez, C.M. Duarte & K. Sand-Jensen. 2002. Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 236: 89-97.
- Orth, R.J., T. J. B. Carruthers, W.C. Dennison, C.M. Duarte, J.W. Fourqurean, K.L. Heck, A.R. Hughes, G.A. Kendrick, W.J. Kenworthy, S.O. Frederick, T. Short, M. Waycott & S.L. Williams. 2006. A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. *BioScience* 56: 987-996.
- Paasche, E. 2002. A review of the coccolithophorid *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) with particular reference to growth, coccolith formation, and calcification-photosynthesis interactions. *Phycologia* 40: 503-529.
- Palomares, M.L.D., R. Froese, B. Derrick, J.J. Meeuwig, S-L.Nöel, G. Tsui, J. Woroniak, D. Zeller & D. Paulya. 2020. Fishery biomass trends of exploited fish populations in marine ecoregions, climatic zones and ocean basins. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. In press. Available online 9 July 2020, 106896. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106896>.
- Papadimitriou, S., H. Kennedy, D.P. Kennedy, C.M. Duarte & N. Marbà. 2004. Sources of organic matter in seagrass-colonized sediments: A stable isotope study of the silt and clay fraction from *Posidonia oceanica* meadows in the western Mediterranean. *Organic Geochemistry* 36: 949-961.
- Papageorgiou N., K. Sigala & I. Karakassis. 2009. Changes of macrofaunal functional composition at sedimentary habitats in the vicinity of fish farms. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 83: 561- 568.
- Pasqualini V., C. Pergent-Martini, P. Clabaut & G. Pergent. 1998. Mapping of *Posidonia oceanica* using Aerial Photographs and Side Scan Sonar: Application off the Island of Corsica (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 47: 359-367.
- Penhale, P.A. & W.O. Smith, 1977. Excretion of dissolved organic carbon by eelgrass (*Zostera marina*) and its epiphytes. *Limnology and Oceanography* 22: 400-407.
- Perez T. 2008. Impact des changements climatiques sur la biodiversité en Mer Méditerranée. CAR/ASP, 38pp. Tunis.
- Pergent, G., H. Bazairi, C. Bianchi, C Boudouresque, M. Buia, S. Calvo, P. Clabaut, M. Harmelinviviën, M. Mateo, M. Montefalcone, C. Morri, S. Orfanidis, C. Pergent-Martini, R. Semroud, O. Serrano, T. Thibaut, A. Tomasello & M. Verlaque. 2014. Climate change and Mediterranean seagrass meadows: a synopsis for environmental managers. *Mediterranean. Marine Science* 15 : 462-473.
- Pergent-Martini C., C.F. Boudouresque, V. Pasqualini & G. Pergent. 2006. Impact of fish farming facilities on *Posidonia oceanica* meadows: a review. *Marine Ecology* 27:310-319.

- Pergent, G. & C. Pergent-Martini. 1991. Leaf renewal cycle and primary production of *Posidonia oceanica* in the bay of Lacco Ameno (Ischia, Italy) using lepidochronological analysis. *Aquatic Botany* 42: 49-66.
- Pergent, G., J. Romero, C. Pergent-Martini, M. Mateo & C-F. Boudouresque. 1994. Primary production, stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Ecology Progress Series* 106: 139-146.
- Pergent, G., V. Rico-Raimondino & C. Pergent-Martini. 1997. Fate of primary production in *Posidonia oceanica* meadows of the Mediterranean. *Aquatic Botany* 59: 307-321.
- Pergent-Martini, C., V. Rico-Raimondino & G. Pergent. 1994. Primary production of *Posidonia oceanica* in the Mediterranean Basin. *Marine Biology* 120: 9-15.
- Personnic, S., C.F. Boudouresque, P. Astruch, E. Ballesteros, S. Blouet, D. Bellan-Santini, P. Bonhomme, D. Thibault-Botha, E. Feunteun, M. Harmelin-Vivien, G. Pergent, C. Pergent-Martini, J. Pastor, J-C. Poggiale, F. Renaud, T. Thibaut & S. Ruitton. 2014. An ecosystem-based approach to assess the status of a Mediterranean ecosystem, the *Posidonia oceanica* seagrass meadow. *PLoS ONE* 9(6): e98994. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098994>.
- Pierrot, D.E. Lewis & D.W.R. Wallace. 2006. MS Excel Program Developed for CO<sub>2</sub> System Calculations. ORNL/CDIAC-105a. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee. doi: 10.3334/CDIAC/otg.CO2SYS\_XLS\_CDIA105a.
- Preininger, C., G.J. Mohr, I. Klimant & O.S. Wolfbeis. 1996. Ammonia fluorosensors based on reversible lactonization of polymer-entrapped rhodamine dyes, and the effects of plasticizers. *Analytica Chimica Acta* 334: 113-123.
- Perry, C.T., L. Alvarez-Filip, N.A.J. Graham, P.J. Mumby, S.K. Wilson, P.S. Kench, D.P. Manzello, K.M. Morgan, A.B.A. Slangen, D.P. Thomson, F. Januchowski-Hartley, S.G. Smithers, R.S. Steneck, R. Carlton, E.N. Edinger, I.C. Enochs, N. Estrada-Saldívar, M.D.E. Haywood, G. Kolodziej, G.N. Murphy, E. Pérez-Cervantes, A. Suchley, L. Valentino, R. Boenish, M. Wilson & C. Macdonald. 2018. Loss of coral reef growth capacity to track future increases in sea level. *Nature* 558: 396-400. <https://doi.org/10.1038/s41586->
- Peterson, B.J. 1980. Aquatic primary productivity and the <sup>14</sup>C-CO<sub>2</sub> method: a history of the productivity problem. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 11: 359-385.
- Prado, P., F. Tomas, T. Alcoverro & J. Romero. 2007. Extensive direct measurements of *Posidonia oceanica* defoliation confirm the importance of herbivory in temperate seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series* 340: 63-71.
- Prado, P., T. Alcoverro & J. Romero. 2010. Influence of nutrients in the feeding ecology of seagrass (*Posidonia oceanica* L.) consumers: a stable isotopes approach. *Marine Biology* 157: 715-724.
- Rabouille, C., B. Bombled, M. Poulin, N. Flipo & F. Peron. 2006. Fonctionnement trophique des rivières amont: premiers essais de suivi d'oxygène dans le Grand Morin, LSCE- UMR CEACNRS, CIG UMR Sysiphe, Ecole des Mines, UMR Sysiphe.
- Rahmstorf, S. 2007. A Semi-Empirical Approach to Projecting Future Sea-Level Rise. *Science* 315: 368-370.
- Raitsos, D.E., G. Beaugrand, D. Georgopoulos, A. Zenetos, A.M. Pancucci-Papadopoulou, A. Theocharis & E. Papathanassiou. 2010. *Limnology and Oceanography*. 55: 1478-1484.
- Rasmusson, L.M. & M. Björk. 2014. Determining light suppression of mitochondrial respiration for three temperate marine macrophytes using the Kok method. *Botanica Marina* 57: 483-486.

- Raven, J.A., D.I. Walker, A.M. Johnston, L.L. Handley, & J.E. Kübler. 1995. Implications of  $^{13}\text{C}$  natural abundance measurements for photosynthetic performance by marine macrophytes in their natural environment. *Marine Ecology Progress Series* 123: 193-205.
- Raven, J.A., A.M. Johnston, J.E. Kübler, R. Korb, S.G. McInroy, L.L. Handley, C.M. Scrimgeour, D.I. Walker, J. Beardall, M. Vanderklift, J. Fredriksen & K.H. Dunton. 2002. Mechanistic interpretation of carbon isotope discrimination by marine macroalgae and seagrasses. *Functional Plant Biology* 29: 355-378.
- Reyes, E., & M. Merino. 1991. Diel dissolved oxygen dynamics and eutrophication in a shallow well-mixed tropical lagoon (Cancun, Mexico). *Estuaries* 14: 372-381.
- Ricart, A.M., M. Perez & J. Romero. 2017. Landscape configuration modulates carbon storage in seagrass sediments. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 185: 69-76.
- Richir, J., & S. Gobert. 2014. A reassessment of the use of *Posidonia oceanica* and *Mytilus galloprovincialis* to biomonitor the coastal pollution of trace elements: New tools and tips. *Marine Pollution Bulletin* 89: 390-406.
- Richir, J., W. Champenois, G. Engels, A. Abadie, S. Gobert, G. Lepoint, J. Silva, R. Santos, D. Sirjacobs & A.V. Borges. 2020. A 15-Month Survey of Dimethylsulfoniopropionate and Dimethylsulfoxide Content in *Posidonia oceanica*. *Frontiers Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00510>.
- Romero, J. 1988. Epífitos de las hojas de *Posidonia oceanica*: variaciones estacionales y batimétricas de biomasa en la pradera de las islas Medes (Girona). *Oecologia aquatic* 9: 19-25.
- Romero, J., M. Pérez, M.A. Mateo & E. Sala. 1994. The belowground organs of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* as a biogeochemical sink. *Aquatic Botany* 47:13-19.
- Romero, J., G. Pergent, C. Pergent-Martini, M.A. Mateo & C. Regnier. 1992. The detritic compartment in a *Posidonia oceanica* meadow: litter features, decomposition rates and mineral stocks. *Marine Ecology*. 13: 69-83.
- Rondiat, E. 2020. Evolution spatiale et temporelle de l'herbier de *Posidonia oceanica* (L.) Delile (1813) dans la Baie de la Revellata (Calvi, Corse). *Mémoire de Master*, 81pp. Université de Liège.
- Ruiza, M, L. Marín-Guirao, R. García-Muñoz, A. Ramos-Seguraa, J. Bernardeau-Estellera, M. Pérez, N. Sanmartí, Y. Ontoria, J. Romero, R. Arthur, T. Alcoverro, & G. Procaccin. 2018. Experimental evidence of warming-induced flowering in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Pollution Bulletin* 134: 49-54.
- Ruiz-Halpern, S., R. Vaquer-Sunyer & C.M. Duarte. 2014. Annual benthic metabolism and organic carbon fluxes in a semi-enclosed Mediterranean bay dominated by the macroalgae *Caulerpa prolifera*. *Frontiers in Marine Science*. 1: 67. doi: 10.3389/fmars.2014.00067.
- Sandoval-Gil, J., A. Alexandre, R. Santos & V. F. Camacho-Ibar. 2016. Nitrogen Uptake and Internal Recycling in *Zostera marina* Exposed to Oyster Farming: Eelgrass Potential as a Natural Biofilter. *Estuaries and Coasts* 39: 1694-1708.
- Santos, R., J. Silva, A. Alexandre, N. Navarro, C. Barrón, & C.M. Duarte. 2004. Ecosystem metabolism and carbon fluxes of a tidally dominated coastal lagoon. *Estuaries* 27: 977-985.
- de los Santos, C.B., D. Krause-Jensen, T. Alcoverro, N. Marbà, C.M. Duarte, M.M. van Katwijk, M. Pérez, J. Romero, J.L. Sánchez-Lizaso, G. Roca, E. Jankowska, J.L. Pérez-Lloréns, J. Fournier, M. Montefalcone, G. Pergent, J.M. Ruiz, S. Cabaço, K. Cook, R.J. Wilkes, F.E. Moy, G. Muñoz-Ramos Trayter, X. Seglar Arañó, D.J. de Jong, Y. Fernández-Torquemada, I. Auby, J.J. Vergara & R. Santos. 2019. Recent trend reversal for declining European seagrass meadows. *Nature Communications* 10: 3356 .doi:10.1038/s41467-019-11340-4.

- Serranoa, O., M.A. Mateo, A. Dueñas-Bohórquez, P. Renoma, J.A. López-Sáez & A. Martínez Cortizas. 2011. The *Posidonia oceanica* marine sedimentary record: A Holocene archive of heavy metal pollution. *Science of the Total Environment* 409: 4831-4840.
- Sirjacobs, D., J. le Carrer, L. Katz, A. Agüera, A. Donnay, C. Carré, M. Leduc, B. Danis, S. Gobert & P. Lejeune. 2019. Completing forty years of investigation on macroalgal distribution in Calvi bay (Corsica, France). 7th European Phycology Congress - EPC7. Poster.
- Short, F., T. Carruthers, W. Dennison & M. Waycott. 2007. Global seagrass distribution and diversity: A bioregional mode. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 350, 3-20.
- Short, T. & S.L. Williams. 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 12377-12381.
- Skliris, N., A. Goffart, J.H. Hecq, & S. Djenidi. 2001. Shelf-slope exchanges associated with a steep submarine canyon off Calvi (Corsica, NW Mediterranean Sea): A modeling approach. *Journal of geophysical research* 106: 19.883-19.901.
- Smith, S.V., and J.T. Hollibaugh. 1993. Coastal metabolism and the oceanic carbon balance. *Reviews of Geophysics* 31: 75-89.
- Soullard, M., I. Bourge, J. Fogel, D. Lardinois, T. Mathieu, C. Veeschkens, D. Bay, P. Dauby & J-M. Bouqueneau. 1994. *Evolution of the shoot density of the Posidonia seagrass bed of Calvi Bay (Corsica)*. *Vie et Milieu* 44: 199-201.
- Sturaro, N., S. Caut, S. Gobert, J-M. Bouqueneau & G. Lepoint. Trophic diversity of idoteids (Crustacea, Isopoda) inhabiting the *Posidonia oceanica* litter. *Marine Biology* 157: 237-247.
- Takahashi, T., J. Olafsson, J. Goddard, D.W. Chipman, & S.C. Sutherland. 1993. Seasonal variation of CO<sub>2</sub> and nutrients in the high-latitude surface oceans: A comparative study. *Global Biogeochemical Cycles* 7: 843- 878.
- Takahashi, T., S.C. Sutherland, C. Sweeney, A. Poisson, N. Metzl, B. Tilbrook, N.R. Bates, R. Wanninkhof, R.A. Feely, C. Sabine, J. Olafsson & Y. Nojiri. 2002. Global sea-air CO<sub>2</sub> flux based on climatological surface ocean pCO<sub>2</sub>, and seasonal biological and temperature effects. *Deep Sea Research II* 49: 1601-1622.
- Telesca, L., A. Belluscio, A. Criscoli, G. Ardizzone, E.T. Apostolaki, S. Fraschetti, M. Gristina, L. Knittweis, C.S. Martin, G. Pergent, A. Alagna, F. Badalamenti, G. Garofalo, V. Gerakaris, M-L. Pace, C. Pergent-Martini & M. Salomidi. 2015. Seagrass meadows (*Posidonia oceanica*) distribution and trajectories of change. *Scientific Reports* 5: 12505.
- Tengberg, A., J. Hovdenes, H.J. Andersson, O. Brocandel, R.Diaz, D.Hebert, T. Arnerich, C. Huber, A. Körtzinger, A. Khripounoff, F. Rey, C. Rønning, J. Schimanski, S. Sommer & A. Stangelmayer. 2006. Evaluation of a lifetime-based optode to measure oxygen in aquatic systems. *Limnology and Oceanography: Methods* 4: 7-17.
- Thyssen, M., G.J. Grégori, J-M. Grisoni, M.L. Pedrotti, L. Mousseau, L.F. Artigas, S. Marro, N. Garcia, O. Passafiume & M.J. Denis. 2014. Onset of the spring bloom in the northwestern Mediterranean Sea: influence of environmental pulse events on the in situ hourly-scale dynamics of the phytoplankton community structure. *Frontiers in Microbiology* 5: 387. doi:10.3389/fmicb.2014.00387.
- Tomas, F.D. Álvarez-Cascos, X. Turon & J. Romero. 2006. Differential element assimilation by sea urchins *Paracentrotus lividus* in seagrass beds: implications for trophic interactions. *Marine Ecology Progress Series* 306: 125-131.

- Tomasello, A., G. Di Maida, S. Calvo, M. Pirrotta, M. Borra & G. Procaccini. 2009. Seagrass meadows at the extreme of environmental tolerance: the case of *Posidonia oceanica* in a semi-enclosed coastal lagoon. *Marine Ecology* 30: 288-300.
- Touchette, B.W. & J.M. Burkholder. 2000. Overview of the physiological ecology of carbon metabolism in seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 169-205.
- Trevathan-Tackett, S.M., J.R. Seymour, D.A. Nielsen, P.I. Macreadie, T.C. J.J. Sanderman, J. Baldock, J.M. Howes, A.D.L. Steven & P.J. Ralph. 2017. Sediment anoxia limits microbial-driven seagrass carbon remineralization under warming conditions. *FEMS Microbiology Ecology* 93, doi 10.1093/femsec/fix033.
- UN. 2020. <https://www.un.org/fr/sections/issues-depth/population/index.html>.
- UNCTAD. 2019. Review of maritime transport 2018. New York. October 2018. [https://unctad.org/en/PublicationsLibrary/rmt2019\\_en.pdf](https://unctad.org/en/PublicationsLibrary/rmt2019_en.pdf).
- Unsworth, R.K.F., Nordlund L.M. & L.C. Cullen-Unsworth. 2019. Seagrass meadows support global fisheries production. *Conservation Letters* 12:e12566. <https://doi.org/10.1111/conl.12566>.
- UNWTO. 2019. Faits saillants du tourisme international. <https://www.e-unwto.org/doi/pdf/10.18111/9789284421251>.
- Van Dam, B.R., C. Lopes, C.L. Osburn & J.W. Fourqurean. 2019. Net heterotrophy and carbonate dissolution in two subtropical seagrass meadows. *Biogeosciences* 16: 4411-4428, 2019, <https://doi.org/10.5194/bg-16-4411-2019>.
- Vassallo, P., C. Paoli, A. Rovere, M. Montefalcone, C. Morri & C.N. Bianchi. 2013. The value of the seagrass *Posidonia oceanica*: a natural capital assessment. *Marine Pollution Bulletin* 75: 157-167.
- Velimirov, B., P. Lejeune, A. Kirschner, M. Jousseume, A. Abadie, D. Pête, P. Dauby, J. Richir & S. Gobert. 2016. Estimating carbon fluxes in a *Posidonia oceanica* system: Paradox of the bacterial carbon demand. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 171: 23-34.
- Vermeulen, S. 2012. Spatial and temporal responses of marine gastropods and biofilms to urban wastewater pollution in a Mediterranean coastal area. Thèse de Doctorat, 212pp. Université de Liège.
- Vitousek, S., P.L. Barnard, & P. Limber. 2017. Can beaches survive climate change? *Journal of Geophysical Research: Earth Surface* 122:1060-1067.
- Vizzini, S., G. Sarà, R.H. Michener & A. Mazzola. 2002. The role and contribution of *Posidonia oceanica* (L.) Delile organic matter for secondary consumer as revealed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. *Acta Oecologica* 23: 277-285.
- Waycott, M., G. Procaccini, D.H. Les & T.B.H. Reusch. 2006. Seagrass Evolution, Ecology and Conservation: A Genetic Perspective, p 25-50. In A.W.D. Larkum, R.J. Orth, and C.M. Duarte [eds], *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Dordrecht, Netherlands.
- Waycott, M., C.M. Duarte, T.J.B. Carruthers, R.J. Orth, W.C. Dennison, S. Olyarnik, A. Calladine, J.W. Fourqurean, K.L. Heck, A.R. Hughes, G.A. Kendrick, W.J. Kenworthy, F.F.T. Shortk & Susan L. Williamse. 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 12377-12381.
- Waycott, M., E. Biffin & D.H. Les. 2018. Systematics and Evolution of Australian Seagrasses in a Global Context. In: Larkum A., Kendrick G., Ralph P. [eds], *Seagrasses of Australia*. Springer, Cham.

- Williams, S.L. 2007. Introduced species in seagrass ecosystems: status and concerns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 350: 89-110.
- Weiss, R.F. & B.A. Price. 1980. Nitrous oxide solubility in water and seawater. *Marine Chemistry* 8: 347-359.
- Wollast, R. 1998. Evaluation and comparison of the global carbon cycle in the coastal zone and in the open ocean, p. 213-252. *In* K. H. Brink and A. R. Robinson [eds], *The global coastal ocean*. John Wiley and Sons.
- Yates, K.K. & R.B. Halley. 2006. Diurnal variation in rates of calcification and carbonate sediment dissolution in Florida Bay. *Estuaries and Coasts* 29:24-39.
- Ziegler, S. & R. Benner. 2000. Effects of solar radiation on dissolved organic matter cycling in a subtropical seagrass meadow. *Limnology and Oceanography* 45: 257-266.
- Zieman J.C. 1974. Methods for the study of the growth and production of turtle grass, *thalassia testudinum* konig. *Aquaculture* 4: 139-143.
- Zenetos, A. 2010. Trend in aliens species in the Mediterranean. An answer to Galil, 2009 «Taking stock: inventory of alien species in the Mediterranean Sea». *Biological Invasions* 12: 3379-3381.

Liste des publications,  
colloques et congrès scientifiques

# Liste des publications, colloques et congrès scientifiques

## Liste des publications

### Herbier à *P. oceanica*

Abadie, A., A.V.Borges, **W. Champenois** & S. Gobert. 2017. Natural patches in *Posidonia oceanica* meadows: the seasonal biogeochemical pore water characteristics of two edge types. *Marine Biology* 164: 166.

**Champenois, W.** & A.V. Borges. 2012. Seasonal and interannual variations of community metabolism rates of a *Posidonia oceanica* seagrass meadow, *Limnology and Oceanography* 57: 347-361.

**Champenois, W.** & A.V Borges. 2019. Inter-annual variations over a decade of primary production of the seagrass *Posidonia oceanica*. *Limnology and Oceanography* 64: 32-45. doi.org/10.1002/lno.11017.

**Champenois, W.** & A.V Borges. 2020. Net community metabolism of a *Posidonia oceanica* meadow. *Limnology and Oceanography*. Submitted.

Felisberto, F., S. M. Jesus, F. Zabel, R. Santos, J. Silva, S. Gobert, S. Beer, M. Björk, S. Mazzuca, G. Procaccini, J. W. Runcie, **W. Champenois** & A. V. Borges. 2015. Acoustic monitoring of O<sub>2</sub> production of a seagrass meadow. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 464: 75–87.

Mazzuca, S., M. Björk, S. Beer, P. Felisberto, S. Gobert, G. Procaccini, J. Runcie, J. Silva, A. V. Borges, C. Brunet, P. Buapet, **W. Champenois**, M. M. Costa, D. D'Esposito, M. Gullström, P. Lejeune, G. Lepoint, I. Olivé, L. M. Rasmusson, J. Richir, M. Ruocco, I. A. Serra, A. Spadafora & Rui Santos. 2013. Establishing research strategies, methodologies and technologies to link genomics and proteomics to seagrass productivity, community metabolism, and ecosystem carbon fluxes. *Frontiers in Plant Science*. 4: 1-19.

### Dimethylsulfoniopropionate et dimethylsulfoxyde dans *P. oceanica*

Borges, A.V & **W. Champenois**. 2015. Seasonal and spatial variability of dimethylsulfoniopropionate (DMS) in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Aquatic Botany* 125: 72–79.

Borges, A.V. & **W. Champenois**. 2017. Preservation protocol for dimethylsulfoniopropionate and dimethylsulfoxyde analysis in plant material of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*, and re-evaluation of dimethylsulfoniopropionate leaf content. *Aquatic Botany* 143: 8-10.

**Champenois, W.** & A.V. Borges. 2019. Determination of dimethylsulfoniopropionate and dimethylsulfoxyde in *Posidonia oceanica* leaf tissue. *MethosX* 6: 56-62.

Richir, J., **W. Champenois**, G. Engels, A. Abadie, S. Gobert, G. Lepoint, J. Silva, R. Santos, D. Sirjacobs & A. V. Borges. 2020. A 15-Month Survey of Dimethylsulfoniopropionate and Dimethylsulfoxyde Content in *Posidonia oceanica*. *Frontiers Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00510>.

### Autres:

Borges A.V., S. Bouillon, G. Abril, B. Delille, D. Poirier, M-V. Commarieu, G. Lepoint, C. Morana, **W. Champenois**, P. Servais, J-P. Descy & F Darchambeau. 2012. Variability of carbon dioxide and methane in the epilimnion of Lake Kivu, 47-66. in Descy, J.-P., Darchambeau, François, Schmid, M. (Eds.) *Lake Kivu: Limnology and biogeochemistry of a tropical great lake*. *Aquatic Ecology Series* 5. DOI 10.1007/978-94-007-4243-7\_4. Springer Science+Business Media B.V. 2012.

- Borges, A., **W. Champenois**, N. Gypens, B. Delille & J. Harlay. 2016. Massive marine methane emissions from near-shore shallow coastal areas. *Scientific Report* 6: 27908.
- Borges, A.V., C. Royer, J. Lapeyra Martin, **W. Champenois** & N. Gypens. 2019. Response of marine methane dissolved concentrations and emissions in the Southern North Sea to the European 2018 heatwave. *Continental Shelf Research*. 190: 104004.
- Borges, A.V., G. Speeckaert, **W. Champenois**, M. Scranton & N. Gypens. 2017. Productivity and temperature as drivers of seasonal and spatial variations of dissolved methane in the Southern Bight of the North Sea. *Ecosystems* DOI: 10.1007/s10021-017-0171-7.
- Speeckaert, G., A. V.Borges, **W.Champenois**, C. Royera & N. Gypens. 2018. Annual cycle of dimethylsulfoniopropionate (DMSP) and dimethylsulfoxide (DMSO) related to phytoplankton succession in the Southern North Sea. *Science of The Total Environment*. 622–623: 362-372
- Gazeau, F, A. Sallon, L. Maugendre, J. Louis, W. Dellisanti, M. Gaubert, P. Lejeune, S. Gobert, A.V. Borges, J. Harlay, **W. Champenois**, S. Alliouane, V. Taillandier, F. Louis, G. Obolensky, J.-M. Grisoni & C. Guieu. 2016. First mesocosm experiments to study the impacts of ocean acidification on plankton communities in the NW Mediterranean Sea (MedSea project). *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 186: 11-29.
- Van der Linden, F.C, J.-L. Tison, **W. Champenois**, S. Moreau, G. Carnat, M. Kotovitch, F. Fripiat, F. Deman, A. Roukaerts, F. Dehairs, S. Wauthy, A. Lourenço, F. Vivier, T. Haskell & B. Delille. 2020. Sea ice CO<sub>2</sub> dynamics across seasons: impact of processes at the interfaces. *Journal of Geophysical Research. Oceans*. 152. <https://doi.org/10.1029/2019JC015807>.

## Liste des colloques et congrès scientifiques

### Herbier à *P. oceanica*

- Borges, A., B. Delille, J.-M. Beckers, M. Grégoire, P. Lejeune, L.-S. Schiettecatte & **W. Champenois**. First year of results from a mooring over a *Posidonia Oceanica* seagrass meadow (Corsica, France). EGU General Assembly. 13-18 April 2008. Vienna, Austria. Communication orale.
- Champenois, W.**, B. Delille, J.-M. Beckers, M. Grégoire & A. Borges. First two years of results from a mooring over a *Posidonia Oceanica* seagrass meadow (Corsica, France). Mediterranean Seagrass Workshop 09. 6-10 September 2009. Hvar. Croatia. Poster.
- Champenois, W.**, B. Delille, J.-M. Beckers, M. Grégoire & A. Borges. Results of two years of a mooring over a *Posidonia Oceanica* seagrass meadow (Corsica, France). EGU General Assembly. 19-24 April 2009. Vienna, Austria. Poster.
- Champenois, W.**, G. Lepoint, B. Delille, M.-V. Commarieu, M. Grégoire, J.-M. Beckers & A. Borges. Evaluation of metabolic rates in various communities in the Bay of Calvi using optodes based on different approaches. 42nd International Liege Colloquium on Ocean Dynamics, Multiparametric observation and analysis of the Sea. 26-30 April 2010. Liège, Belgium. Communication orale.
- Champenois, W.**, B. Delille, G. Lepoint, J.-M. Beckers, M. Grégoire & A. Borges. Three years of results from a mooring over a *Posidonia Oceanica* seagrass meadow (Corsica, France). EGU General Assembly. 02-07 April 2010. Vienna, Austria. Poster.
- Champenois, W.**, B. Delille, G. Lepoint, J.-M. Beckers, M. Grégoire & A. Borges. Three years of results from a mooring over a *Posidonia Oceanica* seagrass meadow (Corsica, France). Commission Internationale pour l'Exploration Scientifique de la mer Méditerranée (CIESM) Congress. 10-14 May 2010. Poster.

- Champenois, W.**, G. Lepoint, B. Delille, M-V. Commarieu, M. Grégoire, J-M. Beckers & A. Borges. Evaluation of metabolic rates in various benthic communities in the Bay of Revellata (Corsica) using optode. EGU General Assembly. 03-08 April 2011. Vienna, Austria. Poster.
- Champenois, W.** & A. Borges. Seasonal and inter-annual variations of community metabolism rates of a *Posidonia oceanica* seagrass meadow. EGU General Assembly. 22-27 April 2011. Vienna, Austria. Poster.
- Champenois, W.**, G. Lepoint & A. Borges. Evaluation of gross primary production, community respiration, and net community production in various benthic communities (*Posidonia oceanica* seagrass meadow, *Posidonia oceanica* litter, epilithic macro-algae) in the Bay of Revellata (Corsica) using optodes. 45th International Liege Colloquium, Primary production in the ocean: from the synoptic to the global scale. 13-17 May 2013. Liège. Belgium. Poster.
- Champenois, W.** & A. Borges Seasonal and inter-annual variations of gross primary production, community respiration, and net community production of a seagrass meadow. 45th International Liege Colloquium, Primary production in the ocean: from the synoptic to the global scale. 13-17 May 2013. Liège. Belgium. Communication orale.
- Champenois, W.** & A. Borges. Seasonal and inter-annual variations of community metabolism rates of a *Posidonia oceanica* seagrass meadow based on continuous oxygen measurements with optodes. 46th international Liège colloquium, Low oxygen environments in marine, estuarine and fresh waters. 5-9 May 2014. Liège, Belgique. Poster.
- Felisberto, P, F. Zabel, O. Rodriguez, P. Santos, S.M. Jesus, **W. Champenois**, A. Borges & R. Santos. Using active and passive acoustics to assess O<sub>2</sub> production of a *Posidonia oceanica* meadow. Workshop Seagrasses in Europe: Threats, Responses and Management. 4-6 March 2014. Olhão, Portugal. Poster.
- Felisberto, P, F. Zabel, O. Rodriguez, P. Santos, S.M. Jesus, **W. Champenois**, A. Borges & R. Santos. Correlation between the acoustic noise field measured in a *Posidonia oceanica* bed and the photosynthetic activity. 46th international Liège colloquium, Low oxygen environments in marine, estuarine and fresh waters. 5-9 May 2014. Liège, Belgique. Poster.
- Lepoint, G., A. Borges, F. Darchambeau, P. Dauby, T. Mascart, F. Remy & **W. Champenois**. A descriptive study of physico-chemical characteristics of *Posidonia oceanica* litter accumulation. 10th International Seagrass Biology Workshop (25-30 November, Rio de Janeiro, Brazil). 25-30 November 2012. Poster.
- Lepoint, G., A. Borges, **W. Champenois**, F. Darchambeau, P. Dauby, S. Gobert, T Mascart, L. Michel, F. Remy, N. Sturaro & M. De Troch. Diversity, dynamics and trophic ecology of animal communities associated to *Posidonia oceanica* (L.) Delile macrophyto detrital accumulation: synthesis of a ten year study. International Seagrass Biology Workshop (ISBW 12). 16-22 October 2016. Nant Gwrtheyrn, U.K. Poster.
- Santos, R., J. Silva, I. Olivé, M. Mendes, S. Cabaço, A. Borges, **W. Champenois** & J. Runcie. Seagrass production: linking individual, community and ecosystem carbon fluxes. 22nd Biennial CERF Conference Toward Resilient Coasts & Estuaries, Science for Sustainable Solutions. 3-7 November 2013. San Diego, USA. Communication orale.
- Schiettecatte, L-S., **W. Champenois**, B. Delille & A.V. Borges. Preliminary results of continuous oxygen measurement above a *Posidonia oceanica* seagrass bed in the Bay of Calvi (Corsica). EGU General Assembly. 15-20 April 2007. Vienna, Austria. Poster.

## Autres

- Borges, A., **W. Champenois**, N. Gypens, B. Delille, J. Harley, Nechad, T. Vandenberghe, F. Strodde, K. De Cauwer & R. Lagring. Methane dynamics in the Belgian coastal zone, a contribution to the BELSPO project “4 decades of Belgian marine monitoring” (4Demon). North Sea Open Science Conference. 7-10 November 2016. Ostende, Belgique. Poster.
- Borges, A., G. Speeckaert, **W. Champenois**, M. Sranton & N. Gypens. Temperature, productivity and sediment characteristics as drivers of seasonal and spatial variations of dissolved methane in the near-shore coastal areas (Belgian coastal zone, North Sea). EGU General Assembly. 23-28 April 2017. Vienna, Austria. Poster.
- Borges, A., **W. Champenois**, M. Sranton, F. Strobbe, T. Vandenberghe, R. Lagring & N. Gypens. Productivity and temperature as drivers of seasonal, spatial and long-term variations of dissolved methane in the Southern Bight of the North Sea. 50th International Liege Colloquium on Ocean Dynamics. 28 May-1 June 2018. Poster.
- Borges, A. & **W. Champenois**. Inter-annual variations over a decade of primary production of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. 50th International Liege Colloquium on Ocean Dynamics. 28 May-1 June 2018. Poster.
- Borges, A., C. Colin, M. Lapeyra, M. Sranton, **W. Champenois** & N. Gypens. Productivity and temperature as drivers of seasonal and spatial variations of dissolved methane in the Southern Bight of the North Sea. EGU General Assembly. 4-8 May 2020. Vienna, Austria. Poster.
- Carnat, G., J. Zhou, T. Papakyriakou, B. Delille, V. Schoemann, **W. Champenois**, F. Fripiat, T.G. Haskell & J-L. Tison. Fluxes of dimethylsulfide from warming sea ice. SOLAS Open Science Conference. 7-10 May 2012. Cle Elum USA. Poster.
- Chasse, G., J.J. Middelburg, B. Bruno, **W. Champenois**, M-V. Commarieu & A. Borges. Joint analysis of the seasonal and spatial variability of carbon dioxide, methane and nitrous oxide in the Scheldt estuary. 42nd International Liege Colloquium on Ocean Dynamics, Multiparametric observation and analysis of the Sea. 26-30 April 2010. Liège, Belguim. Poster.
- Delille, B., T. Haskell, **W. Champenois**, B. Heinech, J. Zhou, V. Schoemann, G. Carnat, F. Fripiat, T. Goossens, S. Moreau, M. Vancoppenolle, F. Vivier, A. Lourenço & J-L. Tison. Year Round survey of Ocean-Sea Ice-Air Exchanges – the YROSLAE survey. International Symposium on Sea Ice in a Changing Environment. 10-14 March 2014. Hobart, Austria. Communication orale.
- Delille, B., F. Van Der Linden, F. Fripiat, **W. Champenois**, B. Heinesch, J. Zhou, V. Schoemann C. Carnat, S. Moreau, F. Vivier, A. Lourenço, M. Kotovitch, T. Haskell & J-L. Tison. Year Round Survey of Ocean-Sea Ice-Air Exchanges – the YROSLAE survey. SOLAS Open Science Conference 2015. 7-11 September 2015. Liel, Germany. Poster.
- Delille, B., M. Kotovitch, F. Van Der Linden, D. Nomura, **W. Champenois**, B. Heinesch, N-X. Geilfus, J. Zhou & J-L. Tison. How snow affects air-sea ice CO<sub>2</sub> fluxes. Workshop on Chemical Atmosphere-Snow-Sea Ice Interaction (CASSII). 13-15 October 2014. Cambridge, U.K. Poster.
- Delille, B., F. Van Der Linden, M. Kotovitch, F. Fripiat, M. Vancoppenolle, **W. Champenois**, S. Moreau, G. Carnat, A. Roukaerts, F. Dehairs, T. Haskell & J-L. Tison. Highly productive, yet heterotrophic, and still pumping CO<sub>2</sub> from the atmosphere: A land fast ice paradigm? International Symposium on Polar Environmental Change and Public Governance. 21-22 October 2016. Wuhan. R.P. China. Communication orale.
- Schoemann, V., J.T.M. De Jong J-L. Tison, T. Haskell, H. de Baar, **W. Champenois**, J. Zhou, G. Carnat, T. Goossens, S. Moreau & B. Delille. Land-fast sea ice of McMurdo Sound as a source of bio-essential trace metals for primary productivity in the Ross Sea, Antarctica. International Symposium on Sea Ice in a Changing Environment. 10-14 March 2014. Hobart, Australia. Communication orale.

Van der Linden, F., S. Moreau, **W. Champenois**, B. Heinesch, M. Kotovitch, G. Carnat, F. Fripiat, J. Zhou, T. Haskell, J-L. Tison & B. Delille. Antarctic sea ice trophic status. SCAR Biology Symposium. 10-14 Juillet 2017. Leuven, Belgium. Poster.

Van der Linden, F., S. Moreau, **W. Champenois**, B. Heinesch, M. Kotovitch, G. Carnat, F. Fripiat, F. Derman, F. Dehairs, T. Haskell, J-L. Tison & B. Delille. Antarctic landfast sea ice: autotrophy vs heterotrophy, sink vs source of CO<sub>2</sub> Open Science Conference POLAR2018. 18-23 Juin 2018.

Van der Linden, F., S. Moreau, J-L. Tison, **W. Champenois**, M. Kotovitch, G. Carnat, F. Fripiat, Derman, F. Dehairs, A. Roukaerts, T. Haskell & B. Delille. CO<sub>2</sub> transfer in landfast sea ice: impact of processes at the interfaces. IGS Sea Ice Symposium. 19-23 août 2019. Winnipeg. Canada. Poster.

La population humaine croit de manière exponentielle avec un déplacement de plus en plus marqué vers la zone côtière. On estime que plus de 70% de la population mondiale vivra et/ou travaillera à moins de 100 km des côtes d'ici 2050. Ce changement déjà en route depuis des décennies, a et va encore imposer des bouleversements considérables aux écosystèmes côtiers. De plus, les changements climatiques vont lourdement impacter les littoraux mondiaux et leurs biotopes (augmentation du niveau de l'océan, changement du régime des vents, hausse de la température de l'eau de mer,...). Or la frange littorale de l'océan est la source de près de 40% des biens et services rendus à l'humanité par l'ensemble des écosystèmes mondiaux. Il est donc important d'étudier les différents écosystèmes côtiers en terme biogéochimique pour suivre leur évolution. La compréhension de l'interdépendance entre ces processus et de la réponse des écosystèmes côtiers aux facteurs de stress environnementaux et humains permettra de mieux les gérer mais aussi de mieux les protéger.

C'est dans ce contexte et ce but que nous avons effectué un suivi des flux du métabolisme à l'échelle de la communauté sur un herbier à *Posidonia oceanica* en Baie de Calvi (Corse, France) par -10 m de fond. Ce suivi contribue à l'étude de la biologie et écologie de l'herbier de posidonie mené depuis les années 1970 sur ce site par l'ULiège grâce à STARESO. Ce suivi a été réalisé à haute fréquence sur une durée de 12 ans (2006-2018) grâce à un mouillage permanent muni d'oxymètres (optodes). Ce dispositif nous a permis de déterminer, par bilan de masse d'O<sub>2</sub>, la production primaire brute (PPB), la respiration communautaire (RC) et la production communautaire nette (PCN) pour 3275 cycles de 24h. Il apparaît clairement que la PPB, RC et PCN sont hautement variables et ce quel que soit la fenêtre temporelle (jour, saison et année). La variabilité au jour le jour, de même que saisonnière suit celle de l'insolation solaire. Par contre, le suivi à haute fréquence durant 12 ans nous a permis de montrer que l'insolation, la température de l'eau de surface et la concentration en Chlorophylle *a* étaient les paramètres principaux responsables des variations interannuelles des flux métaboliques. Ce suivi nous a aussi permis d'enregistrer les réponses de l'herbier à des situations aujourd'hui extrêmes (vagues de chaleur, absence de tempête automnale,..) qui pourraient devenir la norme pour le pourtour méditerranéen dans le futur avec les changements climatiques. Actuellement le maximum de PPB a lieu fin du printemps-début d'été (Mai-Juillet), période durant laquelle la durée d'ensoleillement est à son maximum alors que la température de l'eau est optimale (entre 17 et 20°C), le maximum de température de l'eau de surface (~24°C) n'arrivant que fin août.

Avec un réchauffement de 3°C de l'eau de surface attendu pour 2100 sur la totalité de l'année cette conjonction favorable à la posidonie de lumière/température ne sera plus maintenue. Les modèles climatiques montrent que la fréquence des tempêtes en automne et en hiver va diminuer dans les prochaines décennies. Les données récoltées pendant les années caractérisées par l'absence de tempêtes automnales et/ou d'hiver peu venteux et doux ont montré une diminution importante aussi bien de la PPB que de la RC. Nous avons montré que cette diminution était certainement liée à la non exportation de la litière, ce qui a pour conséquence de faire écran à la lumière solaire sur le benthos empêchant par la même le développement d'une flore sciaphylle. De plus, une part importante des nutriments stockés par *P. oceanica* est captée dans la colonne d'eau par les feuilles. Des hivers doux et calmes sont propices à une stratification précoce de la colonne d'eau, ce qui renforce le caractère oligotrophe de celle-ci. Un mouillage permanent muni d'oxymètres s'est donc avéré être un outil efficace, robuste et performant pour réaliser un suivi de l'herbier à *P. oceanica*.

Nous avons déployé des cloches d'incubation benthiques dans les trois premières années de ce suivi ce qui nous a permis de réaliser un bilan complet en terme de carbone organique et inorganique. Nous pouvons affirmer que l'herbier à *P. oceanica* est très majoritairement autotrophe au niveau de la communauté car sur base annuelle, la PPB estimée est supérieure à la -RC (PCN >0) avec 83, -60 et 23 mol de C m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> pour respectivement la PPB, la RC et la PCN. Sur les 3275 cycles de 24 h, la PCN a été positive près de 90% du temps. Les incubations benthiques nous ont permis de montrer que l'herbier était le lieu d'une dissolution nette de carbonate à hauteur de 7 mol Ca CO<sub>3</sub> m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>. Dans les conditions de pH et d'alcalinité carbonatée de l'eau de mer, cela implique un puits supplémentaire de 4 moles de CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> à ajouter aux 23 moles de CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> nécessaire pour soutenir la PCN. L'écosystème à *P. oceanica* à -10 m en Baie de Calvi constitue donc un puits de CO<sub>2</sub> à hauteur de 27 moles de CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup>.