

THESE

Pour obtenir le diplôme de doctorat

Spécialité : Physiologie et Biologie des Organismes – Populations - Interactions Préparée au sein de l'Université de Caen Normandie

Modélisation des interactions trophiques et non trophiques entre les producteurs primaires microphytobenthiques et la coque commune (*Cerastoderma edule*) au sein d'un écosystème estuarien : la Baie des Veys, Normandie, France.

Présentée et soutenue par

Christiane RAKOTOMALALA

Thèse soutenue publiquement le 29 Juin 2016 devant le jury composé de		
Mr Pierre-Guy Sauriau	Chargé de recherche CNRS – HDR Univ. de la Rochelle	Rapporteur
Mr Laurent Barillé Professeur – Univ. de Nantes Rapporteur		Rapporteur
Mme Nathalie Niquil	Directrice de recherche CNRS – Univ. de Caen Normandie	Examinateur
Mr Koen Sabbe Professeur – Univ. de Ghent		Examinateur
Mr Sébastien Lefebvre	Professeur – Univ. de Lille 1	Examinateur
Mme Karine Grangeré	Maître de Conférences – Univ. de Caen Normandie	Encadrante scientifique
Mr Francis Orvain	Maître de Conférences – HDR - Univ. de Caen Normandie	Directeur de thèse

Thèse dirigée par Francis Orvain, UMR BOREA, Université de Caen Normandie







Ce travail de recherche a été réalisé au sein de l'Ecole Doctorale Normande de Biologie Integrative, Santé et Environnement (EdNBISE), auprès du laboratoire de Biologie des ORganismes et Ecosystèmes Aquatiques (UMR BOREA) de l'Université de Caen Normandie.



Cette thèse a été financée par le Conseil régional de Basse-Normandie et l'Agence de l'Eau Seine Normandie





Sommaire

R	Remerciements			ix	
Li	Liste des Figures				
Li	ste d	les Tab	oleaux	xv	
1	Inti	roducti	ion générale	1	
	1.1	Ecosys	stèmes estuariens	3	
	1.2	Flux d	le matières et d'énergie en estuaire	5	
		1.2.1	Processus hydrosédimentaire	5	
			1.2.1.1 Influence marine, fluviale et éolienne	5	
			1.2.1.2 La dynamique sédimentaire	7	
		1.2.2	Facteurs abiotiques de la production primaire	10	
	1.3	Intera	ctions entre les communautés	11	
		1.3.1	Interactions trophiques	11	
		1.3.2	Les groupes fonctionnels	12	
			1.3.2.1 Producteurs primaires	12	
			1.3.2.2 Consommateurs primaires	15	
			1.3.2.3 Les moyens d'étude des interactions trophiques	16	
		1.3.3	Interactions non trophiques	17	
		1.3.4	Ingénierie écosystémique : le cas de la coque	20	
	1.4	Modél	isation des écosystèmes	22	
		1.4.1	Modélisation de la dynamique sédimentaire	22	
		1.4.2	Modélisation de la croissance du MPB	23	
		1.4.3	Modélisation de la production secondaire	24	
	1.5	Problé	ematique et stratégie d'étude	27	
		1.5.1	Site d'étude : Baie des Veys	27	
		1.5.2	Objectifs de l'étude	27	
		1.5.3	Données disponibles	29	
~	D (
2	Det	ermini	ing the food resource use and diet of the common cockle (<i>Cerastodermo</i>	ว - วา	
	<i>eau</i>	<i>ie)</i> usn	ng a modelling approach	31	
	2.1	Introd		30	
	2.2	Mater		38	
		2.2.1		38	
		2.2.2	Datasets	39 41	
		2.2.3	1 ne DEB model for cockles : re-calibration	41	
			2.2.5.1 Shape coefficient o_m	41	
		0.0.4	2.2.5.2 The maximum area specific ingestion rate $\{p_{Xm}\}$	42	
		2.2.4	rood resources use and diet of cockles	43	

			2.2.4.1	Food reconstruction	. 43
			2.2.4.2	Diet of cockle	. 43
		2.2.5	Evaluati	ion of simulations performances	. 44
	2.3	Result	ts		. 44
		2.3.1	Environ	mental data	. 44
		2.3.2	Re-calib	pration of the model	. 45
		2.3.3	Food rec	construction	. 48
		2.3.4	Diet of o	cockles	. 50
		2.3.5	Simulati	ions of the growth of cockles during the period 2012 - 2013	. 51
	2.4	Discus	ssion	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	. 53
		2.4.1	Model re	e-calibration	. 53
		2.4.2	Food red	construction	. 55
		2.4.3	Diet of c	cockles	. 56
	2.5	Conch	usion		58
	$\frac{2.0}{2.6}$	Apper	usion udiv		. 60 59
	2.0	npper			. 05
3	Mo	delling	the Effe	ect of Cerastoderma edule Bioturbation on Microphytobenth	os
	\mathbf{Res}	uspen	, sion Tow	vards the Planktonic Food Web of Estuarine Ecosystem	61
	3.1	Introd	luction	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	. 66
	3.2	Data			. 68
		3.2.1	Laborate	ory experiments	. 68
		3.2.2	Chlorop	$by ll a correction \dots \dots$. 68
		3.2.3	Validatio	on data	. 69
	3.3	Model	l developn	nent	. 71
		3.3.1	Concept		. 71
		3.3.2	Model e	quations	. 72
		333	Model n	parameterization and validation	74
	34	Result	ts		
	J.1	3/1	Laborat	ory experiments and Chl a correction	. 10 76
		3.4.1	Model c	elibration	. 10
		3.4.2	Biotia a	allocation advantation of compling sites	
		0.4.0 9.4.4	Model w	relidetion	· 19
	9 5	3.4.4 D:	Model V		. 62
	5.0			· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	. 84
		3.5.1	Enect of	CMDD is a stabilization and destabilization of sediment .	. 84
		3.5.2	Model of	MPB resuspension under cockie bioturbation	. 85
	0.0	3.5.3	Integrati	ion of faunal community and food availability for upper consumers	. 86
	3.6	Concl	usion	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	. 87
	3.7	Ackno	wledgmer	at	. 87
1	Мо	dolling	the fun	actioning of coupled Microphytobentic FDS bectorial system	in
4	inte	uennig vrtidal	mudflate	s coupled microphytobentic-Er S-bacterial system	80
	1 1	Introd	Intuation	5	04
	4.1	Motor	inction	vethoda	. 94
	4.2			ternous	. 95 05
		4.2.1	Uoncept	of the model	. 95
		4.2.2	initial co		. 98
		4.2.3	Numeric	cal tool : Eco3M	. 98
	4.0	4.2.4	Compari	ison with experimental results and statistical tests	. 98
	4.3	Result	ts		. 99
		4.3.1	Experim	nental results	. 99
		4.3.2	MPB dy	ynamics	. 100

		4.3.3 EPS dynamics	02
		4.3.4 Functioning of the benthic system 10	05
		4.3.5 Sensitivity analysis	08
	4.4	Discussion	09
		4.4.1 MPB dynamics : importance of biodiffusion for nutrient availability 10	09
		4.4.2 EPS composition Vs processes-related EPS production	10
		4.4.3 Functioning of the modelled benthic system	11
		4.4.4 Use and limits of the model	14
	4.5	Conclusion	14
	4.6	Appendix	16
		4.6.1 Appendix 1	16
		4.6.2 Appendix 2	19
5	Cor	nclusion générale 12	21
	5.1	Processus biogéochimiques et interactions trophiques/non-trophiques	23
	5.2	Modélisation des interactions trophiques et non-trophiques	25
	5.3	Ressources trophiques de la coque	26
	5.4	Remise en suspension du microphytobenthos 12	28
	5.5	Développement du microphytobenthos	29
	5.6	Exploitation des modèles	31
	5.7	Ressources trophiques de la coque 13	33
	5.8	Conclusion et perspectives	34
۸	۸m	19	37

Bibliographie	,
---------------	---

141

Remerciements

J'adresse mes remerciements en premier à Pascal Sourdaine et Sylvie Dufour pour m'avoir accueillie au sein de l'UMR BOREA et d'avoir mis à ma disposition les moyens nécessaires pour la réalisation de ce travail.

Je remercie également Mr Pierre-Guy Sauriau et Mr Laurent Barillé pour avoir accepté d'être rapporteurs de cette thèse. Mes remerciements s'adressent également aux autres membres du jury pour avoir accepté d'évaluer ce travail de doctorat.

Je tiens à remercier mon directeur de thèse Mr Francis Orvain pour ces années d'encadrements et de collaborations. Je te remercie pour ton dynamisme, tes précieux conseils, ton écoute et ta compréhension. Je te remercie également de m'avoir fait partager ta passion pour la recherche. Parmi tant d'autres, je garde particulièrement en mémoire un coup de téléphone un soir (23h00) me disant que le rapport a été posté à Paris. Merci pour tout.

Je remercie également mon encadrante scientifique Karine Grangeré qui à un moment donné a su me donner la motivation de donner le meilleur de moi-même, surtout pendant la dernière ligne droite. Je te remercie pour ta patience, tes précieux conseils, ta disponibilité et ton soutien pendant les moments de doute. Une chose est sûre c'est que je me souviendrai toujours d'un certain raccourci à gauche.

Je ne saurai remercier Nathalie Niquil, qui avec un emploi du temps digne d'un ministre, a toujours été présente et disponible (la maman du Laboratoire). Je te remercie pour ton écoute et un grand merci pour tes conseils.

Je tiens à remercier Sébastien Lefebvre pour ses conseils avisés et sa disponibilité. Je te remercie également de m'avoir accueillie chez toi.

Merci également à Katell Guizien, qui malgré ses nombreuses occupations a consacré du temps pour ce travail, dont la résolution des petits soucis de code fortran dans un bar en attendant ton train.

Je remercie également tous les enseignants chercheurs du laboratoire.

Je tiens également à remercier Mr Abdallah El Hamidi de l'Université de La Rochelle qui n'a pas hésité une seule seconde à répondre à mes e-mails à propos de mes problèmes d'ordre mathématiques. Je tiens aussi à remercier Mr Sesboué pour ses aides sous R.

Un grand merci à toutes les personnes qui ont partagé ces trois années à mes côtés. Merci Michael pour les soirées « Romazava » pendant lesquelles je me suis toujours régalée. Merci pour ton accueil au laboratoire et tous tes conseils et surtout pour les liens 'Latex'. Un grand merci aussi à Anne pour sa gentillesse, pour les soirées « Taizée », prétextes pour bien manger un jeudi par mois. Merci à mes collègues de bureau. Thanks Sam for your advices and your joy, and also for italian, or spanish ranting, that I did not understand any word but which changed the melody of the daily life. And thanks a lot for R plots. R forever !!! I really appreciate the quick "pause" and the "frenglish" talk. Je n'oublie pas Aurore qui depuis le début a été présente pour moi. Ta joie de vivre et ton écoute m'ont aidé à surmonter certaines épreuves. Je devrai aussi me mettre à faire des petits calendriers comme toi;). Merci à Alexis (petit pas de danse) d'avoir bien voulu lire mes travaux même si ce n'est pas de l'écotoxicologie et pour les petits conseils. Je te remercie d'avoir supporté la chaleur des chauffages à cause de nous sudistes qui ont partagé le bureau avec toi. Merci à Edouard pour les petites confirmations quand je rencontre mes limites en statistiques. Je remercie également Carole pour sa gentillesse. Merci à Zoé et Franck, surtout pour les friandises.

Je tiens à remercier Georges pour ses précieux conseils (aah! la préfecture), dont un particulièrement qui m'a évité de repasser le permis de conduire.

Un grand merci à Laetitia pour les pauses déjeuner et pauses café papotage. J'en avais réellement besoin.

Thank you very much Mathilda for your joy and dynamism. And welcome to the little girl.

Merci à Martin Ubertini (« miala any miala any e, miala any be zesta e! »). Merci au 'petit' Martin (ce n'est pas moi qui t'ai donné ce surnom hein) et par contre je ne te remercie pas pour le virus), j'ai été malade pendant 15 jours quand même.

Merci à Laura pour ta bonne humeur, les jeudis zumba, et les soirées chez toi. Merci Marie (Jordan), Valérie, Alex, Charles, Max et Max, Stéphanie, Fanny, Aurélie, Pauline, Manu, Alex, Maude, Camille, Jo, Aurore, Maeva, Julie, Baptiste et Maxime (the smell of the victory).

Merci à tout le personnel du laboratoire BOREA notamment Catherine, Marie Pierre, Beatrice, Sandra, Christophe et Fabienne qui ont partagé avec moi la petite salle de cafèt.

Je tiens aussi à remercier mes amis en dehors du laboratoire : Nathalie qui a commencé avec moi le voyage de la thèse, mes amis de la STK-Caen surtout Patsou et Hery Zo. Un grand merci aussi à Hoby pour tout ce qu'il a fait depuis mon arrivée à Caen. Je n'oublie pas Hanta et Ravaka, Ony et Natha et Bea. Misaotra ry reto a.

Je remercie ma mère pour sa patience, ses précieux conseils et son aide. Je remercie de tout cœur mes deux sœurs ainsi que leurs maris. Je te remercie Rochel pour tout ce que tu as fait pour moi et de m'avoir permis, petit à petit, de voler de mes propres ailes. Un grand merci aussi pour la famille Talimahitsy : Paulin, « tafavoaka ihany Harvard", Felana, « Madama a, pas de stress oa ».

Et je tiens à remercier particulièrement Tsiry pour sa « grande » patience (et le mot est faible), sa compréhension, son soutien et son amour.

A special though for Esam. Thanks a lot for your valuable help with Fortran. We will never forget you.

Liste des Figures

1.1	Traces d'érosion au niveau de l'estuaire de Betsiboka-Madagascar vues du ciel (A) et déversement chimique au niveau de l'estuaire New River-Nouvelle-Zélande (B)
	(Sources :http://www.nasa.gov - http://www.stuff.co.nz)
1.2	Distribution énergétique au sein d'un estuaire Dalrymple et al., 1992
1.3	Diagramme traduisant une répartition biologique selon un gradient de salinité (<i>Remane et Schlieper, 1958; McLusky et Elliot, 2004</i>)
1.4	Dynamique hydro-sédimentaire dans un estuaire (Dione, 1963)
1.5	Débits fluviaux annuels des principaux grands fleuves du monde (<i>Emery et Milliman</i> , 1978)
1.6	Vitesse moyenne des trois processus (Erosion, transport et dépôt) influençant la dy- namique du sédiment en fonction du diamètre des particules (<i>Courbe d'Hjulström</i>)
1.7	Exemple d'interactions trophiques entre les différents composants des compartiments planctonique et benthique (PHY :Phytoplancton; Bact : Bactérie; POIssons : Pois- sons; Fil : Filtreurs; Zoo : Zooplancton; Pro : Protistes; MPB : microphytobenthos; Dep : Déposivores; Car : Carnivores; OISeaux : Oiseaux; Nut : Nutriments; DOC : Carbone Organique Dissous
1.8	Définition de la bioturbation proposée dans l'étude de Kristensen et al. (2012) 17
1.9	Principaux types de remaniement sédimentaire induit par la faune benthique (A) Biodiffuseurs, (B) Convoyeurs vers le haut, (C) Convoyeurs vers le bas et (D) : Régé- nérateurs (Kristensen et al., 2012)
1.10	Principaux types de ventilation induite par la faune benthique et bioirrigation asso- ciée : (A) Terrier en forme U, ventilation unidirectionnelle et bioirrigation radiale ou par advection, (B) Terrier en forme I ou J, ventilation bidirectionnelle et bioirrigation radiale (C) terrier en forme I ou J, ventilation unidirectionnelle et bioirrigation par percolation advective (<i>Kristensen et al.</i> , 2012)
1.11	Diagramme simplifié d'un écosystème incluant les «services» apportés par les coques
	$(Morgan \ et \ al., \ 2013)$ \ldots 21
1.12	Schéma conceptuel du fonctionnement du modèle « Scope for Growth » et du modèle DEB (Barillé et al., 2011) Schéma conceptuel du fonctionnement du modèle « Scope for Growth » et du modèle
1.13	Schéma conceptuel sur lequel se base l'approche de la thèse integrant (I) une diversité alimentaire de la coque, (II) une bioturbation de la coque qui induit la remise en suspension du MPB vers la colonne d'eau et (III) un développement ecophysiologique du MPB dans le premier centimètre de sédiment
2.1	Sampling locations in the Baie des Veys during the period of 2009 – 2010 (S1, S2, S3) and the period of 2012-2013 (S1, S2, S3, S4). The star (RHLN) represents the sampling location during the survey conducted by Ifremer during the same periods. (Adapted from Bazin et al., 2014; Lambert II coordinate reference)
2.2	Summary of the different steps followed during this study

2.32.4	Temporal dynamic of PHY (μ g Chl a l ⁻¹) (I) and water temperature (II) in the Baie des Veys during the period of 2009-2010 (A) and 2012-2013 (B). MPB biomass (μ g Chl a gsed ⁻¹) content of the sediment in the Baie des Veys (III) during the period of 2012-2013 (adapted from Rakotomalala et al., 2015)	45
	the best simulations with parameters from literature and was kept the same for the simulations with the new parameters.	46
2.5	Simulated (gray lines) and observed (black points) shell length (A) and dry weight (B) during the calibration step with the QQ-plots and the values of ME. Data sets were restricted to the period of high growth.	47
2.6	Simulated (gray lines) and observed (black points) shell length (A) and dry weight (B) of individual cockle during the period 2012 - 2013. Reconstituted functional response	
2.7	f obtained with the inverse approach (C) with the QQ-plots and the value of ME (D) Determination of the half saturation coefficient (X_k) using the double-reciprocal plot. The slope of the line that cover the points corresponded to the value of the parameter	49
2.8	X_k	50
2.9	simulations with the value of ME	$\frac{52}{59}$
3.1	Site Location and sampling strategy.	70
3.2	Conceptualization of the model of MPB resuspension under cockle bioturbation	71
3.3	Linear correlation between cockle biomass and percentage of suspended Chl a	76
3.4	Chl <i>a</i> concentration recorded in the Erodimeter (a) and cumulative Chl <i>a</i> concentration after filtration correction (b) as a function of time. Shear stress (τ) increases over	
3.5	time \ldots Observed rersuspended Chl a (a) and predicted eroded Chl a (b) as a function of time	77
0.0	depending on the biomass of cockles. Shear stress (τ) increases over time (c)	78
$\frac{3.6}{3.7}$	Height of the bioturbated surface layer variation through time $\ldots \ldots \ldots \ldots$ Chl a content of the top continueter of the sediment in three sites (A B and C) in	79
5.7	June and September 2012 and January and April 2013	80
3.8	Observed suspended Chl a (Observations) and predicted suspended Chl a (Models) as a function of time and depending on the biomass of cockles in three location (A,	
	B, C) in the Baie des Veys, France	82
3.9	Residuals of suspended Chl <i>a</i> plotted against <i>Pygospio elegans</i> biomass (log transformed)	83
4.1	Conceptualization of the model of a benthic system constituted by MPB, Bacteria and Nutrient in the first centimeter of sediment. MPB is distributed in active (Dpact :N and Dpact :C) or inactive layer (Dp :N and Dp :C); <i>Guizien et al., 2011</i>	96
4.2	Results of experimental investigations (Orvain et al., 2003a) which consist of measu- rements of (A) Chl a , (B) EPS LMW production, and (C) EPS HMW production in two measurements (full and empty points) which represent replicates	100
19	Simulation of MDR dynamics (lines) in the addimentation cather as index of history	100
4.3 4.4	Simulation of MPB dynamics (infes) in the sediments using carbon as index of biomass $Q-Q$ plots between the daily mean of the modelled MPB in the first centimeter and the two measurements of Chl <i>a</i> (filled and empty points) following the three tested	101
	initial state of MPB (I, II, and III) and the three tested different types of diffusion (A, B, and C)	101

	simulated EPS Type I produced in the system (lines) with the three initial states and the three diffusions tested. Gray line represents dark immersion period in the system.	103
4.6	Q-Q plots between the daily mean of the modelled EPS Type I in the first centimeter and the two measurements of EPS HMW (filled and empty points) following the three tested initial state of diatoms cells (I, II, and III) and the three tested different types of diffusion (A , B , and C)	103
4.7	Normalized values of measured EPS LMW (dotted lines with points) and normalized simulated EPS type II produced in the system (lines) with the three initial states and the three diffusions tested. Gray line represents dark immersion period in the system.	103
4.8	Q-Q plots between the daily mean of the modelled EPS type II in the first centimeter and the two measurements of EPS LMW (filled and empty points) following the three tested initial state of diatoms cells (I, II, and III) and the three tested different types of diffusion (A, B, and C)	104
4.9	Modelled temporal dynamics of the MPB in the active layer (A) and in the inactive layer (B) in carbon currency. The third graph (C) showed the temporal dynamics of the bacteria compartment in terms of N. Gray line represents dark immersion period	
4.10	in the system	106
4.11	values were in N currency. Gray line represents dark immersion period in the system. Temporal dynamics of the two types of EPS : (A) EPS type I and (B) EPS type II	106
4.12	in the system. Gray line represents dark immersion period in the system \ldots Normalized values of Chl <i>a</i> (dotted lines with points IC) and simulated MPB in carbon currency (lines) obtained during the sensitivity analysis conducted by varying the q2CN (I) and the q2NC (II) by -50% (A), -30% (B), +30% (D), and +50% (E). The figure (C) represents the reference scenario (dotted lines) and the measurements	107
	(points)	108
5.1	Schéma récapitulatif du fonctionnement du système estuarien de la baie des Veys modélisé dans les travaux de Grangeré (2009)	126
5.2 5.3	Schéma conceptuel de l'approche utilisée dans cette thèse Impact de différentes biomasses de coques sur le développement du MPB dans le sédiment avec trois cas de figure : Biodiffusion seule (A), Biodiffusion + Excrétion de nutriments (B) et Biodiffusion + Excretion de nutriments + Remise en suspension du MPB (C), dans un contexte environnemental similaire au mésocosme tidal (Chapitre	127
5.4	4)	132
	modeles developpes dans cette mese	199

4.5 Normalized values of measured EPS HMW (dotted lines with points) and normalized

Liste des tableaux

1.1	Zones définies selon la salinité des eaux en estuaire selon le système de Venise	6
2.1	Contribution of MPB in cockle diet during the period of 2012-2013 estimated in this study and obtained from isotopic analysis conducted with SiAR package (Varin, 2014)	51
3.1	Summary of equations and parameters used to take into account filtration activity of cockle	69
3.2	Summary of equations and parameters used in the model of MPB resuspension with <i>Cerastoderma edule</i> bioturbation	75
3.3	Model peformance indexes (Modelling efficiency, Theil's inequality coefficient)	78
3.4	Results of equivalence tests between observations and Simulations	79
3.5	Macrofaunal assemblage in 3 sites in the Baie des Veys	81
4.1	Parameters used in the model	119

"Atolotro ho an'i Raiko izay efa nandao anay."



1.1 Ecosystèmes estuariens

A l'interface entre les rivières et la pleine mer, les estuaires figurent parmi les zones les plus productives de la planète avec des pics de la biomasse phytoplanctonique pouvant dépasser 100 μq Chl a l⁻¹ (Cloern et al., 2014). Le mot estuaire vient du mot latin « aestrus » qui signifie marée. Cependant la marée seule n'est pas suffisante pour décrire l'écosystème estuarien. Dans leur analyse, Elliott et McLusky (2002) ont revu les efforts ainsi que les difficultés relatifs à définir un estuaire. De nombreuses définitions et classifications des estuaires ont été proposées au fil du temps (Fairbridge, 1980; Hobbie, 2000; Lincoln et al., 1998; Pritchard, 1967). Récemment, dans les études de Elliott et Whitfield (2011) apparaît une définition de l'estuaire comme « un plan d'eau côtière semi-ouvert, connecté à la mer de façon permanente ou périodique, ayant une salinité qui diffère de l'océan adjacent par l'apport d'eau douce et qui possède un biote caractéristique ». La difficulté de bien définir les estuaires traduit la complexité de ces systèmes. Toujours dans leur étude, Elliot et McLusky (2002) ont aussi développé des classifications des estuaires qui peuvent varier selon le/les facteur(s) pris en compte. L'une de ces classifications se base sur le bilan de l'évaporation et de l'apport d'eau douce qui groupent les estuaires en positif, négatif et neutre. Les estuaires tempérés ont été classés majoritairement comme des estuaires positifs (McLusky, 1989). Cowardin et al. (1977) ont subdivisé les systèmes estuariens en deux sous-systèmes majeurs : intertidal et subtidal. Le sous-système intertidal représente les zones où le substrat est périodiquement exposé et inondé par la marée tandis que le sous-système subtidal englobe les zones où le substrat est submergé continuellement. C'est au niveau de la zone intertidale que de fortes densités et biomasse d'organismes benthiques sont observées et au niveau de laquelle notre étude va se concentrer au sein d'une baie estuarienne. Les études se sont succédées depuis plusieurs années, afin de mettre en évidence les services apportés à l'homme par les écosystèmes marins, notamment côtiers (UNEP, 2006; UNEP-WCMC, 2011). Selon la qualification du Millenium Ecosystem Assessment (MEA), les services écosystémiques représentent les avantages (« benefit ») que l'homme obtient des écosystèmes (World Ressources Institute, 2005). Dans leur étude, Barbier et al. (2011) décrivent les services écosystémiques comme les contributions directes ou indirectes que les écosystèmes apportent pour le bien-être de la population humaine. Les zones estuariennes fournissent des services écosystémiques évalués à plus de 22 000\$ par hectare et par an (Costanza et al., 1997) auxquels un indice élevé de bien-être pour l'être humain a été attribué toujours selon les estimations du MEA (Agardy et al., 2005). Zones d'exploitations aquacoles, les estuaires constituent par ailleurs des zones de pêche commerciale. Les estuaires constituent des sites originaux et très dynamiques, dont les modalités de fonctionnement physique et chimique dépendent à la fois des apports par les bassins versants et de l'influence marine. D'un point de vue écologique et dans des conditions « naturelles », la dynamique des différents types d'habitats présents confère à l'estuaire des propriétés écologiques qui permettent notamment la réalisation de services écosystémiques majeurs. Par exemple, les estuaires permettent à de nombreuses espèces d'assurer la réalisation de tout ou partie de leur cycle de vie. Certains habitats en particulier constituent des zones de nourricerie et de migration de première importance pour des espèces de poissons, mais également une zone de séjour et de nourrissage de nombreuses populations d'oiseaux. Dans certains cas, l'estuaire peut avoir un rôle épurateur et améliore la qualité de l'eau.

Certaines espèces comme les bivalves filtreurs abondants en estuaire jouent un rôle d'ingénieur d'écosystème clé en filtrant les eaux provenant du bassin versant et en biodéposant les sédiments fins. Ces sédiments s'accompagnent souvent de matière organique, de substances dissoutes mais aussi de contaminants et de microorganismes qui ont la capacité d'être adsorbés sur les particules fines sédimentant (phénomènes d'épuration).

Cependant, l'homme n'a de cesse de modifier son environnement au fil du temps. Les écosystèmes côtiers et estuariens, interfaces entre la terre ferme et la pleine mer, figurent parmi les plus exploités subissant des pressions anthropiques importantes (Halpern et al., 2008; Kennish, 2002). Ces pressions toujours croissantes menacent la pérennisation de ces services et se présentent sous plusieurs formes telles que la perte et la dégradation d'habitat, l'enrichissement en nutriments, la surexploitation des ressources, la pollution, les déviations des rivières, l'introduction d'espèces... Les changements d'occupation du sol s'accompagnent souvent d'une augmentation des apports de sédiments, de nutriments, de matières organiques ainsi que de polluants, comme nous le montre la Figure 1.1. En l'espace de 48 ans l'apparition de « zones mortes » ou hypoxiques, conséquence de l'eutrophisation, est passée de 10 cas à 405 recensés (Selman et Greenhalgh, 2009). L'eutrophisation des systèmes estuariens est souvent à l'origine de la prolifération de microorganismes qui peuvent être toxiques (Heisler et al., 2008), réduisant fortement la concentration d'oxygène au niveau de ces zones et qui risquent de s'aggraver avec les changements environnementaux (Rabalais et al., 2010).





FIGURE 1.1: Traces d'érosion au niveau de l'estuaire de Betsiboka-Madagascar vues du ciel (A) et déversement chimique au niveau de l'estuaire New River-Nouvelle-Zélande (B) (Sources :http://www.nasa.gov - http://www.stuff.co.nz)

Les constructions telles que les barrages ont aussi modifié le régime hydrique des rivières qui ont souvent réduit la quantité d'eau qui se déverse en estuaire, modifiant par la suite la salinité et par conséquent la distribution des organismes ainsi que le fonctionnement du système (Smaal et al., 2013). Dans le cas de l'estuaire de Surrey (Australie), une modification du régime hydrique d'eau douce a entraîné des conditions anoxiques de l'estuaire qui est à l'origine d'une forte mortalité de poissons estuariens (Becker et al., 2009). Par ailleurs, l'introduction de nouvelles espèces au sein d'un système la disparition des espèces natives (Chaalali et al., 2013b; Kennish, 2002). De nombreuses études ont également mis en évidence l'accumulation de polluants dans le sédiment au niveau des systèmes estuariens (Morelli et al., 2012; Valette-Silver, 1993) dont la biodisponibilité a été démontrée (Taylor et al., 2012; Zhao et al., 2012). A cela s'ajoutent les effets du changement climatique qui peuvent altérer tout un système estuarien (Chaalali et al., 2013a) et qui risque d'accentuer les effets des pressions déjà présentes en estuaire. Cela se traduit notamment par une intrusion marine qui entraine une modification des niches spatiales des espèces comme celles du zooplancton ou même les poissons qui les consomment et dont la gamme de préférence de salinité peut être relativement étroite.

L'instauration d'une gestion durable des ressources naturelles est nécessaire pour pérenniser les services écosystémiques apportés par les estuaires. Il est nécessaire d'engager des politiques de restauration des écosystèmes estuariens souvent dégradés en terme de diversité afin de préserver le rôle épurateur des vasières, ainsi que leurs rôles de nourriceries de l'ensemble du réseau trophique supérieur (des invertébrés benthiques jusqu'aux oiseaux et les poissons). Les travaux menés durant ces 30 dernières années sur le fonctionnement des vasières intertidales ont mis en évidence le caractère particulièrement productif de ces habitats, en raison notamment de la très forte production de microalgues benthiques. Le microphytobenthos (MPB) constitue le premier maillon du réseau trophique benthique dans les sédiments meubles intertidaux et représente la première source de carbone pour la macrofaune, la méiofaune et les bactéries du sédiment. Il est de ce fait primordial d'acquérir des connaissances scientifiques sur le fonctionnement de ces zones estuariennes impactées par de fortes pressions anthropiques.

1.2 Flux de matières et d'énergie en estuaire

La proximité des estuaires avec la terre ferme, leur connexion avec les rivières et leur ouverture à la mer leur confère une dynamique particulière. Le fonctionnement des estuaires dépend de leur connexion avec deux principaux systèmes : marin et fluvial. C'est au niveau de la zone intertidale que se concentrent majoritairement les éléments venant des deux systèmes. Par conséquent, les flux de matière et d'énergie y sont élevés.

1.2.1 Processus hydrosédimentaire

1.2.1.1 Influence marine, fluviale et éolienne

La marée représente un facteur clé de la dynamique des estuaires. L'attraction exercée par la lune et par le soleil est à l'origine du phénomène de marée. Elle accentue les contraintes physiques et impose aux systèmes intertidaux une périodicité quotidienne d'immersion et de submersion. La bathymétrie de ces zones induit un gradient spatial des courants de la marée (Uncles et al., 2002), conséquence de la variation de la propagation de l'onde de marée. Le frottement avec le fond subit par l'onde de marée entraîne une dissipation d'énergie réduisant l'amplitude de l'onde de marée tandis que le frottement généré par le rétrécissement des sections peut augmenter cette amplitude (Le Floch, 1961). Selon l'amplitude de la marée, les écosystèmes estuariens possèdent un régime micro (<2m), méso (2 à 4m), macro (4 à 6m) et mégatidal (>6m) suivant la classification de Davies (1964). L'apport d'eau douce est également un facteur déterminant dans le fonctionnement des écosystèmes intertidaux. Les périodes d'étiage et de crue des rivières traduisent la variation temporelle du régime

fluvial. L'évolution progressive des étiages peut être perturbée par des crues de nature ponctuelle. L'action du vent peut également intervenir de manière significative dans l'hydrodynamisme intertidal. La houle représente la propagation libre des vagues (formées en pleine mer sous l'action du vent) et dont la hauteur dépend de l'intensité, de la durée d'action du vent et du fetch. L'action de vent local peut aussi se présenter sous forme de vagues. Une action conjointe des deux processus peut être rencontrée et c'est le déferlement de ces vagues qui agit sur le régime hydrodynamique estuarien. L'intensité de la marée se trouve de ce fait accentué par l'effet de l'action du vent. Dans leur étude, Dalrymple et al. (1992) ont schématiquement synthétisé l'influence des différents facteurs intervenant dans l'hydrodynamisme estuarien différenciant trois zones d'influence : marine, mixte et fluviale. On y observe une diminution graduelle de l'influence marine au fur et à mesure que l'on s'approche de la partie amont de l'estuaire ainsi qu'une décroissance de l'énergie relative des rivières d'amont en aval.



FIGURE 1.2: Distribution énergétique au sein d'un estuaire Dalrymple et al., 1992

La rencontre entre les deux masses d'eau de densité différente entraîne des variations halines temporelles et spatiales (longitudinale, verticale et latérale). Un fort gradient de salinité, conséquence d'un mélange non homogène de l'eau de mer et de l'eau douce, y est observé divisant les écosystèmes estuariens en différentes zones (Table 1.1). Une variation de la salinité peut également être observée selon la saison du fait de la variation temporelle de la quantité d'eau douce se déversant dans l'estuaire et de l'importance de l'influence de la marée (Cloern, 1984; Yu et al., 2013).

TABLE 1.1: Zones définies selon la salinité des eaux en estuaire selon le système de Venise

Zones	Echelle de salinité
Limnétique	0 - 0.5
Oligohaline	0.5 - 5
Mesohaline	5 - 18
Polyhaline	18 - 30
Euhaline	> 30

La vie au niveau de ces zones s'est agencée selon le gradient de salinité (McKeon et al., 2015; Telesh et Khlebovich, 2010; Telesh et al., 2013). Remane et Schlieper (1958) ont proposé un diagramme décrivant la variation du nombre d'espèces observée selon le gradient de salinité (Figure 1.3a) qui a été ensuite révisé en 2004 par McLusky et Elliott (Figure 1.3b) et qui traduit l'impact de la salinité sur la biologie estuarienne.



FIGURE 1.3: Diagramme traduisant une répartition biologique selon un gradient de salinité (Remane et Schlieper, 1958; McLusky et Elliot, 2004)

La variabilité de la salinité de l'eau estuarienne intervient de manière significative sur la distribution d'organismes planctoniques déterminant par conséquent la dominance d'espèces plutôt marine, d'eau douce ou estuarienne le long du gradient horizontal de salinité. Quant aux organismes benthiques, la salinité de la colonne d'eau ainsi que la salinité interstitielle du sédiment jouent également un rôle important dans leur répartition en estuaires (Chapman et Brinkhurst, 1981; Josselyn et West, 1985; Sanders et Mangelsdorf, 1956; Telesh et al., 2013) avec une variabilité plus élevée de la salinité dans la colonne d'eau comparée à celle du sédiment, due à un faible taux de diffusion par rapport à l'advection.

1.2.1.2 La dynamique sédimentaire

L'influence des deux systèmes (marin et fluvial) sous l'effet de la marée joue également un rôle prépondérant dans les caractéristiques sédimentaires des zones estuariennes notamment intertidales. La rencontre entre les deux fronts d'eau, avec les Matières En Suspension (MES) qu'ils transportent, régule la dynamique sédimentaire estuarienne comme le montre la figure 1.4. Les caractéristiques des sédiments sont donc la conséquence des processus continus de dépôt, d'érosion et de transport de matières au sein de l'estuaire (Dyer, 1995). Les MES d'origine fluviale sont majoritairement composées d'éléments fins (<63 μ m), qui forment la turbidité, et dont la quantité dépend du débit (Deloffre, 2005). Ce débit fluvial est variable selon la localité comme le montre la figure 1.5.

Quant aux MES d'origine marine, elles sont majoritairement composées de sable (Deloffre, 2005). Ce phénomène peut être relié à l'intensité des effets de la marée et des vagues qui sont susceptibles de déplacer des éléments légèrement grossiers tels que les grains de sables. De par la dominance de l'influence fluviale, la partie amont de la zone intertidale est généralement composée de sédiments fins (argile). La partie intermédiaire, zone de forte interaction entre front marin et front fluvial, est constituée de substrat plutôt limoneux. La partie avale plutôt sous influence marine, est caractérisée par du substrat sablo-vaseux (Shi et Chen, 1996). Les MES rencontrées en estuaire

proviennent de diverses sources et sont à l'origine de la formation des vasières intertidales. Cette zone de gradient halin est aussi la zone de formation d'un bouchon vaseux. L'augmentation de la salinité dans les eaux saumâtres de transition estuarienne, explique une augmentation des concentrations en cations Na²⁺, Ca²⁺ et Mg²⁺. L'agrégation en flocs va accélérer leur taux de sédimentation expliquant ainsi la richesse des sédiments intertidaux en matière organique et en microorganismes de toutes sortes. Outre les minéraux argileux, la composition de la vasière inclut également des composants chimiques notamment des polluants métalliques et organiques.



FIGURE 1.4: Dynamique hydro-sédimentaire dans un estuaire (Dione, 1963)

Les processus hydrodynamiques impactent significativement l'intensité des érosions sédimentaires en milieu estuarien. L'érosion sédimentaire se produit quand la tension de cisaillement des forçages hydrodynamiques est supérieure au seuil critique d'érosion du sédiment. L'érosion de la vase selon Mehta (1991) peut se faire par entrainement, par détachement d'agrégats ou par arrachement de blocs de vase. Deux types d'érosion sont reportés dans les études de Amos et al. (1992) : l'érosion du type I pour le sédiment en cours de consolidation et celle du type II pour les sédiments consolidés. Un troisième type d'érosion est décrite dans les études de Orvain et al. (2003b) qui concerne la couche biogène issue des activités de bioturbation de surface (biodépôts, traces d'organismes, mouvement, remaniement sédimentaire et creusement de galeries/terriers) et qui est déconnectée du lit sédimentaire et facilement érodable par rapport aux couches sous-jacentes.

L'érodabilité du sédiment détermine le flux de matière érodée en estuaire. L'érosion sédimentaire est le résultat de plusieurs processus : physique (taille et distribution des particules, immersion/émersion, température, contenu en eau...), géochimique (Salinité, composition chimique, pH, matière organique...) ou biologique (modification sédimentaire, structures biogéniques...) (Amos et al., 1988; Grabowski et al., 2011; Paterson et al., 1990). Le transport des particules issues de l'apport des rivières et de l'érosion sédimentaire dépend également de la vitesse du courant et de la taille des particules constituant les MES comme le montre le diagramme de Hjulström (Figure 1.6). Les particules de faible diamètre (substrat vaseux) sont transportées à vitesse faible et nécessitent par contre une gamme de vitesse d'érosion plus élevée par rapport aux particules de diamètre plus grand. Inversement, plus le diamètre des particules est grand, plus la vitesse nécessaire à leur transport doit être élevée et par conséquent leur sédimentation est plus rapide. Depuis plusieurs décennies, l'intérêt porté sur la dynamique sédimentaire n'a cessé de croître. L'érosion sédimentaire a fait l'objet de nombreuses investigations (Amos et al., 1992a; Le Hir et al., 2008; Neumeier et al., 2006; Orvain et al., 2003b; Orvain, 2005; Schaaff et al., 2006; Tolhurst et al., 1999; Toorman, 2002; Willows et al., 1998). Sur une échelle de temps annuelle, plusieurs mécanismes contrôlent la morphologie sédimentaire intertidale dont les résultats présentent une grande variabilité.



FIGURE 1.5: Débits fluviaux annuels des principaux grands fleuves du monde (*Emery et Milliman, 1978*)



FIGURE 1.6: Vitesse moyenne des trois processus (Erosion, transport et dépôt) influençant la dynamique du sédiment en fonction du diamètre des particules (*Courbe d'Hjulström*)

Une variation temporelle des phénomènes de sédimentation et d'érosion a été observée et a été attribuée à l'action simultanée des forçages hydrodynamiques et des activités biologiques stabilisantes ou déstabilisantes (Andersen et Pejrup, 2001; Andersen, 2001; Andersen et al., 2005; Frostick et McCave, 1979). L'action du vent par l'intermédiaire de la houle a également été analysée comme un facteur important dans l'évolution du substrat en estuaire qui se traduit dans la majorité des cas par une érosion sédimentaire importante (Bassoullet et al., 2000; Kirby et al., 1993; West et West, 1991). L'érosion, la déposition et la sédimentation aboutissent à un profil vertical et horizontal de substrat présentant des propriétés physiques et chimiques différentes (Grabowski et al., 2011).

Il existe deux types d'érosion en masse. L'érosion de type I est caractéristique d'un sédiment remanié en cours de consolidation et dont le profil vertical de consolidation du sédiment montre une augmentation de la résistance à l'érosion (seuil critique d'érosion) avec la profondeur. Pour un sédiment consolidé (souvent en profondeur), les flux d'érosion augmentent de manière exponentielle en réponse à une augmentation linéaire de la tension de frottement avec un affouillement profond du sédiment. Il s'agit d'une érosion de type II selon la nomenclature définie par Amos et al. (1992). La loi de Mehta (Mehta et al., 1982) est parfois utilisée pour les sédiments non consolidés, mais la loi d'érosion de Partheniades (1965) est la loi la plus classique et elle permet de modéliser le taux d'érosion E_{BED} (en kg m⁻².s-1) à partir d'une constante d'érosion E0 (dans la même unité) :

$$E_{BED} = E_0 \left(\frac{\tau_f}{\tau_{crit}} - 1\right) etE = 0 si\tau_f < \tau_{crit}$$
(1.1)

Pour simuler correctement la dépendance de l'érosion à la consolidation du sédiment, il est nécessaire dans un modèle de transport sédimentaire de discrétiser verticalement les couches et les échanges entre elles par consolidation (« modèle de tassement »). Les processus de tassement et de dépôt viennent alors interagir dans le modèle et ces processus contrôlent donc l'érodabilité. Une couche de surface reste active et elle reçoit les dépôts frais qui vont aussitôt être impliqués dans les processus de consolidation verticale. Son épaisseur est variable (Le Hir et al., 2011). La communauté benthique intertidale s'agence selon les propriétés sédimentaires. Par exemple, les analyses menées par Dyer et al. (2000) ont mis en évidence l'importance du type de sédiment ainsi que de la granulométrie dans la zonation des espèces benthiques. Leurs résultats rejoignent la conclusion des analyses de la macrofaune menée par Warwick et al. (1991) que la marée et la distance du fetch déterminent les caractéristiques faunistique en estuaire et que le type de sédiment et la matière organique dans le sédiment déterminent les zonations biologiques au niveau de l'estuaire.

1.2.2 Facteurs abiotiques de la production primaire

Chaque organisme possède une température optimale de développement. Une variation de la température a des conséquences sur les processus physiologiques des organismes (Pörtner et Farrell, 2008) qui peuvent se répercuter sur tout l'écosystème. Une fluctuation de la température journalière et saisonnière est caractéristique des zones intertidales. Une température de 34 ° C peut être observée au niveau du sédiment intertidal durant l'émersion méridienne en été (Guarini et al., 1997). Par contre, le gradient de température est moindre dans la colonne d'eau (Geawhari et al., 2014). La température joue un rôle important dans la production primaire (Guarini et al., 2000; Moreau et al., 2014) et dans la distribution des organismes benthiques (Kamenev et Nekrasov, 2012) en milieu intertidal. L'incidence lumineuse au niveau de ces zones varie selon que la marée est haute ou basse. A marée haute, la turbidité de la colonne d'eau influencera la profondeur de la zone photique. La disponibilité de la lumière dans la colonne d'eau, variable selon le niveau de turbidité, influence le développement des microalgues planctoniques (Cloern, 1987; Heip et al., 1995) et des macroalgues (Fortes et Lüning, 1980). A marée basse, la surface du sédiment est soumise directement à la lumière incidente. La lumière disponible pour le développement du phytoplancton dans la colonne

d'eau montre un contraste frappant avec celle du MPB dans le sédiment (Colijn, 1982). La faible pénétration de la lumière (de l'ordre du μ m) impacte fortement les microalgues benthiques et restreint leur développement sur une fine couche de sédiment (Guarini et al., 2000). Les sources des nutriments du domaine intertidal sont diverses. Des apports externes de nutriments maintiennent principalement la productivité phytoplanctonique. L'évolution temporelle de la production primaire autochtone en estuaire est très proche du débit d'eau douce (Paerl et al., 2010). La production primaire benthique au niveau du sédiment est maintenue par un cycle de nutriments assez complexe faisant intervenir à la fois des facteurs physique, chimique et biologique. La biologie intervient par le biais de la faune benthique soit par excrétion directe, soit par induction du processus de re-minéralisation ou de biodiffusion (Cadée, 1993; Kristensen et al., 2012) soit par une accumulation de biodépôts riches en matières organiques (Bouchet et Sauriau, 2008). Des études ont également montré le rôle du MPB dans le recyclage des nutriments (Sundbäck et al., 2003; Webster et al., 2002). Par ailleurs, l'érosion joue également un rôle prépondérant dans le cycle des nutriments en milieu intertidal en libérant les stocks de nutriments en provenance des bassins versants et des réservoirs du sédiment (estuarien ou fluvial).

1.3 Interactions entre les communautés

1.3.1 Interactions trophiques

Dunne et al. (2008) ont affirmé que : "Peut-être la plus fondamentale des propriétés de la vie est sa capacité à utiliser les énergies et les matières pour se maintenir et se reproduire, et en retour à fournir de l'énergie et de la matière pour supporter d'autres vies. Ces créations et consommations de biomasses ont permis l'évolution de la diversité biologique et de la structure trophique concomitante au sein des écosystèmes". Dans cette affirmation, les auteurs décrivent d'une manière générale la base du réseau trophique estuarien qui traduit parfaitement le principe de « chaque vie nourrit une vie » (Bacher et Niquil, 2015). Les interactions trophiques au sein des estuaires impliquent à la fois le système benthique et pélagique. La nature peu profonde des zones estuarienne accentue et facilite les échanges entre ces deux compartiments. Les producteurs primaires représentent la base de toute la chaine trophique illustrée dans la figure ci-après (Figure 1.7). Par ailleurs, une perturbation à tout niveau trophique est susceptible d'induire des modifications d'intensité variable sur tout le système par effet cascade : «bottom-up» ou «top down controls» (Posey et al., 1995).

Des études ont montré que le phytoplancton et le microphytobenthos (MPB) interviennent de manière significative dans la production primaire au niveau des zones estuariennes avec une variabilité saisonnière de leur disponibilité (Underwood et Kromkamp, 1999). La production primaire microphytique représente une disponibilité alimentaire importante pour les consommateurs primaires tels que des annélides (exemple : *Lanice conchilega*), des bivalves filtreurs exploités comme l'Huître creuse *Crassostrea gigas*, la moule *Mytilus edulis* et la coque *Cerastoderma edule* (Lefebvre et al., 2009b) ainsi que des poissons estuariens tels que *Anchoa mitchilli* ou *Morone americana* (Litvin et Weinstein, 2003). Par ailleurs, Cebrian (1999) a également estimé une proportion de consommation d'environ 20% de la production primaire des herbiers et macrophytes par les herbivores. La production macrophytique peut parfois largement dépasser la production microphytique (Welsh et al., 1982). Ces différentes espèces intermédiaires alimentent par la suite des niveaux trophiques supérieurs tels que des oiseaux (Hilgerloh, 1997; Norris et Johnstone, 1998), des gastéropodes (Scolding et al., 2007; Wright et al., 2014) ou des poissons (Scharf et al., 2002). De la forte productivité primaire rencontrée en baie estuarienne dépend par conséquent la production du système entier par l'intermédiaire d'un «bottom-up control». Cependant, un contrôle par les herbivores sur la production primaire («top-down control») a aussi été observé dans les écosystèmes estuariens (Fox et al., 2010) comme par exemple par le microzooplancton (Reaugh et al., 2007), le mesozooplancton (Tackx et al., 2003) ou par les filtreurs benthiques (Grangeré et al., 2010; Ubertini et al., 2012). Les relations trophiques dans les écosystèmes estuariens renforcent l'importance du couplage benthos-pelagos ou pelagos-benthos (Figure 1.7). La relation entre les deux compartiments résulte des processus d'érosion et de déposition. Par conséquent, il est primordial d'analyser les acteurs principaux de toute la communauté trophique pour appréhender son fonctionnement.





Réseau trophique benthique

FIGURE 1.7: Exemple d'interactions trophiques entre les différents composants des compartiments planctonique et benthique (PHY :Phytoplancton; Bact : Bactérie; POIssons : Poissons; Fil : Filtreurs; Zoo : Zooplancton; Pro : Protistes; MPB : microphytobenthos; Dep : Déposivores; Car : Carnivores; OISeaux : Oiseaux; Nut : Nutriments; DOC : Carbone Organique Dissous

1.3.2 Les groupes fonctionnels

1.3.2.1 Producteurs primaires

La concentration d'éléments nutritifs d'origine terrigène fluviale (apports par les bassins versants), marine et provenant d'un pool de stockage de nutriments au sein des vasières (sièges d'une forte reminéralisation de la matière organique) donne leur caractère très productif aux estuaires. Le caractère intertidal et la faible profondeur de la colonne d'eau estuarienne associée à un brassage important peut assurer un éclairage suffisant pour établir une productivité très forte. La forte productivité au sein des estuaires est soutenue par 4 types de communautés végétales : les macrophytes constituées de macroalgues fixées et d'halophytes, le phytoplancton et le microphytobenthos. La proportion entre chacune de ces 4 composantes est variable géographiquement en fonction de l'équilibre entre les différents habitats occupés par chaque type de communauté (platier rocheux, herbus, vasières intertidales, estran sableux, parcs conchylicoles ...), mais aussi par le taux de renouvellement des masses d'eau et la turbidité moyenne de l'estuaire. Dans les estuaires macrotidaux à régime hydrodynamique très élevé, une turbidité très forte peut défavoriser une productivité phytoplanctonique alors que les producteurs primaires benthiques (microphytobenthos, macrophytes algaux ou supérieurs) profitent d'un maximum de luminosité en phase d'exondation tidale et sont moins limités par les effets de la turbidité sur l'atténuation de la lumière dans la colonne d'eau. La production primaire macrophytique en milieu estuarien est majoritairement soutenue par les macroalgues benthiques et les phanérogames marines. Les macroalgues visibles à l'œil nu sont souvent catégorisées selon les pigments en algues rouges (Rhodophytes), vertes (Chlorophytes), brunes (Phaeophytes) et bleu-vertes (Cyanophytes). Les macroalgues peuvent se développer attachées à des substrats durs (rochers) ou flottantes dans l'eau. Quant aux herbiers marins, constitués de plantes aquatiques, ils peuvent se développer submergés, émergeants ou flottants sur du substrat meuble (du sable par exemple) dans des endroits où la hauteur d'eau permet à la photosynthèse de s'effectuer. Le développement des macrophytes au niveau des estuaires est largement tributaire de la lumière mais également des nutriments, de l'hydrodynamisme, du type de substrat et de la salinité (Martins et al., 2001, 1999). Les macrophytes interviennent dans la stabilité du sédiment et constituent des habitats pour de nombreux organismes marins. Elles constituent également l'une des bases de la chaîne alimentaire au niveau des estuaires. Les macrophytes interviennent également dans le cycle des nutriments benthiques.

La forte productivité primaire observée au niveau des estuaires est également soutenue par des microalgues phytoplanctoniques souvent dominées par des diatomées ou des dinoflagellées et qui se développent dans la colonne d'eau. Le développement phytoplanctonique en milieu marin est caractérisé généralement par une forte production au printemps (bloom phytoplanctonique). La lumière et les nutriments sont les facteurs limitant expliquant les variations temporelles de la production primaire phytoplanctonique. La disponibilité de la lumière varie en fonction de la turbidité de la colonne d'eau et influence le développement phytoplanctonique (Cloern, 1987; Soetaert et al., 1994). Les nutriments deviennent limitant surtout dans les estuaires affichant un temps de résidence de la masse d'eau élevé, ce qui induit un bloom phytoplanctonique dépendant des apports saisonniers ou épisodiques de nutriments (Paerl et al., 2010). Une augmentation des apports nutritifs peut également entraîner des proliférations d'espèces toxiques (Carstensen et al., 2007; Fauchot et al., 2005). En estuaire de Seine par exemple, l'influence majeure d'un bouchon vaseux très mobile à l'interface entre eaux estuariennes et fluviales limite fortement la production primaire pélagique (Morelle et al. soumis). Le mouvement des masses d'eau très important dans les estuaires macrotidaux, peut également être un facteur qui peut freiner la productivité locale dans cette zone. Dans les zones macrotidales où le temps de résidences des eaux est plus faible comme la baie des Veys par exemple, la zone de transition entre les 2 masses d'eaux est le lieu privilégié pour une communauté spécifique très productive. Ces organismes profitent à la fois des apports nutritifs et des fortes turbulences qui leur permettent de mieux assimiler les sels nutritifs des rivières (Bazin et al. 2014). Il existe ainsi 3 types de communautés pouvant se partager le milieu avec de fortes variations spatio-temporelles : celles des eaux douces, des eaux marines et des eaux saumâtres. A marée haute et selon le type d'estuaire, une forte stratification haline verticale s'établit dans cette zone de bouchon vaseux, et un système caractéristique à deux-couches de masses d'eau s'établit avec une dominance des Bacillariophyceae, dont une part importante provient de la remise en suspension des diatomées benthiques (de Jonge et van Beusekom, 1992; Ubertini et al., 2012). La remontée des eaux marines au fond de la couche d'eau s'accompagne d'une biomasse phytoplanctonique présentant une affinité polyhaline pouvant être très forte et qui peut décroître fortement la limitation en lumière (phénomène d'auto-ombrage).

Le troisième acteur de la forte productivité estuarienne est le microphytobenthos (MPB) sur lequel une partie de notre étude va se concentrer. Une production primaire benthique similaire à la production primaire phytoplactonique a été estimée au sein des écosystèmes estuariens (Kennish, 2002). Le MPB est majoritairement constitué de microalgues benthiques eucaryotes photosynthétiques qui se développent au niveau de la couche superficielle du sédiment (MacIntyre et al., 1996). Le MPB se rencontre sur de nombreux types d'habitats notamment au niveau des zones de balancement des marées constituées de substrats sableux, vaseux ou sablo-vaseux. Les caractéristiques sédimentaires permettent de différencier les différents types de communautés de MPB en fonction de leur mode de vie. Le groupe dit epipsamique est caractérisé par des espèces qui se développent attachées aux grains dans des substrats sableux. Le deuxième groupe rassemble les espèces qui colonisent plutôt les sédiments vaseux ou sablo-vaseux connues sous la dénomination de diatomées epipéliques. Le groupe dit tychoplanctonique est le moins étudié et possède un mode de vie intermédiaire entre vie benthique et planctonique. Au niveau de la vasière intertidale, le développement du MPB est soumis à de fortes variations des conditions environnementales qui peuvent parfois être extrêmes. Les facteurs abiotiques les plus souvent cités sont : la température, la lumière et la salinité. Le mode de vie de chaque groupe leur permet de faire face à ces fluctuations environnementales, telle que la lumière. En effet, dans ses études, Barnett (2013) a montré que le groupe de diatomées epipsamiques utiliserait plutôt la photoprotection tandis que le groupe de diatomées epipéliques aurait recours à la migration verticale afin d'éviter la forte intensité lumineuse en zone intertidale. L'activité photosynthétique des diatomées et des cyanobactéries est très efficace pour capter la lumière (coefficient d'extinction de la lumière très élevé pour les diatomées, Forster et Kromkamp, 2004; Serôdio, 2004), et les stratégies de migrations verticales mises en jeu par les diatomées (Mitbavkar et Anil, 2004; Orvain et al., 2003a) leur permettent d'éviter d'avoir à subir les irradiations très élevées en surface pendant la période estivale et surtout lorsque les périodes de basse-mer coïncident avec l'heure de midi (situation observée en mortes-eaux sur les côtes du Calvados). Quant au groupe tychoplanctonique qui alterne modes de vie planctonique et benthique, l'hypothèse d'un environnement sans excès de température a été avancée. Par ailleurs, les microalgues benthiques sont soumises à un rythme tidal diurne qui constitue un des facteurs clés de leur migration verticale dans le sédiment (Guarini et al., 2000). Le MPB migre à la surface du sédiment pendant l'émersion diurne et migre dans le sédiment pendant l'immersion (de Brouwer et Stal, 2001). Lors de la photosynthèse et de la migration verticale, le MPB secrète des substances mucilagineuses constituées de substances polymériques extracellulaires communément appelées EPS (Extracellular Polymeric Substances). Des études ont montré le rôle du MPB dans la stabilité du sédiment due entre autre à l'exsudation de ces substances mucilagineuses (Underwood et Paterson, 1993). Leurs propriétés biochimiques complexes (Decho, 2000; Pierre et al., 2014) leurs confèrent de multiples rôles fonctionnels tels que la rétention d'eau (propriétés hydrophiles des polysaccharides), la lutte contre la dessiccation, l'adhésion à un

substrat et la locomotion, la protection cellulaire contre les stress environnementaux et les pollutions métalliques, les interactions avec les autres organismes unicellulaires et certaines propriétés encore mal connues comme l'inhibition des divisions cellulaires chez les autres organismes (Agogué et al., 2014; Orvain et al., 2014a) et les interactions avec l'embryogénèse chez les invertébrés benthiques (Orvain et al., 2015). Les spécialistes considèrent que la moitié du carbone photoassimilé est convertie en exopolymères sécrétés par les microalgues benthiques (Underwood et Kromkamp, 1999). La production primaire d'origine benthique est susceptible d'être exportée vers la colonne d'eau (Guarini et al., 2008; Rakotomalala et al., 2015) pendant les phases actives hydrodynamiquement (flot, jusant) et constitue avec le phytoplancton la production primaire microphytique. Lucas et al. (2000) montrent le rôle majeur du cycle de marée pour expliquer l'abondance chlorophyllienne dans la colonne d'eau avec une contribution majeure du microphytobenthos une fois intégrée sur un cycle de marée complet. La contribution est dominante pendant les phases de courant maximum (flot et jusant) et une quasi-absence pendant les phases d'étale de basse-mer et de pleine-mer est observée puisque les diatomées benthiques relativement denses sédimentent rapidement au fond. Les microalgues benthiques et planctoniques constituent la base de nombreuses interactions trophiques rencontrées au niveau des systèmes estuariens.

1.3.2.2 Consommateurs primaires

La faune benthique des régions tempérées est caractérisée par deux groupes suivant une classification selon la taille : la méiofaune (de 32 μm à 1mm) et la macrofaune (> 1mm). La méiofaune est représentée majoritairement par les nématodes mais d'autres groupes sont aussi représentés tels que des copépodes, des ostracodes, des turbellariés ou des foraminifères. Selon les estimations, il y aurait 10^6 individus m⁻² dans un système estuarien naturel non perturbé (Heip et al., 1995). Cette densité tend à diminuer avec une proportion croissante en sable du sédiment. Dans son étude, Coull (1999) a montré la dépendance de la composition spécifique et l'abondance de la méiofaune à trois principaux facteurs : la taille des particules sédimentaires (généralement $<125\mu$ m), la température (pics de croissance au printemps et en été pour les espèces du substrat vaseux et sableux respectivement) et la salinité (biomasse et nombre d'espèces décroissants d'aval en amont). La méiofaune consomme du MPB (Riera et al., 1996) et des bactéries (Montagna, 1984) et représente une source de nourriture pour de nombreuses espèces comme par exemple les copépodes qui sont consommés par des juvéniles de poissons (Feller et Coull, 1995). La predation ne constitue pas un facteur de contrôle («top down control») de l'assemblage de la meiofaune à cause d'une reproduction élevée de celle-ci (Woods et Coull, 1992). Par ailleurs, la disponibilité alimentaire semble ne pas limiter son abondance («bottom-up control») (Coull, 1999). Tietjen (1980) a suggéré plusieurs processus intervenant dans la minéralisation et la régénération de nutriments induits par l'action de la méiofaune : (1) précurseur de l'activité bactérienne sur les matières détritiques, (2) excrétion de nutriments, (3) production de mucus qui maintiendrait le développement bactérien et (4) bioturbation. Quant à la macrofaune benthique, les groupes les plus représentatifs sont : les mollusques, les polychètes, les echinodermes et les crustacés. Le caractère sédentaire de la faune benthique est associé à une composition peu variable de la macrofaune au niveau des estuaires. Le rythme tidal (Edgar et Barrett, 2002; Warwick et Uncles, 1980), la salinité (McLusky et Elliott, 2004; Ysebaert et Herman, 2002),

le type de sédiment (Dauvin et Ruellet, 2007; Ysebaert et Herman, 2002) constituent également des facteurs clés dans la distribution et la densité de la macrofaune en milieu intertidal. Sur le plan trophique, la macrofaune est tributaire des producteurs primaires. A l'échelle du système intertidal, la consommation des microalgues par les filtreurs peut parfois excéder la production primaire phytoplanctonique (Heip et al., 1995). La macrofaune benthique participe activement au cycle des nutriments au sein du système avec augmentation du taux de transport de solutés de l'ordre de 2 à 10 fois la diffusion moléculaire (Heip et al., 1995). Par les différents mécanismes de la bioturbation (détails ci-après), ces organismes benthiques peuvent modifier les propriétés physico-chimiques du sédiment favorisant la mise à disposition des nutriments pour les producteurs primaires.

1.3.2.3 Les moyens d'étude des interactions trophiques

L'analyse des contenus stomacaux et des fèces et l'observation directe des habitudes alimentaires sont des méthodes couramment utilisées dans l'étude des interactions trophiques au sein d'un système. Elles permettent d'obtenir des informations sur la nourriture qui a été récemment consommée. La difficulté de mener des échantillonnages/observations à grande fréquence/échelle peut entraîner une sous-estimation ou une surestimation à cause de la variation spatiale et temporelle de la source de nourriture. Par ailleurs, ces approches ne permettent pas d'analyser les habitudes alimentaires à plus long terme (Bearhop et al., 2004). Par contre, l'utilisation de marqueurs comme les isotopes stables et les acides gras informe sur le régime alimentaire à une échelle de temps beaucoup plus large (mensuelle ou plus). Les isotopes sont des atomes d'un même élément ayant une même masse atomique mais un poids moléculaire et des propriétés physiques différents. Basées sur le principe de « nous sommes ce que l'on mange », les signatures isotopiques d'un organisme reflètent de ce fait son environnement trophique. Les isotopes du carbone et de l'azote sont les plus souvent utilisés en écologie. Le premier informe sur la source et les voies de la matière organique d'un organisme tandis que le deuxième permet de positionner l'animal au sein de la chaine trophique (Fry et Sherr, 1984). En milieu marin, les isotopes stables ont largement contribué à l'analyse des interactions trophiques (Doi et al., 2005; Dubois et al., 2007; Evrard et al., 2010; Kanaya et al., 2013, 2008; Kang et al., 2003; Middelburg, 2014). En milieu estuarien, l'analyse isotopique a permis de déterminer que les habitudes alimentaires d'un organisme dépendent de l'espèce mais aussi du milieu (Doi et al., 2005). Dubois et al. (2007) ont utilisé cette méthode pour analyser la relation trophique au sein d'une population et entre différentes populations. Par ailleurs, les isotopes ont également été utilisés afin de déterminer le fonctionnement trophique des écosystèmes côtiers tempérés (Grangeré et al., 2012; Lefebvre et al., 2009a, Riera et al. 1995, Sauriau et Kang 2000) ou comme indicateurs du couplages benthos-pelagos (Gaudron et al., 2016). L'analyse des acides gras constitue également une autre approche pouvant être utilisée pour analyser les interactions trophiques au sein d'un système estuarien. Les acides gras représentent un large groupe de molécules qui comprennent la majorité des lipides retrouvés dans tous les organismes. Le concept est que les producteurs primaires disposent d'acides gras spécifiques qui peuvent être transférés, conservés et reconnu au sein des consommateurs, ce qui a favorisé leur utilisation dans de nombreux domaines de recherche allant de la nutrition et du métabolisme de l'animal jusqu'à l'analyse de toute la chaine trophique. Cette technique a par exemple permis de déterminer l'importance des bactéries et des matières détritiques dans le régime alimentaire d'une espèce de palourde (Bachok et al., 2003). L'analyse des acides gras a par ailleurs permis à Alfaro et al. (2006) d'appréhender la diversité alimentaire de la faune et le fonctionnement de toute la chaine trophique dans un écosystème estuarien.

1.3.3 Interactions non trophiques

Le bon fonctionnement des zones intertidales est également maintenu par un autre type d'interaction non trophiques. La bioturbation par la faune benthique illustre parfaitement ce type de relation entre la communauté biologique et les facteurs abiotiques. Kristensen et al. (2012) a proposé une définition de la bioturbation qui intègre « tous processus de transports menés par des animaux qui affectent directement ou indirectement la matrice sédimentaire, incluant le remaniement de particules et la ventilation dans le sédiment». Les auteurs ont séparé la bioturbation selon l'action de l'animal qui entraine (1) un déplacement et un mélange des particules sédimentaires par remaniement et/ou (2) un déplacement de l'eau dans le sédiment par le processus de ventilation (Figure 1.8). L'action de remaniement traduit toute activité entrainant des déplacements et/ou des mélanges de



FIGURE 1.8: Définition de la bioturbation proposée dans l'étude de Kristensen et al. (2012)

particules dans le sédiment. Il en résulte une hétérogénéité des caractéristiques physico-chimiques du sédiment. La faune suivant le mode de remaniement du sédiment a été catégorisée en : biodiffuseurs (A), convoyeurs (B), convoyeurs inverses (C) et régénérateurs (D) (Figure 1.9).

Les biodiffuseurs déplacent et mélangent les particules sédimentaires de façon aléatoire et sur de courtes distances. On distingue 3 sous-groupes de biodiffuseurs : (a) les biodiffuseurs qui regroupent un grand nombre d'épifaune benthique, dont les activités bioturbatrices sont concentrées sur la partie superficielle du sédiment, tels que des crabes (Penha-Lopes et al., 2009), des poissons benthiques (D'Andrea et al., 2004) ou des gastéropodes comme *Peringia ulvae* (Orvain et al., 2006); (b) les biodiffuseurs de surface incluant par exemple des ophiures, des polychètes et bivalves (Gilbert et al., 2007) et dont l'impact de la bioturbation se produit sur quelques centimètre dans le sédiment. La coque commune (*Cerastoderma edule*), un bivalve filtreur sur lequel notre étude va se porter, relève du type des biodiffuseurs de

surface. Le troisième sous-groupe regroupe (c) les biodiffuseurs de galeries avec des activités bioturbatrices pouvant atteindre une profondeur de 30cm. Le mélange diffusif de particules sédimentaires se fait localement ce qui est le cas de certains polychètes (Quintana et al., 2007).

- Les organismes endogés qui ingèrent les particules sédimentaires en profondeur et expulsent les matières fécales à la surface du sédiment constituent le sous-groupe des bioconvoyeurs (vers le haut). Le processus et le type d'équation associée correspond à un mode de biodiffusion à plus grande distance verticale. La profondeur d'action peut s'étendre jusqu'à 40 cm de profondeur. Le polychète Arenicola marina est l'espèce la plus représentative de ce sousgroupe (Cadée, 1976).



FIGURE 1.9: Principaux types de remaniement sédimentaire induit par la faune benthique
(A) Biodiffuseurs, (B) Convoyeurs vers le haut, (C) Convoyeurs vers le bas et (D) : Régénérateurs (Kristensen et al., 2012)

- Quand le flux de rejet de particules sédimentaires issu de la construction et du maintien du terrier est inversé, les organismes bioturbateurs sont regroupés comme étant toujours des bioconvoyeurs mais vers le bas. Ce mode d'action peut se traduire par une accumulation de traceurs déposés à la surface initialement, avec des pics en subsurface au bout de quelques jours. Tel est le cas de *Praxillella sp.* ce qui expliquerait la présence de diatomées viables à 14 cm de profondeur selon Levin et al. (1997).
- Les régénérateurs sont des organismes fouisseurs qui creusent des terriers. Le processus se passe en deux temps avec une phase active pendant la création du terrier et une phase inactive d'écroulement après l'abandon du terrier.

La ventilation englobe tout échange d'eau rapide entre le sédiment sous-jacent et l'eau susjacente qui est à l'origine de la bioirrigation (transport de l'eau interstitielle et des solutés associés dont l'ammonium). La diffusion moléculaire de solutés se trouve perturbée par cette bioventilation qui favorise le transport de solutés. La forme des terriers et les processus d'irrigation associés différencient les différents bioturbateurs.
- Les terriers en forme de U sont constitués d'au moins deux ouvertures à la surface (Figure 10A). La ventilation se fait dans un sens et la bioirrigation se fait par diffusion radiale et/ou par advection. C'est le cas du polychète Nereis sp.. (Kristensen, 2001)
- Les terriers en forme de I ou J sont caractérisés par une ventilation bidirectionnelle et une bioirrigation par diffusion radiale au niveau des sédiments imperméables (Fig. 1.10B).
- Avec la même conformation (terriers en forme de I ou J) mais au niveau de substrat perméable (sableux), la ventilation est unidirectionnelle (Figure 1.10C). La bioirrigation de l'eau interstitielle et des solutés associés est maintenue par percolation advective vers l'interface eau-sédiment. Arenicola marina est l'espèce type pour ce type de bioventilation (Volkenborn et al., 2010).



FIGURE 1.10: Principaux types de ventilation induite par la faune benthique et bioirrigation associée :
(A) Terrier en forme U, ventilation unidirectionnelle et bioirrigation radiale ou par advection, (B)
Terrier en forme I ou J, ventilation bidirectionnelle et bioirrigation radiale (C) terrier en forme I ou J, ventilation unidirectionnelle et bioirrigation par percolation advective

(Kristensen et al., 2012)

Les différents transports de particules sédimentaires et de solutés induisent une forte modification des caractéristiques physiques et chimiques du sédiment (Meysman et al., 2006; Reise, 2002) susceptibles d'impacter tout le système intertidal. L'ingénierie écosystémique de la faune benthique participe significativement au bon fonctionnement de tout le système (Lohrer et al., 2004; Norkko et Shumway, 2011). La disparition d'espèces clés au sein d'un système est susceptible d'entraîner des changements du fonctionnement de tout l'écosystème par effet cascade (Cesar et Frid, 2009). Par ailleurs, le remaniement sédimentaire de surface entraîne une modification de l'érodabilité qui modifie les flux de matières à l'interface eau-sédiment. Sur les vasières, la majorité des espèces facilite l'érosion de surface soit 1) en formant une matrice biogène granuleuse et très facilement érodée de manière chronique soit 2) en modifiant en profondeur les caractéristiques d'érosion de masse (Type I ou II selon l'état de consolidation de la matrice sédimentaire). Certaines espèces tubicoles sont également susceptibles d'augmenter les seuils critiques de résistance à l'érosion. Elles sont rares sur les vasières, mais certains annélides comme les spionidés Pygospio elgans ou les ampharetidae Melinna palmata peuvent ainsi stabiliser une vase ou un mélange sablo-vaseux. Les filtreurs, qu'ils soient épigés comme les moules Mytilus edulis et les huîtres creuses Crassotrea gigas ou bien endogés comme la mye Mya arenaria sont très efficaces pour faciliter l'envasement local d'un site par une activité de biodéposition. Ce taux de biodéposition est lui-même directement dépendant du taux de clairance de ces filtreurs et donc du taux de filtration (calculs détaillés dans la partie chapitre 3).

1.3.4 Ingénierie écosystémique : le cas de la coque

Les ingénieurs écosystémiques désignent des organismes qui sont capables d'apporter des modifications physiques aux éléments biotiques et abiotiques modulant ainsi la disponibilité des ressources pour les autres espèces (Jones et al., 1994). Les ingénieurs autogéniques qui modifient l'environnement par leurs structures physiques ont été différenciés de ceux dénommés allogéniques qui modifient les éléments d'un état physique à un autre notamment via la bioturbation (Montserrat et al., 2009). En milieu estuarien, les bivalves représentent des espèces capables d'apporter des modifications au niveau du milieu naturel (Norkko et Shumway, 2011) sans pour autant porter atteinte au bon fonctionnement de leur développement. C'est particulièrement le cas de la coque commune Cerastoderma edule qui est une espèce très répandue au sein des écosystèmes intertidaux européens. La coque commune (*Cerastoderma edule*) est un bivalve suspensivore actif, vivant au niveau des premiers centimètres du sédiment. Plusieurs impacts de la coque sur son environnement ont été rapportés et sont résumés par la figure 1.11 issue de l'article de Morgan et al. (2013). Consommée par des crabes tels que Carcinus maenas (Sanchez-Salazar et al., 1987), par des crevettes telles que Crangon crangon, par des poissons dont Pleuronectes platessa (Jensen et Jensen, 1985) et par de nombreux oiseaux incluant Haematopus ostralegus (Norris et Johnstone, 1998), la coque commune constitue le lien trophique intermédiaire entre les producteurs primaires et le niveau trophique supérieur. Par ailleurs, Thieltges et Reise (2006) ont montré que des nématodes parasites infectent plus les adultes que les juvéniles. L'analyse précédente de l'effet de la bioturbation de la coque s'est orientée vers les impacts relatifs aux caractéristiques physiques du sédiment (Ubertini, 2012). En outre, elle est également consommée par l'homme et la pêche a atteint 18 909 tonnes en 2013 (FAO, 2016).

Une augmentation de la concentration de nutriment dans le sédiment a été observée quand la densité de coque augmentait (Cesar, 2009). L'auteur a avancé l'excrétion d'azote directement dans le sédiment ou l'éjection de biodépôts riches en nutriments pour expliquer cette augmentation. Dans leurs études, Cadée (1993) et de Swanberg (1991) ont mesuré un flux d'ammonium à 3400 et 84 $\mu mol m^{-2} h^{-1}$ pour une biomasse de coque de 200 g de poids sec sans cendres et de 84 g poids sec respectivement. La bioventilation ainsi que la bioirrigation associée ont été avancées comme issues de la déstabilisation du sédiment par l'adduction des valves ou par secouement (Flach, 1996). Un apport de nutriment dans le sédiment s'accompagne d'une augmentation de la production primaire du MPB en absence de forçage hydrodynamique (Ubertini, 2012). Une action qui manquerait à ce schéma de Morgan et al. (2013) serait l'effet de la coque sur la stabilité sédimentaire. Deux conclusions divergent quant à l'impact de la coque sur la stabilité sédimentaire. Des études ont montré une diminution de la stabilité du sédiment en présence de coque (Ciutat et al., 2006, 2007; Neumeier et al., 2006). Par ailleurs, Rakotomalala et al. (2015) a observé un export de matière algale benthique due à la bioturbation de la coque, dont l'intensité serait plus élevée pour le cas de coques adultes.



FIGURE 1.11: Diagramme simplifié d'un écosystème incluant les «services» apportés par les coques (Morgan et al., 2013)

En effet, la bioturbation de la coque permet la création d'une couche de surface bioturbée qui est facilement érodée dès qu'elle est soumise à une tension de frottement suffisante, telle que celle rencontrée pendant une marée. Cette couche de surface est enrichie en MPB qui une fois exporté dans l'eau représente une disponibilité alimentaire non négligeable pour les filtreurs, notamment pendant les périodes de faible production phytoplanctonique. Ces analyses rejoignent d'autres constats notamment Monteserrat et al. (2009) qui ont montré que la coque perturbe la surface du sédiment et modifie par conséquent positivement son érodabilité. L'enfouissement de la coque entraîne également un mélange sédimentaire à la surface qui a tendance à le rendre plus cohésif. Une récente étude de Donadi et al. (2014) a montré que la coque augmenterait la stabilité du sédiment permettant ainsi l'installation de nouvelles générations de coques. Cependant, les expériences de Andersen et al. (2010) ont été caractérisées par l'absence d'érosion sédimentaire mais plutôt une stabilisation du sédiment en rapport avec une biomasse microphytobenthique importante. Une corrélation entre la biomasse microphytobenthique et l'augmentation de la stabilité du sédiment a été établie (Paterson et al., 1990; Underwood et Paterson, 1993), notamment grâce à la sécrétion de substance appelée EPS (Extracellular Polymeric Substances). Ce processus augmenterait par conséquent la stabilité du lit sédimentaire. Ce qui est confirmé par les études expérimentales menées par Ubertini et al. (2015) qui ont montré une augmentation du seuil d'érosion d'un substrat sablo-vaseux selon l'âge du biofilm microphytobenthique. De même Donadi et al. (2015) démontrent que la coque peut avoir une influence positive sur l'élévation sédimentaire, certainement à cause d'une activité de filtration. Les effets sont donc a priori contrastés entre des effets positifs et négatifs en fonction des conditions granulométriques du sédiment, mais aussi du courant et de la turbidité locale, l'activité de filtration et de bioturbation des coques étant adaptée dans un contexte de stratégie optimale de type «foraging strategy» (Neumeier et al. 2006).

La coque est donc une espèce capable de modifier les propriétés physiques et chimiques de son milieu ce qui induit une disponibilité alimentaire pour sa propre consommation mais aussi pour la consommation des autres espèces de filtreurs présentes dans son habitat. La coque peut de ce fait être considérée comme une espèce ingénieure allogénique selon la classification de Jones et al. (1994). La coque intervient également dans la pérennisation de sa population en permettant une disponibilité alimentaire d'origine benthique qui profite directement aux juvéniles et adultes. La coque peut également intervenir dans le développement du phytoplancton par excrétion directe de nutriment ou par favorisation du processus de reminéralisation (Cadée, 1993).

1.4 Modélisation des écosystèmes

Dans les analyses des processus écologiques, la modélisation mathématique a été utilisée depuis plusieurs années depuis les analyses pionnières de Riley (1946) et de Steele (1959). La précision des estimations en modélisation n'a cessé de se développer avec l'importante avancée de la science numérique/informatique. Un modèle par principe est une représentation simplifiée d'un système. Mais comme l'a signalé Yodzis (1989), toute étude d'un système constitue une simplification du fait que l'on s'intéresse à un ou à plusieurs éléments/processus du système et non pas à tout le système dans son ensemble. Yodzis et Innes (1992) ont affirmé que la modélisation doit s'appuyer sur des lois générales permettant de réduire le nombre de paramètres pour décrire la dynamique. Il est important d'éviter le «plague of parameters ». Un modèle doit répondre à une question scientifique bien précise et se doit d'être représentatif des connaissances théoriques d'un système (Bacher et Niquil, 2015). Le degré de complexité d'un modèle dépendra fortement de l'objectif de l'étude. Anderson (2010) a mentionné que l'intégration de toutes les interactions au sein d'un écosystème dans un modèle est susceptible de ne pas donner la précision attendue et demeure une tâche difficile. La reproduction des processus dynamiques demeure difficile ce qui oblige à faire des choix judicieux sur les interactions à prendre en compte dans le modèle. L'intérêt de la modélisation réside dans le fait que le modèle prend en compte les processus significatifs au fonctionnement d'un système.

1.4.1 Modélisation de la dynamique sédimentaire

En milieu estuarien, de nombreuses études se sont intéressées à la dynamique sédimentaire. L'accent a été porté sur l'érosion sédimentaire suite aux effets des forçages hydrodynamiques (Cancino et Neves, 1999; Chao et al., 2008; Clarke et Elliott, 1998; Toorman, 2002; Warner et al., 2008). Un des aspects de ces modèles purement physiques est l'abstraction faite sur les compartiments biologiques au niveau des estuaires. D'autres études se sont intéressées à l'érosion sédimentaire induites par les facteurs biologiques (par exemple l'impact d'une espèce dominante de la faune) et les facteurs abiotiques sur la dynamique hydrosédimentaire (Kristensen et al., 2013; Orvain et al., 2012; Widdows et Brinsley, 2002; Willows et al., 1998; Wood et Widdows, 2002). Mis à part les forçages hydrodynamiques, l'érosion sédimentaire est le résultat d'un déséquilibre entre stabilisation (physique et/ou biologique) et déstabilisation (physique et/ou biologique) du substrat. Ces modifications de l'érodabilité du sédiment représentent l'action simultanée de nombreux composants. Un effet compensatoire de ces processus est susceptible de se produire en milieu estuarien. Une action stabilisatrice du MPB compensant l'action bioturbatrice de la coque par exemple n'est pas à exclure ce qui constituerait une autre explication des résultats obtenus par Andersen et al. (2010). L'impact de cette espèce sur le mélange sédimentaire expliquerait mieux encore comment, le mélange d'une proportion de vase fine initialement en surface avec la matrice sédimentaire sableuse, faciliterait sa cohésion en « cimentant » l'ensemble. Ces processus ne sont pas encore intégrés dans les modèles numériques de transport sédimentaire, mais la prise en compte de nouvelles lois d'érosion spécifique aux mélanges sablo vaseux (Le Hir et al. 2011, Grasso et al. 2015) devrait permettre de remédier rapidement à cette lacune dans les modèle de transport sédimentaire. Les ingénieurs d'écosystèmes mélangeant efficacement les vases et des sables stratifiés initialement peuvent faire passer un sédiment du régime non-cohésif à cohésif. Par ailleurs, l'érosion sédimentaire se traduit par l'érosion du substrat mais s'accompagne également de l'export de certains organismes qui s'y développent. Il a été démontré que le MPB est susceptible d'être exporté dans la colonne d'eau (Orvain et al., 2007; Ubertini et al., 2012). Malgré l'importance écologique du compartiment microphytobenthique, peu de modèles intégrant le compartiment du MPB dans l'érosion sédimentaire ont été développés (Orvain et al., 2004). Une formulation prenant en compte le MPB est le modèle développé par Le Hir et al. (2007) avec lequel l'effet stabilisateur du MPB a été modélisé sur la base des équations proposées par Yallop et al. (2000). D'autres formulations ont aussi été proposées mais qui traitent du développement du MPB dans le sédiment soumis à une perte par export de matière vers la colonne d'eau sous l'effet de la marée (Guarini et al., 2008; Mariotti et Fagherazzi, 2012) sans que l'effet de la bioturbation de la faune ne soit implémentée dans la formulation. Une analyse de la remise en suspension du MPB sous l'effet des forçages hydrodynamiques et de la bioturbation des coques requiert de ce fait un approfondissement.

1.4.2 Modélisation de la croissance du MPB

La production primaire microphytique du domaine intertidal est soutenue par deux communautés phototrophes : le phytoplancton et le microphytobenthos. Récemment, Shimoda et Arhonditsis (2016) ont mené une analyse critique sur les différentes formulations qui ont été utilisées pour reproduire la dynamique du groupe fonctionnel phytoplanctonique. Leur étude s'est basée sur l'analyse de 240 modèles biogéochimiques traitant du sujet. Un écart conséquent est cependant remarqué quand il s'agit de la modélisation du MPB malgré l'importance de la communauté en milieu estuarien. Le manque évident de formulation du développement du microphytobenthos a poussé certains auteurs à avoir recours à une formulation relative au phytoplancton pour analyser des dynamiques à l'échelle d'un système (Blackford, 2002; Hochard et al., 2010). Un modèle logistique de développement du MPB sous l'effet de la lumière, de la température et de l'hydrodynamisme a été développé dans les études de Mariotti et Fagherazzi (2012). Ces modèles présentent tous un caractère commun : ils ne tiennent pas compte de la physiologie complexe du développement du MPB dans le sédiment. Le modèle développé par Guarini et al. (2000) demeure jusqu'à ce jour le seul à notre connaissance qui prenne en compte la physiologie de la communauté microphytobenthique telle que la migration verticale. Par conséquent, il est évident que des efforts dans ce sens doivent être menés afin de tenir compte des particularités du développement du MPB dans le sédiment et d'éviter d'avoir recours à des formulations non adaptées et afin de mieux prédire le fonctionnement de systèmes où le MPB joue un rôle important.

1.4.3 Modélisation de la production secondaire

La modélisation a été souvent utilisée afin d'analyser le développement de nombreuses espèces. La modélisation de la croissance des bivalves a connu un essor considérable depuis plusieurs années. Cet effort s'est principalement orienté vers des espèces d'intérêt économique telles que la moule (*Mytilus edulis*), l'huître creuse (*Crassostrea gigas*) ou la coque commune (Pouvreau et al., 2006; Rosland et al., 2009; Rueda et al., 2005; Troost et al., 2010).

Pour le cas des bivalves filtreurs tels que la coque, un modèle écophysiologique de croissance et de reproduction individuelle suivant une variation saisonnière de la température et de la nourriture a été développé par Rueda et al. (2005). L'aspect quantitatif mais également qualitatif de la nourriture a été pris en compte dans le modèle. Une sélection pré-ingestion à l'origine de la production de pseudofecès a été également formulée. La prédiction du temps et du taux de la ponte sont également intégrées dans le modèle. Cependant, le modèle est difficilement exploitable dans d'autres sites d'étude du fait du nombre important de paramètres (au nombre de 31) utilisés dont certains peuvent être variables (ratio entre carbone et chlorophylle) selon les écosystèmes.

Le modèle « Scope for Growth (SFG) » a été utilisé pour reproduire l'évolution temporelle de la croissance d'organismes tels que les bivalves (Barillé et al., 2011; Filgueira et al., 2011). Le SFG est un modèle de production nette qui a été établi à partir de relations empiriques qui décrivent les processus d'alimentation et d'allocation des ressources. Le modèle a été développé pour simuler la croissance de l'huître (Barillé et al., 1997) puis a été ensuite modifié pour une comparaison avec un autre type de modèle (Barillé et al., 2011). Dans la dernière version du modèle SFG, trois variables d'état sont utilisées : le poids de la coquille (SHELL), le poids somatique (SOMA) et le poids de la réserve-gonade (RESGON). Le bilan énergétique pour un organisme « standard » est obtenu par la différence entre l'énergie obtenue à partir de la nourriture et les coûts métaboliques. Les coûts métaboliques sont relatifs à l'acquisition de la nourriture, la reproduction et la maintenance. L'énergie issue de la nourriture est directement disponible afin d'assurer les coûts métaboliques de l'organisme en premier, puis est ensuite allouée au compartiment de la coquille, puis au compartiment SOMA. Le compartiment de réserve-gonade n'est alimenté qu'en cas d'excès d'énergie.

En dehors des périodes de gamétogenèse, l'énergie de la réserve est réallouée aux coûts métaboliques et si l'énergie obtenue à partir de la nourriture est insuffisante pour le maintien de l'organisme (coûts métaboliques) la croissance de la coquille est stoppée. Pendant les périodes de gamétogenèse, les coûts métaboliques sont assurés par le compartiment SOMA et s'accompagne d'une réduction de 50% de la croissance de la coquille. La ponte est déclenchée quand la température et le compartiment de réserve-gonade atteignent des valeurs seuils. Le modèle utilise l'hypothèse selon laquelle la réserve et les gonades ne requièrent pas de maintenance.



FIGURE 1.12: Schéma conceptuel du fonctionnement du modèle « Scope for Growth » et du modèle DEB (Barillé et al., 2011)

Le modèle DEB (Dynamic Energy Budget) constitue un autre type de modèle couramment appliqué aux filtreurs et qui va être utilisé dans le cadre de notre étude. Le DEB est un modèle mécanistique qui se base sur des processus physiologiques communs aux organismes. Il décrit le bilan énergétique (flux sortant – flux entrant) d'un organisme en fonction des conditions environnementales (température et nourriture). Le modèle reproduit l'utilisation de l'énergie obtenue à partir de la nourriture par un organisme pour assurer la maintenance, la croissance, le développement et la reproduction. Le modèle se base sur les hypothèses que (1) l'énergie assimilée à partir de la nourriture passe par un compartiment de réserve, avant d'être allouée selon des (2) proportions fixes à la maintenance et à la croissance (volume structurel) d'une part et au développement des juvéniles ou à la reproduction des adultes d'autre part. Les réserves ne nécessitent pas de maintenance dans la théorie du DEB.

Le fonctionnement général du DEB ainsi que les détails sur les équations et les paramètres du modèles sont développés dans Kooijman (2000). L'état de l'organisme d'un individu est représenté par

trois variables d'état : le volume structurel (V), les réserves (E) et la maturité/reproduction (E_B). L'énergie assimilée est intégrée dans le compartiment réserve à partir duquel elle va être utilisée pour les besoins métaboliques de l'organisme. Une proportion fixe (K) de l'énergie du compartiment réserve (E) est allouée à la maintenance et à la structure (V) tandis que la part restante est utilisée pour la maintenance de la maturité, le développement et la reproduction. Le passage du stade juvénile à l'adulte est supposé se produire lorsque l'individu a atteint la valeur seuil (V_p) c'est à dire le volume structurel à maturité. La longueur de l'organisme (L) peut être calculée à partir du volume structurel en utilisant un coefficient de forme (δ_M) . Quant au poids sec, il est obtenu à partir de la relation entre les trois variables d'état V, E, ER (voir chapitre 2). Il est également supposé que tous les processus physiologiques sont influencés par la température. L'énergie stockée sous forme de réserves de reproduction est utilisée différemment selon les espèces. Il y a une ponte quand (1) l'énergie allouée aux gonades est suffisante c'est-à-dire quand le rapport gonado-somatique GSI (rapport entre l'énergie allouée à la reproduction et l'énergie totale de l'animal) dépasse un seuil et (2) quand la température atteint une valeur seuil de déclenchement de la ponte. Pour la coque, la même approche que Troost et al. (2010) a été utilisée pour le processus de la ponte. Une perte de 2% de la réserve de reproduction est appliquée quand les conditions mentionnées précédemment sont réunies et jusqu'à ce que le rapport gonado-somatique GSI ou la température descendent en dessous d'une valeur seuil. Dans le cas où la nourriture n'est pas suffisante et que le compartiment de réserve (E) diminue jusqu'à un certain seuil, l'énergie du compartiment de la reproduction est re-allouée pour la maintenance. Lorsque le compartiment de reproduction est épuisé et si la condition de manque de nourriture persiste, la maintenance est assurée au détriment du volume structurel. Le modèle DEB requiert donc des mesures des conditions environnementales et des processus propre à l'espèce afin d'analyser la dynamique énergétique d'un organisme. Différents indicateurs de nourriture ont été utilisés pour lancer le modèle pour le cas des bivalves filtreurs tels que : la chlorophylle a (Pouvreau et al., 2006; Rosland et al., 2009), l'abondance cellulaire et le biovolume (Bourlès et al., 2009; Picoche et al., 2014), la concentration en carbone dans l'eau et le ratio Chla: C (Grangeré et al., 2009b). Ces résultats et ceux de Handa et al. (2011) ont démontré que différents signaux alimentaires impactent différemment la croissance des organismes. Les résultats peuvent être satisfaisants selon le régime alimentaire de l'espèce. Cependant, la Chl a est de loin le signal de nourriture le plus utilisé pour des simulations effectuées avec le modèle DEB. Au niveau de notre site d'application (Baie des Veys, Normandie), le modèle DEB a déjà été utilisé pour simuler la croissance de l'huître selon les variations des paramètres environnementaux : nourriture et température (Grangeré et al., 2009b), ce qui n'a pas été le cas de la coque commune. Par ailleurs, il a été démontré que le MPB et le phytoplancton représentent les principaux composants du régime alimentaire de la coque commune (Sauria et Kang 2000, Lefebvre et al., 2009b) bien que le MPB soit souvent négligé dans les analyses en modélisation. Dans leur étude, Rueda et al. (2005) ont aussi mentionné le manque de prise en compte de la consommation du MPB par les coques dans leur formulation. Il est de ce fait nécessaire de tenir compte des fluctuations spatiales et temporelles des ressources trophiques disponibles pour une meilleure analyse de la croissance des filtreurs en estuaire.

1.5 Problématique et stratégie d'étude

1.5.1 Site d'étude : Baie des Veys

La Baie des Veys est un système intertidal de 6km de largeur, localisé entre les départements de la Manche et du Calvados. La baie est exposée aux vents hivernaux de la Manche central ou de la Mer du Nord. La salinité moyenne mesurée en Baie des Veys est de 33.3 avec une dessalure ponctuelle en hiver issue des crues des rivières. La température varie autour de 7 °C en hiver et de 18 °C en été.

La zone est soumise à un régime tidal semi-diurne. L'apport d'eau douce est assuré par deux chenaux : le chenal de Carentan à l'Ouest alimenté par la Taute et la Douve et le chenal d'Isigny à l'Est où confluent la Vie et l'Aure. Du point de vue morphosédimentaire, l'influence de ces deux chenaux partagent la baie en trois zones. La partie occidentale, délimitée à l'Est par le chenal de Carentan, est caractérisée par des sédiments sableux. La partie centrale, circoncise par les deux chenaux et la pointe de Brévands, est occupée par un schorre et une slikke du fond vers le Nord. Les analyses menées par Deroin (2012) ont montré un gradient sédimentaire allant de la vase au sable fin de l'amont vers l'aval. Un substrat vaseux a été observé le long du chenal de Carentan de cette partie centrale. La partie orientale de la baie quant à elle est caractérisée par des structures envasées influencées par la présence des parcs à huître.

Une relation entre la biomasse du MPB et la taille des particules sédimentaires (Orvain et al., 2007) ainsi que la bathymétrie (Ubertini et al., 2012) a été observée au niveau de la baie. En outre, une structure spatiale pérenne du MPB a été observée avec une variation spatiale et temporelle (Ubertini et al., 2012). Par ailleurs, une remise en suspension du MPB vers la colonne d'eau a été étudiée au niveau de la baie sous l'effet de la bioturbation des coques (Ubertini, 2012). Le MPB ainsi resuspendu et le phytoplancton représentent les deux communautés microphytiques constitutives de la chlorophylle a dans l'eau en Baie des Veys.

Les analyses de Ubertini et al. (2012) ont mis en évidence une relation entre la répartition spatiale des mollusques benthiques et la chlorophylle *a* dans l'eau. Les bivalves et les annélides ont été observés comme étant les groupes dominants en termes de biomasse en Baie des Veys (Timsit et al., 2004). Cette même étude analysant l'évolution de la communauté benthique entre 1985 et 2000 a mis en évidence un agencement de la faune benthique selon un gradient estuarien-marin. La partie centrale et la partie occidentale sont caractérisées par des assemblages d'espèces homogènes. La partie Est de la Baie quant à elle est séparée des autres parties par le chenal d'Isigny et dont la conchyliculture influence significativement la communauté benthique avec une dominance de *Lanice conchilega*. En outre, un enrichissement avec des coques communes a été observé au niveau de la Baie pendant la période d'étude.

1.5.2 Objectifs de l'étude

La reconstitution du réseau trophique estuarien demeure jusqu'à ce jour une tâche difficile. Appréhender la complexité ainsi que la variation quotidienne des interactions entre la géologie, la chimie, l'hydrodynamisme et la biologie demeure jusqu'à ce jour un challenge. La modélisation reste un outil puissant face à cette contrainte. Un modèle reconstruit d'une manière simple les processus considérés au sein d'un système, et cela en ne considérant que les composants nécessaires au bon fonctionnement des interactions au sein du dit système. L'étude et la prédiction du fonctionnement des écosystèmes estuariens requièrent l'analyse des interactions entre les différents composants constitutifs. Pour le cas de notre site d'étude (Baie des Veys), notre approche s'est limitée à deux compartiments principaux : un producteur et un consommateur primaire benthique.



FIGURE 1.13: Schéma conceptuel sur lequel se base l'approche de la thèse integrant (I) une diversité alimentaire de la coque, (II) une bioturbation de la coque qui induit la remise en suspension du MPB vers la colonne d'eau et (III) un développement ecophysiologique du MPB dans le premier centimètre de sédiment

La coque commune Cerastoderma edule a été choisie comme consommateur primaire pour cette \acute{e} tude. Elle représente l'une des principales espèces sauvages dominantes au sein du site d' \acute{e} tude (90% de la biomasse, Ubertini et al. 2012). C'est également une espèce ingénieure qui intervient dans la facilitation du développement du MPB dans le sédiment (Ubertini, 2012) mais aussi dans la remise en suspension du MPB vers la colonne d'eau par le processus de bioturbation. Ubertini et al. (2012) ont montré que la coque en remettant en suspension des diatomées benthique en grande quantité peut faire profiter de cette ressource trophique à d'autres filtreurs comme les huîtres se trouvant dans un habitat adjacent lors des périodes de jusant du cycle de marée. Son rôle majeur autant quantitatif (dominance) et qualitatif (diversités des actions bioturbatrices) ainsi que la nécessité d'optimiser la gestion des stocks halieutiques de cette espèce exploitée sont autant de raisons nous poussant à étudier et modéliser la relation entre cette espèce en intégrant les interactions trophiques et non trophiques avec les autres acteurs de son écosystèmes (microphytobenthos, phytoplancton, autres bivalves filtreurs tels que les huîtres creuses). Quant aux producteurs primaires, le choix s'est porté sur le MPB de par son importance expliquée précédemment et qui à notre connaissance est encore faiblement intégré dans l'analyse prédictive du développement des bivalves. L'étude consiste à modéliser les interactions trophiques et non trophiques entre les producteurs primaires microphytobenthiques et la coque commune (Cerastoderma edule) au sein d'un écosystème estuarien : la Baie des Veys Normandie, France (Figure 1.13).

Notre approche a consisté à analyser en premier lieu les variations quantitatives et qualitatives des ressources trophiques de la coque en Baie des Veys par l'intermédiaire du modèle DEB. La deuxième partie de la thèse s'est ensuite concentrée sur la modélisation de l'impact de la bioturbation de la coque sur la disponibilité alimentaire d'origine benthique au niveau d'une vasière intertidale. La troisième et la dernière étape a consisté à la modélisation d'un système benthique intégrant un compartiment autotrophique, un compartiment hétérotrophique et un compartiment de nutriment.

1.5.3 Données disponibles

Les données utilisées pour l'analyse de l'alimentation de la coque ont été obtenus pendant deux campagnes de suivi en Baie des Veys sur la période entre 2009 et 2013. La première campagne a été effectuée pendant le projet TROPHECO entre 2009 et 2010 au niveau de trois sites. Pendant cette période, les prélèvements de coques ont été menés à une fréquence mensuelle. La deuxième campagne a été effectuée dans le cadre du projet GECO GECO entre 2012 et 2013 au niveau des mêmes sites de prélèvement que précédemment mais avec un autre site supplémentaire. Pendant cette période, la fréquence d'échantillonnage est de trois mois. Au cours de ces deux campagnes, deux prélèvements de coques ont été réalisés en parallèle, l'un pour l'étude de la dynammique de population et l'autre pour l'étude du régime alimentaire par les isotopes stables. Pour l'étude de dynamique de population, tous les échantillons de coques ont été rassemblés et groupés par classe de taille de 1mm. Une décomposition plurimodale par méthode graphique des distributions de tailles/fréquences a été utilisée pour analyser la croissance des coques. La méthode employée est celle de Bhattacharya (Sparre Venema, 1996) qui consiste à linéariser la distribution plurimodale. Une fonction logarithmique des effectifs des classes de taille a été appliquée à partir de laquelle la différence entre les logarithmes de fréquence de taille a été calculé. Ensuite, le diagramme de dispersion des différences a été établi en fonction de la borne supérieure de la classe de taille minimale. Pour ce faire, le logiciel de la FAO FISAT a été utilisé (Gayanilo et al, 1996). La taille modale de chaque cohorte obtenue à partir de cette méthode a été utilisée dans le cadre de cette thèse (Voir section Annexe du Chapitre 3). Pour les isotopes stables, les échantillons prélevés ont été regroupés par date et par site. La signature isotopes des coques a été obtenue par une analyse par spectrométrie de masse. Afin de déterminer le régime alimentaire des coques, la signature isotopiques des sources alimentaires (phytoplancton, MPB et matières organiques d'origine terrigène) a également été déterminée. La contribution des différentes sources au régime alimentaire des coques a été estimé à l'aide du modèle de mélange bayésien SIAR V4 (Parnell et al., 2010). Une description détaillé des techniques et des résultats est présentée dans le rapport de M2 de Laura Varin (2014). Les données de température et de Chl a dans l'eau en dehors de la baie sont issus des suivis menés par SOMLIT et par Ifremer respectivement sur les mêmes périodes.

Les données acquises pendant les travaux d'Ubertini (2012) ont été utilisées pour le développement du modèle de remise en suspension du MPB vers la colonne d'eau sous la bioturbation des coques. Des cultures de coques et de MPB ont été effectuées en mésocosme. Des expériences d'érosion ont ensuite été menées sur des carottes de sédiment issues de la culture en mésocosme afin de déterminer l'effet de la bioturbation des coques sur la remise en suspension du MPB vers la colonne d'eau. Différentes biomasses de juvéniles et d'adultes ont été expérimentées. Les expériences d'érosion ont été faites avec l'érodimètre (Guizien et al. 2012; Le Hir et al., 2008; Orvain et al. 2014b). Cet appareil permet d'imposer une vitesse de courant contrôlée sur des carottes de sédiment de 9cm de dimamètre. La vitesse du courant a été augmentée toutes les 5 minutes. Des sondes sont reliées à l'appareil et permettent de mesurer les matières remises en suspension dans l'eau ainsi que les forçages hydrodynamiques appliqués au niveau du sédiment. Les données acquises pendant ces expériences en laboratoire ont servi au développement du modèle. Par ailleurs, des carottes de sédiment ont été prélevées *in situ* dans le cadre du projet GECO GECO (Orvain et al., 2013c). Ces carottes de sédiments ont été soumises à un protocole expérimental d'érosion en réponse à une augmentation successive du débit, en estimant la tension de frottement et en se limitant à une érosion chronique de surface (type 0; c'est-à-dire sans érosion en masse de type I ou II). Ces jeux de données ont ensuite été utilisés pour la calibration du modèle. Des carottes de sédiments ont été prélevées sur 4 sites de la baie des Veys avec le sédiment et l'assemblage d'espèce naturels (Orvain et al. 2013c) et ont été soumises à des mesures d'érodimétrie *ex situ*. Les jeux de données ainsi obtenues ont ensuite servi pour des tests de validation et de sensibilité du modèle.

Pour le modèle reproduisant le fonctionnement d'un système benthique (flux de carbone et d'azote) et intégrant la production primaire microphytobenthique, la production d'EPS, la production bactérienne et la reminéralisation du carbone et de l'azote, le modèle développé par Katell Guizien et collaborateurs lors de l'ANR VASIREMI a été testé ici et paramétré (Guizien et al., 2009, 2011). Les données issues des expériences en laboratoire menée par Orvain et al. (2003a) ont été utilisées pour être confrontées avec les simulations du modèle et paramétrer certains paramètres physiologiques des diatomées benthiques et relatives aux flux biogéochimiques des sels nutritifs. Ces données sont des mesures journalières de la Chl a et des EPS (LMW, HMW) au début et à la fin de chaque marée basse. Des mesures de nutriments étaient également disponibles effectuées au tout début et à la fin des 10 jours d'expérimentation.

Chapitre 2

Determining the food resource use and diet of the common cockle (*Cerastoderma edule*) using a modelling approach

Rakotomalala C., Lefebvre S., Orvain F., Grangeré K. Determining the food resource use and diet of the common cockle (*Cerastoderma edule*) using a modelling approach

In preparation for a submission to Journal of Sea Research

Abstract

It is well known that the trophic diet of benthic filter-feeders may be very diversified. Quantitative and qualitative analysis of the diet of *Cerastoderma edule* in the Baie des Veys (Normandy France) were performed using an ecophysiological DEB model (Dynamic Energy Budget). The use of parameters from literature led to an inaccurate fit of length and dry weight. A re-calibration of the model was required for an application in the Baie des Veys. Identification of cockles food needs was performed using an inverse resolution methodology. Results highlighted that the trophic diet of cockle is mainly composed by phytoplankton and microphytobenthos (MPB) which displayed seasonal contributions. According to our results, the contribution of MPB as food was maximal in summer which coincided with sustained microphytobenthic development in the sediment whereas the main contribution of phytoplankton was observed during the spring bloom. This study revealed that further experimental investigations were still required to generalize the model which should improve discrepancies observed when simultaneously simulating the length and dry weight of cockles. Our results also highlighted the need of integrating the diversity in food sources for benthic suspension feeders such as *Cerastoderma edule* to fully understand their growth.

Keywords : Bivalves, Dynamic Energy Budget model, Microphytobenthos, Phytoplankton, Stable Isotopes

Résumé

Il est largement admis que le régime alimentaire des filtreurs suspensivores benthiques peutêtre très diversifié. Des analyses quantitatives et qualitatives du régime alimentaire de la coque (Cerastoderma edule) en Baie des Veys (Normandie-France) ont été réalisées à l'aide d'un modèle écophysiologique de type DEB (Dynamic Energy Budget). L'utilisation de paramètres issus de la littérature a conduit à un mauvais ajustement des simulations de longueur et de poids secs et a donc nécessité une étape de re-calibration du modèle pour une application en Baie des Veys. L'identification des besoins alimentaires de la coque a été réalisée en appliquant une méthode de résolution inverse. Les résultats obtenus dans cette étude ont montré que le régime alimentaire de la coque est composé majoritairement de phytoplancton et de MPB dont la contribution varie selon les saisons. La contribution du MPB est la plus forte en été, saison qui correspond à une production microphytobenthique soutenue, alors que celle du phytoplancton est prédominante au moment de l'efflorescence printanière. Cette étude a permis de montrer que le modèle DEB pour le cas de la coque nécessite encore des efforts de paramétrisation basés sur des expérimentations en laboratoire afin d'améliorer la simulation du poids et de la longueur. Par ailleurs, cette étude a également permis de mettre en évidence la nécessité de prendre en compte la diversité des sources alimentaires des bivalves suspensivores endogés tels que la coque commune Cerastoderma edule pour bien appréhender leur croissance.

Mots clés : Bivalves, Modèle DEB, Microphytobenthos, Phytoplancton, Isotopes Stables

 $\mathbf{2.1}$

The common cockle (*Cerastoderma edule*) is one of the most widespread bivalve species in the temperate estuarine systems from the coast of Norway to the coast of Portugal and even in Senegal (FAO, 2016). Economically speaking the FAO organization estimated the global fishing and the global aquaculture production to 18 909 and 1 331 tons respectively during the year 2013 (FAO, 2016). Economical aspect of cockles exploitation is then significant. On an ecological point of view, the cockle represents important food source for several groups of species like juveniles crabs *Carcinus* maenas (Jensen and Jensen, 1985), fish such as endobenthic feeders Platichthys flesus (Pihl, 1982) or bird such as *Haematopus ostralegus* (Norris and Johnstone, 1998; Swennen et al., 1983). Cockles can also act as bioturbators of the sediment. Ubertini (2012) made the hypothesis that bioturbation of cockles enhances the development of microphytobenthos (MPB) in absence of hydrodynamic disturbance. Such facilitation of MPB growth may be attributed to the cockle-induced increase of ammonium concentration (Cadée, 1993). Stabilizing effects of adult cockles was found which allows settlement of juvenile individual (Donadi et al., 2014). In their study, Andersen et al. (2010) explained the absence of sediment erosion as the consequences of the entirely buried position of cockles and of a more pronounced MPB production. Nonetheless, destabilizing effect of cockles was observed allowing sediment resuspension (Ciutat et al., 2006, 2007) and resulted in export of associated MPB to the water column. It has been highlighted that biological perturbation of the sediment enhances the process of MPB resuspension (Orvain et al., 2014b, 2004). Destabilizing effect of cockles plays significant role in the availability of benthic food for filter feeders in estuarine system subjected to tidal hydrodynamic forces (Rakotomalala et al., 2015). Cockles can thus modify the chemical property of the sediment that enhances the development of MPB by fertilizing the substrate and by actively resuspending the uppermost layer of sediment. At high density and mainly with adult individuals, cockles represent a major driven factor of the MPB resuspension in the water column (Rakotomalala et al., 2015), which represent an important positive feedback increasing avaibility of food source for this suspension feeder species.

It was indicated that benchic organisms such as suspension feeders are able to feed on wide spectrum of preys or food sources following the theory of optimal foraging (Gili and Coma , 1998). De Jonge and Van Beusekom (1992) found a linear relationship between wind speed and suspended MPB from which they estimated that MPB can represent more than half of available food for consumers in estuaries. Evidence of MPB contribution to food composition of benchic fauna, using tools which are widely used in trophic ecology such as stable isotope ratio analysis, has been reported (Evrard et al., 2010; Kang et al., 2003) and particularly for suspension feeders (Dubois et al., 2007; Kang et al., 1999; Lebreton et al., 2011). The contribution of MPB plays a consequent role in their growth, reproduction and development (Kang et al., 2006). In the case of cockles, several studies have shown that its development is correlated with environmental factors such as immersion times (de Montaudouin, 1996; Honkoop and van der Meer, 1998; Kater et al., 2006), water temperature (Honkoop and van der Meer, 1998; Verdelhos et al., 2015a), salinity (Verdelhos et al., 2015b), sediment type (Bocher et al., 2007; Huxham and Richards, 2003), and food quality and quantity (Ibarrola et al., 2000; Navarro et al., 2009). Studies conducted by Sauriau and Kang (2000) and Lefebvre et al. (2009b) have highlighted diversity of cockles food sources which may differ depending on the location and the season. In some cases, MPB can constitute more than half of cockles diet

(Varin, 2014). Taking into account all potential food sources is consequently important to better

estimate temporal variation in the development of cockles.

However, temporal analysis of species development requires continuous in situ survey with consequent human, material and financial investment. Therein lies all the interest of modelling approach. It overcomes the mentioned constraints and allows simulations and analysis of organism development and even of the evolution of an entire system. Ecophysiological models represents convenient means to reproduce processes such as growth of marine organisms. In coastal systems, focus was mainly oriented to species of economic interest such as fishes mainly juveniles (Stierhoff et al., 2006; Yamashita et al., 2001) and bivalves (Bacher et al., 2003; Barillé et al., 1997; Mubiana and Blust, 2007). The Dynamic energy budget (DEB) model represents a possible approach to investigate the development and energy allocation to various physiological functions of an organism (growth, reproduction, somatic fulfillment), this organism being subjected to varying environmental factors, such as temperature and trophic resources. The DEB model is based on individual dynamical and mechanistic processes simulating the use of assimilated energy taken from the environment for growth and maturity/reproduction. The model was applied to several species of bivalves such as : Mytilus edulis (Rosland et al., 2009; Troost et al., 2010), Crassostrea qiqas (Bourlès et al., 2009; Grangeré et al., 2009b; Pouvreau et al., 2006) and *Cerastoderma edule* (Troost et al., 2010; Wijsman and Smaal, 2011) and was also applied to fishes (Bodiguel et al., 2009; Pecquerie et al., 2009). Besides, tools widely used in trophic ecology such stable isotope ratio analysis show evidence of the contribution of other food items especially in estuarine ecosystems, however, food resource for suspension feeders is only estimated via phytoplankton in DEB models so far.

The DEB model succeeded in reproducing the dynamics of several species such as *Crassostrea* gigas (Alunno-Bruscia et al., 2011; Bourlès et al., 2009; Pouvreau et al., 2006), Mytilus edulis (Rosland et al., 2009; Thomas et al., 2011; Troost et al., 2010) and *Cerastoderma edule* (Troost et al., 2010; Wijsman and Smaal, 2011) with the same species-specific sets of parameters and by free-fitting the value of the half saturation coefficient X_k of the functional response described by a Michaelis-Menten formulation. Indeed, this model succeeded in reproducing oyster growth under several conditions and in several locations by varying uniquely the X_k (Alunno-Bruscia et al., 2011; Bourlès et al., 2009; Pouvreau et al., 2006). Ren (2009) have highlighted uncertainty of this parameter which could be the effect of suspended inorganic particles in the water column (Kooijman et al., 2006), or species composition (Bourlès et al., 2009) in the food. Varying X_k could lead to satisfying representation of growth whereas food signal is not appropriate. However, phytoplankton remains the food proxy frequently used in DEB simulations for filter feeders. As long as the dynamic of the other food source shows the same pattern as of the phytoplankton, satisfying results can be obtained from the DEB model by varying the half saturation parameter. Consequently, trophic plasticity were rarely integrated in modelling approach. Other authors exploited the DEB-model to analyzing environment-species interaction by reconstituting the temporal food signals required for the growth of species (Freitas et al., 2009; Picoche et al., 2014). Freitas et al. (2009) found that bivalve species were subjected to food limitation in the field and that cockle showed the best food condition. Picoche et al. (2014) found no evidence of food preference however they found selection by the size of particles filtrated by *Mytilus edulis* and exposed the need of integrating diet diversity.

The purpose of this work is to conduct quantitative and qualitative analysis of the diet of cockles in the Baie des Veys. The cockles DEB model, with parameters from study conducted by van der Veer et al. (2006), was used to simulate temporal variation of cockles growth. However, calibration of the cockles DEB model was required to obtain simulations that fit the observations in the study site. Then, an inverse resolution approach using the DEB model was used to quantitatively reconstruct the food consumed by cockles in the bay during the period of 2012 and 2013. At the same time, the value of the half saturation coefficient X_k was also estimated. Finally, proportion of the main components of the diet of cockles (phytoplankton and MPB) were estimated and further discussed.

2.2 Material and methods

2.2.1 Study site

The study site is an estuarine intertidal and macrotidal bay (Baie des Veys) located in Normandy, France (Figure 2.1). Intertidal zone covers a surface of 37 km². The bottom of the bay is constituted of sandy mud substrate surrounded by salt marsh. The bay follow a macrotidal regime with tidal range around 8 m. Current speed may reach 3 m s⁻¹ during the tidal flow of high tide and 1.5 m s⁻¹ during the low tide. Two couples of rivers flow into the bay : L'Aure and La Vire that constitute the channel of Isigny (East) and La Douve and la Taute meet to form the channel of Carentan (West). Phytoplanktonic primary production fluctuates seasonally and year to year and biomass shows a spring bloom which is mainly driven by nutrient input from the main river : La Vire (Jouenne et al., 2007). Spatial and temporal dynamics of MPB in this ecosystem has also been estimated from mapping sediment habitats, microphytobenthic biomass and bivalve densities (Orvain et al., 2012a; Timsit et al., 2004; Ubertini et al., 2012). The water temperature varies around 7 ° C during the winter and 18 ° C during the summer. Mean salinity in the bay is around 33. The cockle represents one of the main wild species encountered in the Baie des Veys in terms of biomass. Rakotomalala et al. (2015) showed that cockles represents the major bioturbator species in terms of wild macrofauna biomasses encountered in the bay, with means biomass about 1 100 gDW cockles m^{-2} and a maximum biomass value of 2 595g DW cockles m^{-2} during the period of 2012 to 2013.



FIGURE 2.1: Sampling locations in the Baie des Veys during the period of 2009 – 2010 (S1, S2, S3) and the period of 2012-2013 (S1, S2, S3, S4). The star (RHLN) represents the sampling location during the survey conducted by Ifremer during the same periods. (Adapted from Bazin et al., 2014; Lambert II coordinate reference)

2.2.2 Datasets

Two series of cockles survey were conducted between 2009 and 2013 in Baie des Veys (Normandy-France). Sampling sites are presented in the Figure 2.1. The first survey was carried out during the project TROPHECO between April 2009 and March 2010 in three sites : S1, S2, and S3. Monthly sampling of cockles was conducted from May 2009 to June 2010. The second survey was conducted during the project GECO GECO between April 2012 and June 2013 in the same sites with one more site S4 Figure 2.1. During the second campaign, sampling of cockles and MPB in the sediment was performed quarterly (See Rakotomalala et al. 2015 for details on the sampling methodology). All cockles biometric measurements were pooled together and individuals were grouped by length of 1mm and weighted which allowed us to obtain the frequencies for each size class of 1 mm. The plurimodal histogram was decomposed to extract the median size of each individual cohort. Different cohorts were thereafter obtained by using the FAO FISAT software (Gayanilo et al., 2005) by following the Battacharya method (Brêthes and O'Boyle, 1990). The value obtained from the three/four sites of sampling were considered as integrating the spatial variability encountered in the bay. Thus, the value of each date represents the modal length obtained from all the data set from the three/four sites. Then the modal length was chosen as individual size used in this study (See Appendix). The dry weight (DW in g) of cockles was calculated from the following allometric relationship (Equation 2.1) obtained from the two surveys. L represents the shell length (L in mm).

$$DW = 2.10^{-5} L^{2.99} \tag{2.1}$$

Phytoplankton biomass (PHY) was proxied by water chlorophyll a (μg Chl a l⁻¹) data during the period 2009 to 2013. Measurements were obtained from the annual report of RHLN (Réseau Hydrologique Littoral Normand) established from survey conducted by Ifremer during the period (Menet-Nedelec et al., 2015). The data consists of monthly records of phytoplankton biomass (μg Chl a l⁻¹) conducted outside the mouth of the bay (Figure 2.1 RHLN). Temperature data during the period (2009 -2013) was provided by the Service d'Observation en Milieu Littoral platform (Somlit; http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/). Linear interpolations of phytoplankton biomass (water Chl a) and water temperature were conducted to obtain daily kinetics used as forcing variables of the model.



FIGURE 2.2: Summary of the different steps followed during this study

2.2.3 The DEB model for cockles : re-calibration

Approaches performed to analyze the diet of cockles in the Baie des Veys are summarized in the Figure 2.2 and are detailed in the following sections. The model used to analyze individual growth and food diversity of cockles in this study was the Dynamic Energy Budget (DEB) model. The model describes the pathway of energy obtained from the food within an organism which includes maintenance, growth, and reproduction. Physiological rates depend on a temperature law described by an Arrhenius relationship (Equation 2.2). Three compartments are fueled with the assimilated energy : reserve, structure and reproduction. The three state variables (Reserve E, Structural volume V and Maturity/Reproduction Er) used in the standard DEB model can be expressed in term of energy (J). Details on the model theory was well described in Kooijman (2000).

$$\dot{k}(t) = \dot{k_1} exp^{\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}}$$
(2.2)

The same set of parameters estimated in the study of van der Veer et al. (2006) was used to locally simulate the energy budget of cockles. Length and dry weight were estimated from the state variables of the model. However, a significant underestimation of the length and the dry weight by the model was observed compared to measurements (See result section 3.2). A recalibration was required and data obtained for the population dynamics analysis were used for this step. The first set of data (TROPHECO 2009 - 2010) were used for this step owing to the monthly occurrence of measurements.

The structural volume (V) of the model can be transcribed into volumetric length ($V^{\frac{1}{3}}$, in cm) and then in physical shell length (L) by the mean of the shape coefficient (δ_m , no unit). This parameter was the first parameter chosen to be re-estimated. Moreover, an underestimation of the growth may be a consequence of an underestimation of what is consumed by the organism. One parameter that reflects the consumption of an organism in the general DEB model is the maximum area specific ingestion rate{ \dot{p}_{Xm} } (J d⁻¹ cm⁻²). We thus re-estimated this parameter in a second step.

2.2.3.1 Shape coefficient δ_m

Comparison of the model outputs with measurements is made possible using several conversion factors. For instance, one parameter that allows the conversion of structural volume into measurable variable (Length) is the shape parameter (δ_m). Length of cockles can be obtained with the ratio between the volumetric length ($V^{1/3}$, cm) and the shape coefficient.

$$L = \frac{V^{\frac{1}{3}}}{\delta_m} \tag{2.3}$$

The dry weight is also obtained with the following converted sum of the three state variables (E, V, and Er).

$$DW = \frac{1}{\mu_E} E + \frac{\mu_V}{[EG]} V + \frac{K_r}{\mu_E} E_r$$
(2.4)

where μ_E (J gDW⁻¹) represents the energy content of reserve, μ_V (0.12 J gDW⁻¹) represents the energy content for structural volume, the [EG] (J cm⁻³) is the volume specific cost of growth and the K_r (dimensionless) represents the fraction of reproduction energy fixed in eggs. The same approach as in the study of Rosland et al. (2009) to estimate the shape coefficient from data of organisms in natural condition was adopted in this study. The approach consisted of plotting structural volume of cockles (V, in cm) against shell length (L, in cm). A curve, following the (Equation 2.1), was fitted to the volume-length curve and in a way that 5 % of data remains below the fitted curve. Assumption is made that individuals with such structure did not have enough food to accumulate reserve for the reproduction. Then, the slope obtained corresponds to the value of the shape coefficient. In situ measurement of shell length and dry weight obtained were used for this parameter estimation.

2.2.3.2 The maximum area specific ingestion rate $\{\dot{p}_{Xm}\}$

According to the standard DEB, the ingestion rate of an organism depends on the maximum area specific ingestion rate $(\{\dot{p}_{Xm}\}, \text{ in J d}^{-1} \text{ cm}^{-2})$, the scaled functional response (f, no unit) and the structural volume (V, J).

$$\dot{p}_X = \{\dot{p}_{Xm}\} f V^{\frac{2}{3}} \tag{2.5}$$

The scaled functional response is described by the Holling type II equation (Equation 2.6) which is function of food density (X) and the half saturation constant X_k :

$$f = \frac{X}{X + X_K} \tag{2.6}$$

This equation supposes that the food is constituted exclusively by digestible particles. Inorganic particles were neglected in this formulation due to low turbidity encountered in the Baie des Veys (Grangeré et al., 2009b). The value of f supposed to be within the interval of 0 and 1. A value of the functional response equals to one corresponds to unlimited food condition. Re-estimate of the maximum area specific ingestion rate : $\{\dot{p}_{Xm}\}$ was performed with *in situ* measurements obtained with the first campaign of cockle growth survey (2009-2010). This parameter can be estimated with the assumption that the cockle are in condition of unlimited food (*ad libitum*). The value of the scaled functional response f is thus restricted to 1. Moreover, we made the assumption that the maximum ingestion rate happens within the period of the highest growth. Consequently, we limited the data to the period when an important growth is observed. The determination of this parameter was also conducted by considering only immature individuals to avoid bias with the reproduction compartment. All cockles with a length lower than the value of length at puberty ($L_p = 2.08 \text{ cm}$) used in the study of Wijsman et al. (2011) were thus selected. An inverse approach was used to determine the value of $\{\dot{p}_{Xm}\}$ by minimizing the weighted sum of squared residuals between simulations and measurements of length and dry weight (Equation 2.7).

$$SSR = \sum \frac{\left(Mod_L - Obs_L\right)^2}{avg\left(Obs_L\right)^2} + \sum \frac{\left(Mod_{DW} - Obs_{DW}\right)^2}{avg\left(Obs_{DW}\right)^2}$$
(2.7)

The new estimated value of the shape coefficient δ_m was used for this estimation of the maximum area specific ingestion rate $\{\dot{p}_{Xm}\}$.

2.2.4 Food resources use and diet of cockles

The second set of data (GECO-GECO 2012 - 2013) which consists of quarterly measurements of cockles was used for the following steps to perform quantitative and qualitative analysis of the cockles diet. The data set was chosen first for independency with the calibration step and then because measurements of the cockle and food sources (Phytoplankton and MPB) were conducted at the same time. Moreover, isotopic analysis were performed to determine the diet composition of the cockle.

2.2.4.1 Food reconstruction

The food consumed by the cockle is indirectly represented by the above-mentioned scaled functional response (f). Similar to the inverse approach (used to estimate $\{\dot{p}_{Xm}\}$), length and dry weight were used to reconstruct the indirect food kinetics of cockles. We used the new estimated parameters (shape δ_m and $\{\dot{p}_{Xm}\}$) for this step. Initial values of f were imposed to vary randomly between 0 and 0.5 and between 0.5 and 1 during low (winter) and high food (spring and summer) condition respectively.

2.2.4.2 Diet of cockle

Once the kinetics of assimilated energy obtained (f), indirect estimate of the half saturation constant X_k was conducted by using an inverse analysis. We used the basic approach known as the double-reciprocal plot or the Lineweaver–Burk plot (Lineweaver and Burk, 1934). Following this rule, the equation 2.6 gives the following equation which slope equals X_k :

$$\frac{1}{f} = X_k \frac{1}{X} + 1 \tag{2.8}$$

Measurements of phytoplankton biomass conducted by Menet-Nedelec et al. (2015) were made outside of the Baie des Veys. Assumption was thus made that those measurements represent mainly the phytoplankton availability (PHY). Unfortunately, the resuspended MPB concentration in the water column was not monitored, even if we know that those concentrations can be high during high current tidal periods (as measured by Ubertini et al. 2012). The inverse of the simulated functional response (f) was plotted against the inverse of measured phytoplankton biomass (PHY, μg Chl a l^{-1}). As the PHY was not the only food source of cockle, a linear relationship was thus fitted by eye to wrap all points (see section 2.3.3). As the x-axis represented the inverse of the measured phytoplankton biomass, X absciss values on the right of the linear relationship then supposes that other component than phytoplankton constituted the diet of cockles. The difference between the points and the line can be interpreted as the other food (MPB biomass). Moreover, based on isotopic analysis (Varin, 2014), phytoplankton and MPB constitute the main components of the cockles diet during this period in this site. The other component of the diet of cockle (Riverine Particulate Organic Matter - RPOM) was neglected in this study. The assimilated food during this period can thus be obtained by re-arranging the (Equation 2.8) :

$$X = \frac{fX_k}{1-f} \tag{2.9}$$

By changing the food (X) in this equation by the main constituents in the bay (PHY and MPB), the contribution of MPB in cockles diet is then deduced from Equation 2.9.

$$MPB = \frac{fX_k}{1-f} - PHY \tag{2.10}$$

where PHY and MPB denotes the food resource availability in the water.

2.2.5 Evaluation of simulations performances

Comparison between simulations and observations were conducted by the means of the Modelling Efficiency (ME) which has been used by Allen et al. (2007) and Vanclay and Skovsgaard (1997) and which is described by following equation :

$$ME = 1 - \frac{\sum (Obs_i - Pred_i)^2}{\sum \left(Obs_i - \overline{Obs_i}\right)^2}$$
(2.11)

where Obs_i represents the observations and $Pred_i$ the corresponding predictions of length or Dry Weight of cockles. $\overline{Obs_i}$ stands for the mean of observed Length or Dry Weight. A value of the ME equals to 1 represents a good fit between simulations and observations while bad fit is represented by negative of ME.

2.3 Results

2.3.1 Environmental data

For the first period of survey (2009-2010), phytoplanktonic biomass (PHY) bloomed on late May in 2009 and with a value equaled to 7.08 μg Chl a l⁻¹ and the second peak, less distinct and to a lower extent (4.6 μg Chl a l⁻¹), took place on September of the year (Figure 2.3 AI). The year 2010 is characterized by PHY bloom with a higher maximum value (10.14 μg Chl a l⁻¹) compared to the previous year and took place on March. The second peak happened two months later to a lesser extent (3.92 μg Chl a l⁻¹). The temperature data showed a minimum value of about 5 ° C around January and reached a maximum value equals to 18 ° C around July during the period (Figure 2.3 AII). The second period of survey was characterized by generally lower values PHY compared to the first period of survey. In 2012, only one peak of phytoplankton was observed on May (7.11 μg Chl a l⁻¹). In 2013, there were three distinct peaks (Figure 2.3 BI) on March, June, and August (3.83, 2.6, and 2.7 μg Chl a l⁻¹ respectively) but with value much lower than the previous year. The temperature (Figure 2.3 BII) followed the general tendency of the first survey with minimum values (ca 4 $^{\circ}$ C) on March and maximum value on August (ca 19 $^{\circ}$ C). Measurements of MPB Chl *a* content in the sediment were performed during the second period of survey (Figure 2.3 BIII). Higher extent of microphytobenthic biomasses were observed in summer.



FIGURE 2.3: Temporal dynamic of PHY (μ g Chl a l⁻¹) (I) and water temperature (II) in the Baie des Veys during the period of 2009-2010 (A) and 2012-2013 (B). MPB biomass (μ g Chl a gsed⁻¹) content of the sediment in the Baie des Veys (III) during the period of 2012-2013 (adapted from Rakotomalala et al., 2015)

2.3.2 Re-calibration of the model

Parameters from study of van der Veer et al. (2006) for the common cockles and environmental data during the first survey (2009 - 2010) were used to simulate DW and physical shell length of cockles in the Baie des Veys (Figure 2.4 A B gray line). The value of the half saturation constant was set to have the best fit ($X_k = 1\mu g$ Chl a l⁻¹). Underestimation of the shell length and the dry weight were almost generalized with all simulations when compared to measurements (Figure 2.4 AB Black points) which was highlighted with the QQ-plots and low value of the modelling efficiency ME (Figure 2.4 C). Moreover, the general tendency of the dry weight was not reproduced by the model with the parameters from the literature.







Calibration of the model was performed to improve the simulations with the cockles DEB model. Re-estimation of the shape coefficient δ_m gave a value equal to 0.335 which is lower than the value in the study of van der Veer et al. (2006) (0.381). The $\{\dot{p}_{Xm}\}$ value in our case was 203 ± 50 ($Jcm^{-2}d^{-1}$) and was about twice greater than the value referred in van der Veer et al. (2006). The re-estimation of the maximum surface specific ingestion rate $\{\dot{p}_{Xm}\}$ was conducted by minimizing simultaneously the length and the dry weight of cockles (Equation 2.7) using the measurements obtained during the first period of survey (2009-2010) and restricting the data to the period of high growth of cockles. Despite a slight overestimation of the modelled length (Figure 2.5 A) combined with a slight underestimation of the modelled dry weight (Figure 2.5 B), the QQ-plots and the statistical analysis showed satisfying similarity between measurements and simulations (Figure 2.5 C) and high values

of modelling efficiency ME. The new parameters were thereafter used to simulate the development of cockles during the period of 2009-2010 with the same value of the half saturation coefficient $(X_k = 1)$ used earlier (Figure 2.4 coral line). The simulations were improved compared to those conducted with parameters from literature, especially with the dry weight, displaying higher values of the modelling efficiency ME (Figure 2.4 C). However, the overestimation and underestimation of the length and the dry weight respectively (Figure 2.4 A and B) were still observed.

2.3.3 Food reconstruction

The new estimated parameters (δ_m and { \dot{p}_{Xm} }) were used to reconstruct the functional response of cockles during the period of 2012 and 2013 (Figure 2.6 C). In the same figure, the simulated (gray line) and observed (black points) lengths (Figure 2.6 A) and dry weights (Figure 2.6 B) were also shown. The dynamic of the measured length (A) and dry weight (B) was reasonably reproduced by the model which was highlighted with the QQ-plot performed during this step (Figure 2.6 D). Moreover, statistical analysis led to the same conclusion of good fit with a value of Modelling Efficiency (ME) close to one for both length and dry weight. The functional response f of the cockles (Figure 2.6 C) oscillated between 0, which corresponds to a lack of food, and 1 which can reflect *ad libitum* situation. Generally, the functional response increased in spring and in summer 2012, followed by a decrease between October 2012 and January 2013 and then showed another increase in late winter of 2013. The tendency of length and dry weight followed closely the tendency of the functional response. Stagnation of growth was observed in winter preceded by a slight growth in summer. Important growth of cockles is mainly observed in spring of the year 2013.



2.3.4 Diet of cockles

The (Figure 2.7) showed the Lineweaver–Burk plot performed with the biomass of phytoplankton (PHY) and the simulated functional response f. This approach allows us to obtain a slope of the linear equation equals to 3 which correspond to the value of X_k . The MPB is thus estimated from the Equation 2.10. The (Table 2.1) presented the simulated contribution of MPB in diet of cockles from spring 2012 to spring 2013.



FIGURE 2.7: Determination of the half saturation coefficient (X_k) using the double-reciprocal plot. The slope of the line that cover the points corresponded to the value of the parameter X_k

We compared our estimates with isotopic analysis data (Table 2.1, Varin, 2014) of cockles food sources conducted during the same period. Simulations of MPB contribution reached a mean of 62% ± 23 during this period while measurements gave a mean value of $57\% \pm 6.9$. The estimated benthic contribution is the highest in autumn and in winter whereas isotopic analysis showed an almost constantly contribution of MPB to the diet of cockles. During phytoplankton bloom, measurements showed that phytoplankton and MPB contributes both to half what has been assimilated by cockles. However, our estimations showed that during spring bloom of 2013, phytoplankton contributed up to the half of the diet of cockle.

Period	Estimated MPB contribution (%)	Isotopic analysis (%) (Varin, 2014)
May 2012	-	64
August 2012	56	-
September 2012	97	59
January 2013	72	61
April 2013	34	55
June 2013	52	46

TABLE 2.1: Contribution of MPB in cockle diet during the period of 2012-2013 estimated in this study and obtained from isotopic analysis conducted with SiAR package (*Varin, 2014*)

2.3.5 Simulations of the growth of cockles during the period 2012 - 2013

To evaluate the effect of the re-estimation of parameters (δ_m and { \dot{p}_{Xm} }), we conducted two series of simulations with independent data from those used for the re-calibration. The first series was performed using the biomass of phytoplankton (PHY) as food signal. The second series of simulations was run with 1.5^{*} PHY to test the effect of other food source which displays the same temporal variation as the phytoplankton. The value of X_k which was determined indirectly for this period and which equal to 3 was also used and with temperature as second forcing variables. The measurements were shown with black points while the results obtained with PHY and 1.5*PHY as food were presented in coral and in blue line respectively (Figure 2.8). Simulations of shell length (A) and dry weight (B) with the re-calibrated cockles-DEB model fairly fit the measurements in general. Moreover, the general tendency of measured growth was acceptably reproduced. However, the model slightly underestimated the dry weight and slightly overestimated the shell length with PHY and 1.5PHY as food signals respectively (Figure 2.8A and B). The QQ-plots displayed good fit of length with values of ME close to one with PHY as food (Figure 2.8C). Model evaluation showed moderately satisfactory reproduction of the dry weight with the same food signal as shown with the QQ-plots and with the low value of ME. One times and half the signal of PHY allowed to improve the simulation of dry weight but came with a lower fit of length (Figure 2.8C).


2.4.1 Model re-calibration

Simulations performed with the cockles-DEB model with parameters set from the literature and phytoplankton as the unique trophic resource failed in reproducing the growth of the *Cerastoderma edule* in the Baie des Veys ecosystem. This can be due either to the parameter values or to other food source which was not taken into account. However, since periods of higher growth are strongly underestimated, we assumed that this can be first a problem of parameter estimation. Re-calibration of the model was then performed in this study. Three parameters could explain the underestimation of cockle growth : the shape coefficient (δ_m), the maximum surface area specific ingestion rate ({ \dot{p}_{Xm} }, J cm⁻² d⁻¹), and the volume specific maintenance cost ([PM], J cm⁻³ d⁻¹). According to van der Veer et al. (2006), direct estimates of the [PM] is difficult to perform. Indirect estimation of the latter gave same value ([PM] = 24 J cm⁻³ d⁻¹) for several species of suspension-feeding bivalves. This value can thus be considered as generic for the studied species including cockles which was kept the same in our case. Two parameters of the cockles-DEB model (δ_m and { \dot{p}_{Xm} }) were then independently re-estimated in this study.

The maximum surface area-specific ingestion rate $\{\dot{p}_{Xm}\}$ in our case was calibrated by minimizing the length and the dry weight simultaneously for juveniles and during period of high growth. The approach gave a mean value $(203 \pm 50 \text{ J cm}^{-2} \text{ d}^{-1})$ on average twice greater than the value found in the literature (91.5 J cm⁻² d⁻¹), van der Veer et al., 2006). Procedure and estimation of DEB-model parameters for several species were detailed in the study of van der Veer et al. (2006). In the case of the cockle, they performed an indirect estimate of the maximum surface area-specific ingestion rate from the relationship with the maximum volumetric length $(V_m^{\frac{1}{3}})$, Kappa (K), and the volume specific maintenance costs [PM]. The latter two parameters were also indirectly estimated. Only the estimation of the parameter $\{\dot{p}_{Xm}\}$ in the case of *Crassostrea gigas* was performed with experimental results on clearance rate and filtration rate in their study. Large variability of the obtained $\{\dot{p}_{Xm}\}$ was observed that could reflect variability on nutrition activities of oyster. Moreover, re-estimation of the same parameter has been conducted as shown with different values of $\{\dot{p}_{Xm}\}$ in the case of Crassostrea gigas (Bernard et al., 2011; Bourlès et al., 2009; van der Veer et al., 2006) and Mytilus edulis (Rosland et al., 2009; Saraiva et al., 2011; van der Veer et al., 2006). Incorrect estimation of this parameter $\{\dot{p}_{Xm}\}$ is thus suspected. Furthermore, it is important to note that estimation of this parameter (van der Veer et al., 2006 and this study) was performed with in situ measurements for cockles. In the field, bivalves are not immerged all the time. Furthermore, we calibrated this parameter during high growth period, which are supposed to correspond to period of maximum ingestion (i.e. f=1). However, the ingestion of cockles observed in situ was probably not at the maximum due to intra and inter specific competition. Using field data may thus lead to an underestimation of this parameter. Consequently, experimental measurements were required to avoid bias with estimation of $\{\dot{p}_{Xm}\}$. However, the same value of $\{\dot{p}_{Xm}\}$ in the study of van der Veer et al. (2006) was already used in literature (Troost et al., 2010; Wijsman and Smaal, 2011) and showed satisfactory reproduction of cockles shell length and weight, which was not the case in our study. When re-estimated, the two-fold higher value of $\{\dot{p}_{Xm}\}$ obtained herein could also be arisen from local particularities. In general, the forcing variables used in the analysis of Wijsman and Smaal (2011) were not different enough from the forcing variables used in our study to explain the lack of fit observed with simulations. It has been noticed that mean growth observed in the Baie des Veys during the simulation period was ca $0.065 \pm 0.02 \text{ mm d}^{-1}$ while in the study of Wijsman and Smaal (2011) was ca $0.036 \pm 0.004 \text{ mm d}^{-1}$ the first two years. Studies have shown that long period of submersion enables higher amount of food consumption by bivalves and led to high growth and high reproductive capacity (Cardoso et al., 2007; de Montaudouin, 1996; Guevara and Niell, 1989). Higher growth in the Baie des Veys compared to other temperate system has been observed (Ducrotoy et al., 1991) and may be the result of higher submersion time. Furthermore, decrease in individual cockles growth in the Oosterschelde was attributed to high intraspecific competition (Smaal et al., 2013). Moreover, variation of growth rate was also observed depending on the age of cockles in several locations in Spain (Guevara and Niell, 1989). Cockles used in our case were constituted by both adults and juveniles which may explain the high variability of $\{\dot{p}_{Xm}\}$ calibrated in this study. Furthermore, Cardoso et al. (2006) has mentioned the ability of cockles to adjust filtration rate to changing environment in sediment load. They stated that such adaptation probably induce variability in the surface specific ingestion rate. In the Baie des Veys, the turbidity was supposed to be low (Grangeré et al., 2009b) partially due to low riverine input (Picoche et al., 2014) and fast deposition of sediment particles composed of sandy-mud (Ubertini et al., 2012).

The second parameter estimated herein was the shape coefficient δ_m . In the case of isomorph organisms, the shape coefficient δ_m traduces relationship (Equation 2.3) between shell length (easily measured) and the structural volume (more difficult to assess in practice). Our finding showed a value of the shape coefficient (0.335) lower than the value usually used in the literature which equals to 0.381 for cockles. However, the re-estimated shape coefficient is still within the range of values estimated in the study of van der Veer et al. (2006) : 0.381 ± 0.114 . The large range of confidence interval of the shape coefficient was attributed by Thomas et al. (2011) to the fact that this parameter may be site-specific or related to environmental factors. Our finding supposes that the structural volume, from which the shape coefficient in literature (0.381) was over-estimated, still contains reserve which can be allocated to other pathway such as the reverse or maturity/reproduction compartments.

Calibration of the two parameters allowed improvement of simulations, especially the dry weight. However, slight discrepancies were noticed on simulations which consisted on slight overestimation and underestimation of the length and the dry weight respectively (Figure 2.4). It is important to underline that the value of the half saturation coefficient $(X_k=1)$ used in this case (2009-2010) was optimized in order to have the best simulation with the parameter from literature (gray line). To evaluate the consequences of the re-calibration, the same value of X_k ($X_k=1$), inappropriate for the new parameters, was used with the calibrated model (coral line). Discussion on a new estimation of X_k suitable for the new parameters will be detailed in the next paragraph. Furthermore, the same situation in which the DEB model did not perform well in reproducing the length and the weight of mussels was encountered (Duarte et al., 2012; Picoche et al., 2014; Rosland et al., 2009; Saraiva et al., 2011). Underestimation of the dry weight may originate from the reserve compartment (in the case of juveniles) or the reproduction compartment (in the case of adults). Morgan et al. (2013) have found longer period of the spawning of the cockle. Moreover, cold winter and food availability have also impact on gametogenesis and spawning processes. An underestimation of the part of the energy allocated to the maturity/reproduction could explain the discrepancy observed between observations and simulations of dry weight. Saraiva et al. (2011) better ameliorated their simulations by calibrating the DEB model for *Mytilus edulis* with the co-variation methods. The latter authors stated that the use of such method is not compulsory because more detailed data is necessary to perform the parameter estimation. It can therefore be said that experimental investigations as well as effort on parameterization are still needed to generalize the DEB model for the cockle Cerastoderma edule.

2.4.2 Food reconstruction

Food conditions of cockles were reconstructed in the Baie des Veys using the cockles-DEB model by an inverse analysis. The functional response (f) showed that food condition of cockles fluctuated over time. Cockles highly lack of food in winter which is traduced by a decrease of the scaled functional response between October 2012 and January. Increases of the value of f were observed in summer 2012 and in spring 2013 which supposes food availability. Other studies have also conducted reconstructions of food for several bivalves (Cardoso et al., 2006; Freitas et al., 2009; Picoche et al., 2014). Cardoso et al. (2006) concluded that cockles were among the most successful species in food consumption, which was also confirmed by the high values of the functional response f obtained in the study of Freitas et al. (2009). The functional response (f) may be interpreted as the assimilated food required to obtain the observed growth. It is thus expected that the fluctuations of f follow the temporal variations of food availability. When focusing on the dynamics of potential food sources, both planktonic and benthic biomasses were low in winter which was the case of reconstructed f. Increase of the value of f coincided with high planktonic availability in the water column in spring and important microphytobenthic biomass in the sediment in summer. This confrontation of reconstructed food intake and potential available food allows us to make the assumption that cockles could rely on both food sources during this period. However, care should be taken when linking measurements with assimilated food which is not straightforward. It is mainly the case for the benthic primary producers which resuspension depends highly on complex biological and physical interactions (Orvain et al., 2007; Rakotomalala et al., 2015; Ubertini, 2012). The microphytobenthic biomass in the sediment does not reflect necessarily MPB resuspended in the water column (Orvain et al., 2007). Moreover, the same discrepancy with abovementioned simulations of length and dry weight was still observed during this food reconstitution step (Figure 2.6D) whose the rationale have been discussed earlier.

2.4.3 Diet of cockles

Indirect approach were used to analyze the diet of cockles. As mentioned earlier, risk of obtaining satisfying results with inappropriate food signal can be encountered by varying the half saturation coefficient (X_k) . In this study, simple determination of the half saturation coefficient was performed with the reconstituted functional response f and measurements of phytoplankton (PHY) using the Lineweaver-Burk or double-reciprocal plot. Analysis of the dynamics of reconstituted functional response f and the dynamics of potential food has raised the possibility of food diversity of the cockle. Indeed, the trophic plasticity of cockles were already proved by study conducted by Kang et al. (1999), Lefebvre et al. (2009b) and Navarro et al. (2009). This trophic plasticity is reinforced by the effect of bioturbation leading to higher MPB proportion in the diet. Moreover, the isotopic analysis conducted in Baie des Veys during the period 2012-2013 (Varin, 2014) showed diet of cockle composed of MPB and phytoplankton. The reconstructed functional response f thus included both components in cockles diet. The approach using double-reciprocal plot was slightly modified in our case. The linearization should be performed with the inverse of the functional response and the inverse of food. However, only measurements of phytoplankton was available during the period. Thus, instead of adjusting the line with the inverse of phytoplankton, the line was arbitrary set to cover all the points (Fig. 2.7). The value of X_k , which corresponds to the slope of the line, equaled 3 in our case which is within the range of value used in the study of Troost et al. (2010). The limit of the method remains in the use of measured phytoplankton to estimate the value of the parameter. The phytoplankton biomass was measured outside the bay which may not reflect the availability within the bay due to physical (i.e. flushing) and biological (i.e. intra and interspecific competition) processes. An overestimation of the available phytoplankton could lead to an underestimation of the MPB contribution to the diet of cockles and vice versa. Moreover, constant value of X_k did not integrate the temporal variation nor the quality of food as stated by Thomas et al. (2011). However, the model fairly simulated the length of cockles while underestimation of the dry weight

by the model was still observed. Indirect estimates of the proportion of benthic microalgae in the diet of cockles gave an annual mean about 63%, which was quite close to the isotopic analysis (57%). Seasonal variations were obtained with a maximum and a minimum estimated contribution of MPB in the diet of cockles in September and April respectively. High contribution of phytoplankton to diet of bivalves including cockles was also observed during the planktonic bloom in the Baie des Veys during the period 2004 and 2006 (Lefebvre et al., 2009b). However, discrepancies were noticed when zooming on the estimated MPB contribution to food composition of cockles remained around the same level all over the period even during phytoplankton bloom. Such finding is fairly surprising mainly when bivalves were supposed to select phytoplankton (Lefebvre et al., 2009b). However, this might be the consequences of the spatial repartition of cockles in the upstream part of the Baie des Veys. Moreover, the oyster park represents the primer filter feeders in the bay imposing a bottom-up control (Grangeré et al., 2010). The water column could thus be filtered by oysters before arriving where cockles are located (Ubertini et al., 2012).

The results of isotopic analysis (Varin, 2014) showed the same quantity of benthic and planktonic microalgae in the diet of cockle during the period 2012-2013. However, temporal variability of MPB and PHY in the water column was observed in the bay (Ubertini et al., 2012). Moreover, the co-occuring of several filter feeders in a system could result from variability in food composition rather than in competition on the same food. Then, the oyster relied moderately on MPB (Lefebvre et al., 2009b) which may induce more benthic food availability for cockle. Furthermore, enrichment in MPB of the water column (through resupension) can take place without sediment erosion (Guarini et al., 2008) and cannot be excluded in location where bioturbators were presents (Orvain et al., 2007; Rakotomalala et al., 2015). Besides, it is important to specify that isotopes have their own methodological limits, and that isotopic signature of microalgal primary producers may be highly variable in space and time.

It is also essential to mention that the proportion of MPB estimated in this study was obtained from measurement of phytoplankton conducted outside the bay with the assumption that the same amount of phytoplankton was available for cockles. This hypothesis thus neglected the consumption by other consumers but also the hydrodynamic and dilution effects inside the bay. However, our simple approach seemed to come close to the reality but could be improved with further investigations of real phytoplankton available for cockles requiring measurements in zone of cockle development. In addition, survey of resuspended MPB in zone where cockles develop will avoid indirect estimation of cockle diet composition. The dynamics of cockle growth during the period (2012 - 2013) were performed with the new estimated parameters (δ_m , { \dot{p}_{Xm} }, and X_k) and the Chl *a* and temperature as forcing variables. The re-calibrated model satisfactory reproduced the temporal variation of the length while still underestimated the dry weight (Figure 2.8). Increasing the food signal 1.5 times led to an overestimation of the length but with a better simulation of the dry weight (Figure 2.8). Aside from the need of further investigations on parameters of cockles-DEB model which may explain the problem of simultaneous simulations of length and dry weight explained earlier, Chl *a* (phytoplankton) was sufficient to reproduce cockles shell length. Using this signal as forcing variable of the model presumes that exactly the same amount of phytoplankton was available for cockles which could scarcely be the case. Ubertini et al. (2012) have highlighted the importance of connection between neighboring areas in the bay. Relatively stable resuspension of MPB and allochthonous phytoplankton, both combined with advection and primary consumption would significantly vary the quantity and the quality of food available for filter feeders in the Baie des Veys. Furthermore, using phytoplankton biomass alone for benthic species such as cockles is not appropriate and reinforce the risk of using inappropriate food signal as forcing variable. Moreover, the dynamics of the MPB and the phytoplankton are not identical.

2.5 Conclusion

Recalibration of the cockles-DEB model was necessary to simulate the growth of cockles in the Baie des Veys (Normandy-France). The results highlighted the need of further analysis for better parameterization of the DEB model of cockle. Moreover, a simple determination of the only free-fitted parameter of the DEB model (the half saturation coefficient X_k) was also conducted. Thereafter, the contribution of benthic microalgae in the diet of cockle was determined. Our findings showed mean estimates close to isotopic analysis which highlight temporal variation of pelagic (PHY) and benthic (MPB) food source in the diet of cockle. However, difference was observed when comparing seasonal variation of cockle food sources. Our findings were close to measurements of the PHY in the water column and the MPB in the sediment which may reflect the limit of the isotopic analysis. However, it is important to integrate food diversity in any growth simulation approach especially for the cockle.

2.6 Appendix



FIGURE 2.9: Population dynamics of cockles during the period 2009 - 2013 Acknowledgment

This study was funded by the Regional council of Lower Normandy (Conseil Général de Basse Normandie) and the Water Agency Seine Normandy (Agence de l'Eau Seine Normandie). We thank the SOMLIT platform for the temperature data used in this study.

Chapitre 3

Modelling the Effect of *Cerastoderma edule* Bioturbation on Microphytobenthos Resuspension Towards the Planktonic Food Web of Estuarine Ecosystem

Rakotomalala C., Grangeré K., Ubertini M., Forêt M., Orvain F., 2015 Modelling the Effect of *Cerastoderma edule* Bioturbation on Microphytobenthos Resuspension Towards the Planktonic Food Web of Estuarine Ecosystem

Ecological Modelling

Vol. 316, Pages 155–167

Microphytobenthos (MPB) represents an important food source for primary consumers in estuarine ecosystems and the availability of MPB as food items results from complex physical, chemical, and biological interactions. In Baie des Veys (Lower Normandy, France), the common cockle Cerastoderma edule constitutes the major bioturbator in the ecosystem in terms of biomass. In this ecosystem, cockle bioturbation is a key process regulating the MPB erosion flux in the water column. This bivalve intensely modifies the top layer of the sediment by increasing the sediment erodibility and the fluxes of suspended chlorophyll a through the valve movements. More precisely, cockle bioturbation destabilizes the sediment surface by creating a biogenic layer that is easily eroded with tidal hydrodynamic forces. Associated MPB can then be exported to the water column to fuel higher trophic levels of the planktonic food web. The aim of this study was to develop a numerical model that reproduces the export of MPB associated to the biogenic layer erosion. Kinetics of suspended MPB, in response to increasing stress, were obtained from flume experiments in lab controlled conditions and *in situ* natural conditions. Following this, the suspended MPB were analyzed to respectively parameterize the model by 1) a calibration approach, and 2) an independent validation. The analysis has highlighted that the higher the biomass of cockles, the higher the MPB resuspension rates. Our model consistently reproduces the tendency encountered in laboratory analysis and with in situ natural conditions. During the validation, a small site-specific lack of adjustment was identified, but, among the macrozoobenthic community, the model can be significantly improved by considering the bioturbation activities of another ecosystem engineer, Pygospio elegans. This study thus provides reliable estimates of the daily food availability from benthic primary consumers in an estuarine system where cockles dominate the bioturbating assemblage. This model can be inserted in various model designs (0D, 1D-vertical or 3D)

Keywords : Sediment transport, Erodibility, Modelling, Microphytobenthos, Cerastoderma edule, Bioturbation

Résumé

Le microphytobenthos (MPB) représente une source alimentaire non négligeable pour les consommateurs primaires au niveau des écosystèmes estuariens. La disponibilté du MPB comme source alimentaire est le résultat d'intéraction complexes entre la physique, la chimie et la biologie. Au niveau de la Baie des Veys (Normadie, France), la coque (*Cerastoderma edule*) représente la principale espèce bioturbatrice en termes de biomasse naturelle. La bioturbation de la coque est un processus qui intervient de manière significative dans le flux de matière microphytobenthique dans la colonne d'eau. Ce bivalve modifie fortement la surface du sédiment en changeant la rugosité mais également en augmentant l'érodabilité ainsi que le flux de matière algale par l'adduction de ses valves. La bioturbation de la coque destabilise la surface du sédiment en créant une couche biogène facilement érodée avec la force de la marée. Le MPB associé à cette couche est susceptible d'être remis en suspension permettant ainsi d'alimenter les autres espèces de niveau trophique supérieur. L'objectif de cette étude était de développer un modèle qui reproduit l'export de matière algale benthique associé à l'érosion de la couche biogène. Des cinétiques de MPB resuspendu, soumis à une augmentation continuelle de la tension de frottement, ont été obtenues avec des analyses en canal, en laboratoire et in-situ. Ces données ont permis de calibrer le modèle et de le valider de manière indépendante. Les analyses ont montré que le taux de resuspension du MPB est proportionnel à la biomasse de coques. Le modèle développé reproduit cette tendance tant en laboratoire qu'en conditions naturelles. Un très leger non-ajustement est observé lors de l'étape de validation qui peut s'expliqué par la présence d'une autre espèce bioturbatrice (Pygospio elegans) au niveau de chaque site. Cette étude a permis d'estimer une disponibilité alimentaire d'origine benthique pour les consommateurs primaires au niveau des estuaires où la coque domine majoritairement la macrofaune bioturbatrice. Le mod ele pourra ensuite être inséré dans d'autres types de modèles 0D, 1D-vertical ou encore 3D.

Mots clés : Transport sédimentaire, Erodabilité, Modélisation, Microphytobenthos, Cerastoderma edule, Bioturbation

3.1 Introduction

Numerical modelling represents a useful tool to overcome complexity and temporal variations of marine ecosystems. It has been used to reproduce physical transport on tidal flat temporal pattern in estuarine system (e.g. Toorman 2002). Such complex models simulate the temporal pattern of tidal flats through hydrodynamic disturbances which integrate sediment suspension and circulation (Cancino and Neves, 1999; Chao et al., 2008; Clarke and Elliott, 1998; Warner et al., 2008). Moreover, sediment erosion may also be mediated by biological activities (Kristensen et al., 2012; Orvain et al., 2012b; Widdows and Brinsley, 2002; Willows et al., 1998; Wood and Widdows, 2002). Biology can affect the sediment properties through faunal bioturbation process described by the same authors. Bioturbation is a key process in coastal system and greatly modifies the physical properties of the sediment (Andersen et al., 2010; Ciutat et al., 2006). Macrofauna bioturbation can stabilize or destabilize the sediment depending on the species. Macrozoobenthos changes the erodibility of the sediment. This process of ecosystem functioning has been modelled by simulating the bioturbation effect of macrofauna on sediment stability (Orvain, 2005; Orvain et al., 2003a; Willows et al., 1998). Orvain et al. (2012b) have validated a model of bioturbation effect of two macrofauna species (Scrobicularia plana and Peringia ulvae) on sediment erodibility. They stated that the effect of bioturbation on sediment properties remains a species-specific process. Moreover, Kristensen et al. (2012, 2013) clearly showed that faunal erosion impacts must preferably be evaluated in biomass units when developing bioturbation/erosion laws, however erosion laws remain species-specific (Kristensen et al., 2012; Orvain et al., 2012b). Species such as the bivalve Scrobicularia plana have strong erosion impact in the sediments they inhabit while *Peringia ulvae* have strong surface effects, especially when compared in biomass unit. Peringia ulvae also have strong grazing effects on microphytobenthic biofilms (Orvain, 2005; Orvain et al., 2014b) and the important surface area can be rapidly covered, even by one single individual (Orvain et al. 2012b). Moreover, the study of the benchic autotrophic compartment has also been modeled with special focus on the role of microphytobenthos (MPB) resuspension and the dynamics of its biomass (Guarini et al., 2008; Mariotti and Fagherazzi, 2012). Export of MPB in the water column is a key process that maintains the biofilm development and avoids the saturation of MPB development in the sediment (Blanchard et al., 2001). A realistic simulation of resuspension of MPB biofilm can be obtained only if this process is not associated to the strong erosion of the underlying sediment (Guarini et al. 2008). The mass bed erosion is a strong event that has a too drastic influence on chlorophyll a biomass dynamics to let develop the biofilm at a sustainable equilibrium state. The model developed by Guarini et al. (2008) represents detachment process that continually and moderately affects the benthic marine MPB biofilms under low hydrodynamic forces. In nature, such chronic detachment of benthic microalgae can be assumed to be equivalent to the commonly named "fluff layer erosion" by Shimeta et al. (2002) and Orvain et al. (2003), mainly related to bioturbation activities (Orvain et al., 2004). Mariotti and Fagherazzi (2012) have developed a model of growth and resuspension of MPB biofilm development under hydrodynamic disturbances. The chronic detachment of MPB biofilm was integrated in a simple manner in the model, which corresponds to the resuspension of MPB described by Guarini et al. (2008). They have also integrated the erosion of the sediment in the model, which occurs in a case of high hydrodynamic forcing, and traditionally considered as "bed erosion" (type Ib or type II erosion, according to the definition by Amos et al. (1992). Mariotti and Fagherazzi (2012) have pointed out that the intensity, the frequency of hydrodynamic disturbances, and the time scale dynamic of MPB growth are decisive factors for MPB temporal pattern. The common cockles (*Cerastoderma edule*) move in their environment and rework the sediment particles, modifying the chemical and physical properties of their habitats (Hedman et al., 2011). There is some controversy about the effect of this species on sediment erodibility. The destabilizing (Ciutat et al., 2006, 2007) or stabilizing (Andersen et al., 2010) effect of cockles has been counteracted. Nonetheless, Andersen et al. (2010) have highlighted the stabilizing effect of MPB biofilm, such as other studies have found in absence of fauna (Sutherland et al., 1998; Underwood and Paterson, 1993). Also, they explained the lack of destabilizing effect of cockles in their results as the direct consequence of the entirely buried position of cockle during the experiments. They then stated that the position of the cockle in the sediment can increase the bed roughness. Otherwise, species-specific behavior such as filtration, valve movement, and burying activity, common to the cockle, disturbs the sediment and leads to the erosion of sediment at a lower shear stress as compared to an undisturbed sediment. Experiments conducted by Jonsson et al. (2005) also support the assumption that cockles directly consume a part of suspended algal matter, playing a key role of turbulence disturbance in the benthic boundary layer. Cockles can thus be considered as an engineer species that physically disturbs sediment and water column allowing MPB availability in the ecosystem. To the best of our knowledge, there is a dearth of modelling the export of MPB in the water column associated to sediment erosion due to macrofaunal bioturbation. We need to bridge the gap between modelling the chronic detachment of MPB and the fluff layer erosion in a bioturbated system, to better evaluate the role of these ecosystem engineers. The purpose of this study was to assess the predictability of MPB erosion by using bioturbation/erosion laws that have only been used in the past for modelling sediment transport (Orvain et al., 2012b) in a bioturbated system. More specifically, we aimed at refining the way to model the 'chronic' fluff layer erosion and the associated MPB under the bioturbation action of the bivalve Cerastoderma edule in the Baie des Veys (Normandy-France), where this species drastically dominates the wild macrofaunal community (Ubertini et al., 2012). The objective of this study was to model the erosion rate of MPB in response to various body sizes and densities of cockles and thereby determine the food availability of benthic primary producers for the cockles and associated suspension-feeders in estuarine ecosystems. The model of fluff layer erosion has been parameterized

with experimental data by following a 2-step approach : 1) calibration of erosion parameters related to bioturbation on the basis of experimental data in controlled lab conditions, cockle density and body size, and 2) validation performed with *in situ* data from three locations in the Baie des Veys (Normandy-France). The validation step was conducted without readjusting the parameters to assess the model fitness to independent *in situ* data. The residuals between modelled and observed data were computed to discuss fitting adjustment.

3.2 Data

3.2.1 Laboratory experiments

Experiments were conducted to determine the effects of cockle bioturbation on the resuspension rates of microphytobenthic biofilm in the water column. Density effect of juveniles (0.25 - 1.4 cm) and adult cockles (2.2 - 2.7 cm) were experimented. Erosion was conducted with the Erodimeter flume. Details of the functioning of the flume are explained in Le Hir et al. (2008). The device allowed the imposition of controlled bed shear velocities $(u^* \ ca \ 1.4 - 4cm.s^{-1})$ on sediment cores of microphytobenthos and cockle culture. Tested velocities were incrementally increased every 5 minutes, constituting the forcing factor for the model developed later. Probes connected to the flume recorded continually : i) the flow discharge; ii) the pressure upstream and downstream the sediment core; iii) the turbidity; and iv) the suspended Chlorophyll a biomass (calibrated with the fluorimetry). Following the method of Guizien et al. (2012), the bed shear stress (τ_f) was calculated. The recorded fluorescence was also converted in quantity of chlorophyll $(Chl_{aprobe} \text{ in } \mu g \ L^{-1})$ in the water column. Chl_{ames} , which represents the quantity of eroded Chl *a* per unit of area ($\mu gChla m^{-2}$) was deduced with the product of Chl a concentration ($\mu g L^{-1}$) and the volume of the Erodimeter (L) over the surface of the core (m^2) . At three different flows (1.65, 2.97, 3.94 cm s^{-1}), water was sampled. Thereafter, the water samples were filtered with Whatman filters (GF/C 47 mm), then treated to determine the concentration of suspended matter (in g L^{-1}) and the concentration of suspended chlorophyll a (in $\mu g L^{-1}$).

3.2.2 Chlorophyll *a* correction

Studies conducted by Jonsson et al. (2005) have shown direct consumption of a part of suspended matter exported in the water column by cockles. A high resolution camera was placed over the sediment cores during the erosion experiments. Time during which an active filtration occurred (t_{fil}) was then deduced from siphon movement. Given that cockles filtered a certain quantity of suspended chlorophyll *a* during the experiments, the filtration relationship developed by Rueda et al. (2005) was used to quantify the microphytobenthic chlorophyll *a* consumed during the experimental time. The rate at which the cockle filters (Chl a_{fil} , μ g Chl $a m^{-2} s^{-1}$) depends on the clearance rate (CR, L $m^{-2} s^{-1}$) and the chlorophyll *a* concentration in the water (*Chla_{probe}*, μ g Chl *a* L^{-1}). We used the recorded chlorophyll *a* in the flume to estimate the filtration rate.

$$Chla_{fil} = Chla_{probe} \times CR \tag{3.1}$$

The clearance rate (CR, L $m^{-2} s^{-1}$), in agreement with the cockle growth model by Rueda et al. (2005), was deduced from the biomass of cockle (biomass, gDW cockle m^{-2}) and the rate at which an organism of 1g of dry weight filters the Chl *a* biomass (A_{CR} , L gDWcockle⁻¹ s⁻¹).

$$CR = A_{CR} \times Biomass \tag{3.2}$$

The total amount of suspended chlorophyll a ($Chla_{tot}$, μ gChl a m^{-2}) is thereafter corrected by artificially adding the cumulative sum of filtered chlorophyll a ($Chla_{fil}$,) during the period of active filtration (t_{fil} , s) to the measured chlorophyll Chl a (Chl_{ameas} , μ gChl a m⁻¹).

$$Chla_{tot} = Chla_{meas} + Chla_{fil} \times t_{fil} \tag{3.3}$$

Corrections were made due to the fact that the model will reproduce the resuspension of MPB without the filtration process of cockle. The model development presented herein is based on data from the aforementioned experiments and the model was thus calibrated with the total resuspended Chl a (*Chla_{tot}*). Parameters and equations of filtration activity of cockles are summarized in Table 3.1.

TABLE 3.1: Summary of equations and parameters used to take into account filtration activity of cockle

Designation	Value	Unit	Description	References
A_{cr}	0.0004745	$L \ gDW^{-1} \ s^{-1}$	Filtration rate of individual of 1g of dry weight	
biomass	Function of experiments	$gDW \ m^{-2}$	C. edule biomass	Rueda et
CR	$CR = A_{CR} * biomass$	$L m^2 s_{-1}$	Clearance rate of the water by cockle	al. 2005
$Chla_{fil}$	$Chla_{fil} = Chla_{probe} * CR$	$\mu~g~m^2~s^{-1}$	Filatration rate of cockle	

3.2.3 Validation data

Independent datasets were obtained from a temporal survey of the cockle population dynamic in the Baie des Veys (Lower-Normandy France) in June and September 2012, January and April 2013. The survey was conducted at low tide at 3 sites in the Baie des Veys (Figure 3.1a) : A (49°22'14"N - 01°09'22"W), B (49°21'48"N - 01°07'48"W), and C (49°22'56"N - 01°08'13"W).

Two series of samplings were conducted per site and per date. The first series consists of analyzing the macrofaunal composition and the chlorophyll a content of the sediment (Figure 3.1b, gray circles). Samplings were made in 5 stations per site (Figure 3.1b). Quadruplicate samples of macrofauna and Chlorophyll a content were made per station. Analysis of each sample was conducted separately. Macrofauna were sampled with a 0.25 m⁻² quadrat of 0.15 m depth, then were extracted

from the sediments with sieve of 1mm mesh size. Thereafter, macrofauna species were identified and counted. The chlorophyll *a* content of the sediment was determined by sampling the surface layer with a disc of 20 cm diameter and 1 cm depth. Sediment sample was homogenized and freeze-dried during 12h. Following the method conducted by Welschmeyer (1994), chlorophyll *a* was extracted with acetone during 24 hours at dark from 200g of dried sediment. Chlorophyll *a* was then measured with fluorometer whose values were expressed in quantity of chlorophyll *a* per g of sediment (μ g Chl *a* gDWsediment⁻¹).



FIGURE 3.1: Sampling sites location (a). Quadruplicate samples of macrofauna and Chl *a* content of the sediment were conducted per station per site (b, gray circles). Triplicate samples of sediments were also conducted in three randomly chosen station per site (b, black circles)

The second series consists of sampling sediment cores to analyze the erodibility of the sediment (Figure 3.1b black circles). Samplings were conducted on-site in 3 stations chosen randomly among the 5 stations (Figure 3.1b) Three sediment cores were sampled in each station for the flume experiments (Erodimeter). In total, 9 extra sediment cores were sampled each date. The same experimental procedure as during laboratory experiments was adopted, during which resuspended chlorophyll a was continuously measured. The filtered chlorophyll a in the recirculating flume was estimated in the same way as in laboratory experiments, and when cockles were present in the sediment core. The total resuspended chlorophyll a was used for the validation step. Cockle specimens from the erosion experiments were thereafter captured at the end of the experiments and individually weighed to provide the biomass of cockles responsible of bioresuspension in the flume. Since the core of sediment used with the flume experiment was sampled *in situ*, other macrofauna species were present in the sediment.

Among the 36 erosion experiments, only 18 experiments with live and active cockles were analyzed and were used to validate the model. Thus, the corresponding samples of macrofauna and chlorophyll a in the sediment were considered for further analyses.

Kruskal-Wallis nonparametric tests were conducted to analyze temporal and spatial differences between sites regarding chlorophyll a content and macrofauna composition (because the conditions for parametric ANOVA were not fulfilled).

3.3 Model development

3.3.1 Conceptualization

Figure 3.2 represents concepts and processes which are taken up in this study. The water column constitutes one single compartment.



FIGURE 3.2: Conceptualization of the model of MPB resuspension under cockle bioturbation. Simple arrow represents flux between the two compartments : the bioturbated sediment (Q_{btb}) , the suspended matters (SPM). Erosion of the bioturbated sediment is accompagnied with MPB resuspension (SChla). The link between the two compartments is represented by the erosion flux (E_{btb}) . The filtration rate of the cockle $(Chla_{fil})$ wad used to estimate the total amount of suspended MPB in the water column. The unbioturbated sediment is not modelled.

The second compartment is represented by the sediment where cockles are present. The link between the two compartments is represented by the flux due to erosion (E_{btb}) . Filtration by cockles (Chl_{afil}) is also represented in Figure 3.2 and was used to determine the total suspended Chl *a* as explained earlier. Two bioturbation effects of cockle on the sediment are considered in the present study : (1) the increase of bed roughness, and (2) the bioresuspension of MPB due to valve adduction. Cockle effect on bed roughness was not modelled but the bed shear stress, affected by cockles, was measured and directly used as the forcing variable. A 0-dimension model design was chosen to be developed on the basis of the aforementioned bio-destabilizing effects of cockles on sediment. Fluxes resulting from advection and diffusion exchanges are neglected in our approach.

3.3.2 Model equations

In this study, two state variables are used : the suspended Chl a (*SChl* a) and the biogenic matrix (*Qbtb*). SChl a represents the exported Chl a in the water column (in μgm^{-2}). Previous works of Orvain et al. (2003) describe the total suspended matter with the following equation :

$$\frac{dSPM}{dt} = E_{bed} + E_{btb} - D \tag{3.4}$$

 E_{bed} , E_{btb} , and D are respectively the bed eroded flux, the bioresuspension flux and the deposition flux. First, type Ia erosion (E_{btb}) occurred in relation to detached aggregates produced by bioturbation activities, and then Type Ib or II 'catastrophic' erosion (E_{bed}) takes place at the moment when the critical bed shear stress $(\tau_{crit-bed})$ is reached resulting in a massive increase of suspended matter (Orvain et al., 2003). This process also refers to the classical bed erosion (type Ib) related to consolidation effects or sand/mud mixtures (Amos et al., 1992). The superficial bioresuspension (E_{btb}) requires a low shear stress comparable to the hydrodynamic forcing during a flood/ebb tide.

However, the erosion of the underlying bed sediment requires a greater shear velocity and is correlated with the burying activity of cockles. Since the goal of our study is to model the resuspension of MPB associated to the fluff layer (Type Ia), the value of the Type Ib and II bed erosion (E_{bed}) was artificially set to zero in the model, and the experimental dataset was restricted to the first part of the curve before catastrophic erosion. The process of catastrophic erosion is related to wind-induced stress in coastal ecosystems. This phenomenon is, however, out of the scope of the present study, in which we focus on chronic MPB erosion related to cockle bioturbation and not sediment transport or MPB long-term dynamics. We suppose that, within the range of experienced shear velocities, the deposition of matter is directly resuspended in the water column. The Eq. 3.4 is then simplified as follows and is used as the next step of model development.

$$\frac{dSPM}{dt} = E_{btb} \tag{3.5}$$

The value of the bioresuspension critical shear stress $(\tau_{crit-fluff}, \text{Pa or } kgm^{-2}s^{-1})$ is determined differently depending two situations. In a case of an overlap of the 2 types of erosion (Ia and Ib), means of SPM were directly linearized.

$$SPM = a \times u^* + b \tag{3.6}$$

where u^* (u^* , cm s^{-1}) corresponds to the current velocity. In a case when a plateau of SPM is reached (erosion type Ia), mean values were first power transformed and thereafter linearized.

$$10^{SPM} = a \times u^* + b \tag{3.7}$$

The zero value of SPM corresponds to the value at which the erosion is initiated at the critical shear velocity $(u_{crit-fluff})$. The corresponding critical shear stress $(\tau_{crit-fluff}, cms^{-1})$ is deduced

from a linear relationship between the critical shear velocity, corresponding to the initiation point of erosion, and the seawater density ρ (kg m⁻³).

$$\tau_{crit-fluff} = \rho \times u_{crit-fluff}^2 \tag{3.8}$$

As long as erosion takes place, the quantity of sediment contained within the biogenic matrix diminishes. The variation of the bioturbated sediment (the third state variable) over time depends on the erosion flux.

$$\frac{dQ_{btb}}{dt} = -E_{btb} \tag{3.9}$$

The extent of sediment resuspension $(E_{btb}, \text{gDWsediment } m^{-2} s^{-1})$ depends in part, on the physical forcing factor mainly represented by the shear stress τ_f (*Pa*). The Partheniades formulation (1965) modified by Orvain et al. (2003) is then used to calculate the sediment resuspension flux E_{btb} which is a product of the excess of shear stress $((\tau_f/\tau_{crit-fluff}) - 1)$ and the erosion coefficient α (s^{-1}) and the amount of bioturbated sediment (Q_{btb} , gDWsediment m^{-2}).

$$E_{btb} = \alpha \times Q_{btb} \times \left(\frac{\tau_f(t)}{\tau_{crit-fluff}} - 1\right)$$
(3.10)

when $\tau_f(t) > \tau_{crit-fluff}$ if not $E_{btb} = 0$

Before the erosion (so given as initial condition t = 0), the suspended matter (SPM) is equal to 0 and quantity of bioturbated sediment $(Q_{btb,t=0}, \text{gDWsediment}m^{-2})$ is obtained from the product of the traces height of cockle on the sediment h_{btb} (m), and the dry density within traces ρ_{fluff} $(gDWsediment m^{-3})$.

$$Q_{btb(t=0)} = h_{btb} \times \rho_{fluff} \tag{3.11}$$

Experimental results (see section 3.4.1) showed that the biomass of cockles represents a relevant factor that determines the cockle bioturbation on sediment. The bioturbated sediment depends linearly on the biomass of cockle (*biomass*, $gDW m^{-2}$ as a forcing variable) and the bioturbated volume of sediment per g of cockle A_{btb} ($m^3 g^{-1}DW cockle$). The process is traduced conceptually with the trace height which represents the depth of the bioturbated sediment if the material uniformly covers the surface area at the beginning of the erosion.

$$h_{btb}\left(t=0\right) = A_{btb} \times Biomass \tag{3.12}$$

During the erosion, the trace height decreases according to the variation of the bioturbated sediment $(Q_{btb}, \text{gDWsediment } m^{-2}).$

$$h_{btb} = \frac{Q_{btb}\left(t\right)}{\rho_{fluff}} \tag{3.13}$$

The first state variable SChl $a \ (\mu \text{gChl} \ a \ m^{-2})$ is obtained by converting the suspended matter (SPM) into suspended chlorophyll a with a conversion factor sedtochla. The equation (3.5) then becomes :

$$\frac{dSChla}{dt} = E_{btb} \times sedtochla \tag{3.14}$$

The mentioned conversion factor sedtochla represents the slope of the linear relationship between suspended matter and the chlorophyll a, both obtained from water filtration mentioned earlier (see the end of the section 3.2.1). Equations and parameters of the developed model are summarized in the Table 3.2.

3.3.3 Model parameterization and validation

Simulations of suspended MPB in the water column under the influence of cockle bioturbation were performed with the determination of two parameters. The first parameter is A_{btb} Eq. (3.12) which represents the biomass-specific bioturbation coefficient. The second parameter is α Eq. (3.10), which is the erosion coefficient corresponding to the rate at which the bioturbated matrix is eroded. Parameterization of the model is performed using the minimization with the Simplex method (Nelder and Mead, 1965) by minimizing the ordinary least squares criterion (Sum of Squared Error).

$$SCE = \sum \left(SChla - Chla_{tot}\right)^2 \tag{3.15}$$

Simultaneous estimation of the two parameters was performed by minimizing the error (SCE) to simulate the chronic detachment of MPB in the water column. Then, different approaches were conducted to evaluate how the model fits the measurements. Modelling efficiency (ME), as described in Vanclay and Skovsgaard (1997) was calculated with the following equation :

$$ME = 1 - \frac{\sum (Schla - Chla_{tot})^2}{\sum \left(Schla - \overline{Chla_{tot}}\right)^2}$$
(3.16)

Where $Chla_{tot}$ represents the observations and SChl *a* the corresponding predictions. $Chla_{tot}$ stands for the mean of the observations. A ME equals to 1 shows that the model fits well with the observation. A ME equals to zero means that the model is not better than a simple average and a negative value corresponds to bad fit. Theil's inequality coefficient can be also used to evaluate the accuracy of the simulations. The same equation used by Lo et al. (2011) was used to calculate the coefficient.

$$U = \sqrt{\frac{\sum \left(Chla_{tot} - SChla\right)^2}{\sum Chla_{tot}^2}}$$
(3.17)

A value of U equals to zero represents perfect simulations. U equals to 1 represents simulations which is not better than considering unchanging variable. U higher than 1 represents bad simulations. Test of equivalence (Robinson and Froese, 2004) using a null hypothesis was also conducted with the R software package equivalence (Robinson et al., 2005). The robust two one sides test for equivalence was used on simulated and observed data. To explain discrepancies between model results and measurement residuals between all total suspended chlorophyll a (*Chla_{tot}*) and all respective simulated chlorophyll a (SChl a) were confronted with biomasses of macrofaunal major species and also confronted with chlorophyll a content in the sediment.

Designation	Value	Unit	Description	References
		Forcing Variables		
$ au_f$ Biomass	Function of time : 0 to 1.82 Calibration : 0 to 1654 Site A : 67 to 854	${ m Pa} gDW cockle \ m^{-2}$	Shear stress $C. \ edule$ biomass per unit of area	Measured Measured
sedtochla	Site B : 12 to 950 Site C : 98 to 1035 Calibration : 22.4 Site A : 6.99 Site B : 7.17 Site C : 5.12	$\mu gChla \; gDWsediment^{-1}$	Sediment to Chl a content	Measured
		Parameters		
A_{btb} α	$109 \ 10^{-8} \\ 15 \ 10^{-6}$	$m^3 \ gDW cockle^{-1}$	Bioturbated volume of sediment per g of cockle Erosion coefficient	Minimized Minimized
$\rho f l u f f$	$105 10^3$	gDW sediment m^{-3}	Dry density	Calculated
Designation	Equation	Unit	Description	References
		Fluff layer initial conditions		
$\begin{array}{c} h_{btb} \ (t=0) \\ Q_{btb} \ (t=0) \end{array}$	$h_{btb(t=0)} = A_{btb} imes biomass$ $Q_{btb(t=0)} = h_{btb} imes ho_{fluff}$	${ m m} gDW sediment \ m^{-2}$	Trace height Bioturbated sediment	
		$\mathbf{Process}$		
E_{btb}	$E_{btb} = \alpha \times Q_{btb} \times \left(\frac{\tau_f}{\tau_{cvit-fluff}} - 1\right)$ when $\tau_f > \tau_{mit-fluff}$ else $E_{bth} = 0$	$gDWsediment \ m^{-2} \ s^{-1}$	Erosion flux	I
h_{btb}	$h_{btb} = \frac{Q_{btb}}{\rho_{fluff}}$	ш	Trace height	ı
		State variables		
$\frac{dSPM}{dt} \frac{dd_{bib}}{dt}$ $\frac{dSChla}{dt}$	$\frac{dSPM}{dt} = E_{btb}$ $\frac{dQ_{btb}}{dQ_{btb}} = -E_{btb}$ $\frac{dQ_{btb}}{dt} = E_{btb} \times sedtochla$	$gDW sediment m^{-2}s^{-1}$ $gDW sediment m^{-2}s^{-1}$ $\mu \ gChla \ m^{-2}s^{-1}$	Suspended matter per unit of time Bioturbated sediment per unit of time Eroded Chl a per unit of time	

3.4 Results

3.4.1 Laboratory experiments and Chl a correction

The percentage of resuspended benchic Chl a is linearly correlated with the cockle biomass $(r^2 = 0.78, p < 0.001)$ (Figure 3.3) which reflects how the matrix of sediment susceptible of being eroded responds to the biomass of the burrowing bioturbator. Formation of bioturbated sediment is thus a function of cockle biomass in a system where cockle is the dominant bioturbator species.



FIGURE 3.3: Linear correlation between cockle biomass and percentage of suspended Chl a $(r^2 = 0.78)$

The measurement of Chl *a* in the water column traduces the quantity of MPB exported in the water column associated to the erosion of the biogenic matrix. Chl *a* resuspension in the water column increases with increasing shear stress and increasing biomass of cockle. Suspended Chl *a* during experiments with adult cockles is much higher than with juvenile individuals (Figure 3.4a). The analyses of the kinetics of Chl *a* have shown two types of erosion that occurred during the flume experiments (Figure 3.4a) : fluff layer (or 'chronic erosion', type Ia according to the definition by Amos et al. 1992) and bed erosion (Type Ib or II 'catastrophic erosion'). Only fluff layer erosion (type Ia) occurred for juvenile bioturbators, except in the case of 1 experiment at the highest density (Figure 3.4a). The fluff layer erosion (Ia) was characterized by a low sediment flux as shown by the slope of the curve during the first phases of the experiment. This type of erosion occurred also at low critical shear stress ($\tau_{crit-fluff}$ ca 0.007 to 1.69 Pa) and with low biomass of bioturbators. The bed erosion was not reached for most of the experiments with juveniles (with a lower biomass compared to adult cockles). The bed erosion (type Ib) requires higher bed shear stress ($\tau_{crit-bed}$ ca. 0.79 to 2.33 Pa), and is accompanied by an important export of matter traduced by a more important slope of suspended matter (Figure 3.4a). In intertidal ecosystem, such high hydrodynamic forces can be qualified of 'catastrophic erosion' since it can only be encountered during extreme phenomenon (in case of wind-induced stress).



FIGURE 3.4: Chl *a* concentration recorded in the Erodimeter (a) and cumulative Chl *a* concentration after filtration correction (b) as a function of time and depending on cockle biomass. Shear stress (τ) increases over time

The total resuspended Chl *a* (Figure 3.4b) was estimated by artificially adding the quantity of Chl *a* filtrated by the cockle during the erosion experiment to the Chl *a* recorded by the probes (Figure 3.4a). The maximum values of corrected suspended Chl *a* is 2 times greater than those recorded by the probe. However, on average, about 10% of suspended Chl *a* was filtrated by the cockle during the fluff layer erosion. In this work, the total amount of suspended Chl *a* (*Chlatot*) during the fluff layer erosion is used to perform the model parameterization of MPB resuspension under cockle bioturbation.

3.4.2 Model calibration

The bed shear stress measurements (τ_f in Pa) from each separate experiment were used as a forcing variable of the model (Figure 3.5c). The model was applied using the same bioturbator biomasses as the ones used during the laboratory experiments. Experimental results which consist of the

total suspended chlorophyll a kinetics (Chl atot) is represented in the Fig. 3.5a. The corresponding simulations of suspended MPB in the water column (SChl a) is shown in the Fig. 3.5b.

Statistical test	Model calibration	Model Validation A	Model Validation B	Model Validation C
Modelling efficiency	0.784	0.640	0.702	0.664
Theil's inequality coefficient	0.410	0.439	0.449	0.483

TABLE 3.3: Model performance indexes (Modelling efficiency, Theil's inequality coefficient)



FIGURE 3.5: Observed rersuspended Chl a (a) and predicted eroded Chl a (b) as a function of time depending on the biomass of cockles. Shear stress (τ) increases over time (c). The solid line represents Y=X relationship between observed and predicted suspended Chl a (d). The kinetics of Chl a was restricted to the fluff layer erosion

The sigmoidal pattern of resuspended Chl *a* is very well reproduced by the model (Figure 3.5b). Moreover, the model realistically reproduces the lower scale of juvenile bioturbation impact on MPB erosion. The erosion of the biogenic matrix of sediment is indirectly represented by the evolution of the trace height over time in Figure 3.6, with a maximum depth of eroded sediment of ca. 1 mm. This figure represents the variation through time of the quantity of sediment and associated MPB from modeled sediment matrix under the bioturbation of cockle (represented by the depth of bioturbated matrix sediment uniformly distributed). A decrease of the modeled trace height over the incremental hydrodynamic forces was observed. At the end of the simulation, almost all the available MPB in the bioturbated matrix was resuspended in the water column as observed with the Figure 3.6.



FIGURE 3.6: Height (m) of the bioturbated surface layer variation through time as a function of cockle biomass (gDW cockle m^{-2})

Modelling efficiency shows reasonable values on how the model reproduces the MPB bioresuspension (Table 3.3). Theil's inequality coefficient is also acceptable for the calibration step (Table 3.3). Moreover the test of equivalence rejected the null hypothesis of inequality with strict and relaxed tests (Table 3.4). The Q-Q plot (Figure 3.5d) indicates some acceptable skewness and dispersion between observations and simulations.

TABLE 3.4: Results of equivalence tests between observations and Simulations

Modelling step	Strict test (absolute bias $< 30\%$ SD)		Relaxed test (absolute bias $<50\%$ SD)	
	Dissimilarity	p-value	Dissimilarity	p-value
Calibration	Rejected	0.05	Rejected	0.0014
Validation A	Not rejected	0.50	Not rejected	0.25
Validation B	Not rejected	0.22	Not rejected	0.08
Validation C	Not rejected	0.69	Not rejected	0.48

3.4.3 Biotic and abiotic characteristics of sampling sites

The 3 sampled sites (A, B, and C) are different in terms of sediment properties, MPB biomasses and species assemblages. Analysis of macrofauna assemblage was conducted in the sampled sites. 10 major species were identified during the survey (Table 3.5). Analysis showed that the cockle dominates the assemblage in term of biomass in Baie des Veys about 98% all the time of the survey. The analysis also showed that about 3/4 of the macrofauna assemblage is constituted by species that actively rework sediment through movements (Table 3.5). Only two species are supposed to have a stabilizing effect on the sediment. Statistical analyses (Kruskal-Wallis) show significant differences in Chl *a* content between sites (p < 0.01) and during the period of survey (p < 0.05). Site A is characterized by a sandy mud substrate. Average biomass of cockle ranges between 46 (in January 2013) to 403 (in April 2013) in $gAFDW m^{-2}$ (Table 3.5). Deposit feeding annelid Scoloplos armiger is the second dominant species with a biomass ranging between 0.15 to 1.15 $gAFDW m^{-2}$ followed by the Pygospio elegans, in which biomass varies from 0 to 0.03 $gAFDW m^{-2}$. Statistical analysis shows a significant temporal variation of the Chl *a* content in the sediment in site A (p < 0.001). Analyses of the sediment Chl *a* content represented the lowest value (1.50 $\mu g g^{-1}$) in April 2013 and a maximum value (5.6 $\mu g g^{-1}$) in September 2012 (Figure 3.7).

The sediment in site B was the muddiest of the three sites. The cockle always dominates the macrofauna, having a maximum biomass in January 2013 (791 $gAFDW m^{-2}$) and a minimum biomass in April 2013 (110 $gAFDW m^{-2}$). Macrofaunal assemblage analysis at this second site showed a complex composition compared to site A (Table 3.5). 3 among the 4 principal bioturbator species are clearly deposit-feeders, consuming MPB directly in the biofilm (*Abra tenuis, Macoma balthica and Peringia ulvae*). Analysis of Chl *a* included within the top centimeter of the sediment reveals the highest value among the sampling sites. The highest (13.4 $\mu g g^{-1}$) and the lowest value (4.88 $\mu g g^{-1}$) of Chl *a* in the sediment are observed respectively in January 2013 and in April 2013 in the site B. A significant temporal variation of the Chl *a* content in the sediment (Figure 3.7) was observed in the second site (p < 0.05).



FIGURE 3.7: Chl *a* content of the top centimeter of the sediment in three sites (A, B, and C) in June and September 2012 and January and April 2013

The last site (C) is the sandiest station located in the middle of the bay (closer to the river mouth) and where the highest biomass of cockles was recorded over the sampling period (Table 3.5). Cockle biomasses show a maximum value in January 2013 (2595 $gAFDW m^{-2}$) and a minimum value in June 2012 (226 $gAFDW m^{-2}$). Several species constitute the macrofaunal assemblage but at a lower scale compared to the second site (lower biomasses). Presence of bioturbator (*Scoloplos armiger*) and MPB consumer and bioturbator such as *Macoma balthica* was also noticed in this site. No significant temporal variation of Chl *a* content in the sediment (Figure 3.7) was highlighted by statistical analysis in the third site (p > 0.05).

Date	Species	Effect on the sediment	Site A Biomass $(m\sigma \Delta FDW m^{-2}$	Site B Biomass Biomass (mg AFDW m-2	Site C Biomass (mr AFDW m-2
June 2012 Sept. 2012 Jan. 2013 Apr. 2013	Cerastoderma edule	Destabilizing	$\begin{array}{c} 195463 \\ 52250 \pm 39788 \\ 46697 \\ 403075 \end{array}$	717102 671823 791196 110095	226405 ± 137222 2226861 ± 2196174 2595484 ± 3454163 2215301 ± 3454163
June 2012 Sept. 2012 Jan. 2013 Apr. 2013	Abra tenuis	Destabilizing	0000	44.1 375 546 138	0000
June 2012 Sept. 2012 Jan. 2013 Apr. 2013	Corophium arenarium	Destabilizing	$\begin{array}{c} 0 \\ 1.4 \pm 1.97 \\ 2.8 \\ 10.6 \end{array}$	6.91 0 38.1	0000
June 2012 Sept. 2012 Jan. 2013 Apr. 2013	Macoma balthica	Destabilizing	12.5 0 12.6 12.6	230 829 653 565	6.28 ± 8.88 12.5 ± 21.8 6.28 ± 8.89 12.56 ± 6.28
June 2012 Sept. 2012 Jan. 2013 Apr. 2013	Peringia ulvae	Destabilizing	0 0 <u>0</u> 0	253 2778 1508 377	0000
June 2012 Sept. 2012 Jan. 2013 Apr. 2013	Scoloplos armiger	Destabilizing	$156 \\ 1156 \pm 820 \\ 364 \\ 368$	2.66 0 0	14 ± 2.82 360 ± 216 68 ± 90 170 ± 116
June 2012 Sept. 2012 Jan. 2013 Apr. 2013	Hediste diversicolor	Destabilizing	0 0 11.2	449 2922 67.4 11.2	$\begin{array}{c} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 5.62 \pm 7.94 \end{array}$
June 2012 Sept. 2012 Jan. 2013 Apr. 2013	Nephtys cirosa	Destabilizing	$egin{array}{c} 0 \ 17.4 \pm 4.92 \ 0 \ 0 \end{array}$	0000	20.9 +/- 29.5 44.1 ± 45.3 24.36 ± 34.5 17.4 ± 24.6
June 2012 Sept. 2012 Jan. 2013 Apr. 2013	Pygospio elegans	Destabilizing and Stabilizing	$36.9 \\ 18.9 \pm 14.1 \\ 2.22 \\ 0$	$1439 \\906 \\35.5 \\659$	36.6 ± 51.8 935 ± 1601 0 0
June 2012 Sept. 2012 Jan. 2013 Apr. 2013	Bathyporeia sp.	Stabilizing	$\begin{array}{c} 0.24 \\ 17.2 \pm 17.8 \\ 4.56 \\ 1.2 \end{array}$	11.7 0.24 0 61.9	$\begin{array}{c} 0.84 \pm 0.84 \ 0.32 \pm 0.36 \ 0.36 \pm 0.16 \ 0.36 \pm 0.16 \ 0.48 \pm 9.16 \end{array}$

3.4.4 Model validation

Statistical analysis showed a significant spatial variability between the three sites. Thus, the validation of the model was performed site per site and with independent *in-situ* data. The Figure 3.8 represents the measurements of resuspended MPB at the three sites compared to the predicted resuspended MPB (Figure 3.8 A, B and C – Observations - Models). Time increases also suppose an increase in hydrodynamical forces over time (the real bed shear stress τ_f measured during experiments).



FIGURE 3.8: Observed suspended Chl *a* (Observations) and predicted suspended Chl *a* (Models) as a function of time and depending on the biomass of cockles in three location (A, B, C) in the Baie des Veys-France. The solid line represents Y=X relationship between observed and predicted suspended Chl *a* and and QQ-plots were built with averaged per-step data (during 5 min) of observed and modeled erosion kinetics (QQ-plots)

Figure 3.8 shows that the model of suspended MPB displayed satisfying agreement with the dynamics of *in-situ* bioresuspension in all seasons and in all locations. However, minor discrepancies are observed. The model slightly underestimates (Figure 3.8A - Correlations) and overestimates (Figure 3.8 B and C - Correlations) the bioresuspension. The modelling efficiency value shows a good agreement between observations and simulations as shown in the Table 3.3 for the 3 sites. Theil's inequality coefficient also show acceptable performance of the model. However, test of equivalence gives less favorable statement than the previous results and accepts the null hypothesis of inequality (Table 3.4) with both strict and relaxed tests for all sites. Contrary to calibration test of the model,

the model using only cockle biomass to predict resuspension of microphytobenthos in the field. However, the lowest p-value was obtained in site B, which highlighted a moderate cockle biomass (Table 3.5). We explored some possibilities to improve the quality of adjustment during validation procedure, by analyzing the remained residuals between observed and predicted field data, especially in sites A and C, which showed the highest discrepancies between predicted and observed data. All residuals of suspended chlorophyll a were calculated and were confronted to sediment chlorophyll acontent and biomasses of macrofauna species to determine if the lack of fitting of the model could be explained by a specific stock of MPB in the sediment or specific macrofauna species. When plotted against chlorophyll a content, residuals did not show any tendency (Figure not shown). Analysis with macrofauna did not show any tendency either, except for the species *Pygospio elegans* ((Figure 3.9). At low biomass of this bioturbator, the residuals of resuspended chlorophyll a were close to 0. When the biomass increased (in the range of low values of P. elegans biomass ca. $10^2 \text{ mgAFDW } m^{-2}$), the residuals of suspended chlorophyll a increased as a function of bioturbator density. After the critical value ca. 10^2 mgAFDW m^{-2} , the relationship shifted from a positive function to a negative one. At very high P. elegans biomass (> $10^3 \text{ mgAFDW}.\text{m}^{-2}$), the residuals of suspended chlorophyll a were negative. .



FIGURE 3.9: Residuals of suspended Chl *a* plotted against *Pygospio elegans* biomass (log transformed). The residuals represent the differences between the flume Chl *a* data and the simulated Chl *a*. Each residual observation is obtained from the averaged residuals of resuspended Chl *a* of one experiment (at all time steps)

3.5 Discussion

3.5.1 Effect of cockle on biological stabilization and destabilization of sediment

Biological stabilization and destabilization figure among key processes that determine the extent of sediment erosion in estuaries. In most cases, biostabilization of the sediment has been attributed to MPB development. This is the case in the observations reported by Andersen et al. (2010), made during their erosion experiments. EPS (Extracellular Polymeric Substances) production takes place during motion of diatoms and has been stated to bond fine grains of sediment, thereby increasing the stability of the sediment (Tolhurst et al., 2006; Underwood and Paterson, 1993). Consequently, biostabilization of the sediment should lead to a difference between the outputs of the model and the *in situ* measurements of suspended chlorophyll a. When residuals of suspended chlorophyll a were plotted against chlorophyll a content of sediment, the later does not explain the observed discrepancy (slight overestimation of the model) between *in situ* data and simulations. Thus, biostabilization could be weakened by important faunal activity. Moreover, Orvain et al. (2007) did not observe either any stabilizing effect of MPB during their *in situ* analysis because the impact of macrofauna activity on sediment was significant.

In the case of cockles, opposite results have been observed about stabilizing (Andersen et al., 2010; Donadi et al., 2013a) and destabilizing effects (Ciutat et al., 2006, 2007; Neumeier et al., 2006) of this species on sediment. In our case, cockles enhance the erosion of sediment, allowing for the export of associated MPB. Cockles were fully buried within the sediment bed during erosion experiments, and surface irregularities were not provoked by the protruding shell but the fluff layer formation of sediment surface. Change of roughness with cockles shells and sudden valve adduction during filtration, lead to more matter eroded to the water column. Our finding concurs with Neumeier et al. (2006), who report a way in which cockles create irregularities on sediment. Such irregularities constitute weak points where erosion starts.

Differences were observed in the effect of adult and juvenile cockles on the process of MPB resuspension (Figure 3.4), which are due to the extent of bioturbation depending on the biomass. The higher the biomass, the higher the sediment reworked, and thus, the higher the resuspension of associated chlorophyll *a*. Sediment changes due to adult cockles are more important than with juvenile bioturbator. Bioturbation of adult cockles is also correlated to valve adduction during filtration at which time important erosion of sediment was noticed. Experimental results confirm that biore-suspension is greater with high biomass of bioturbator and is easily exported in the water column at low shear stress.

The model that we developed reproduces the resuspension of MPB associated with fluff layer erosion due to destabilization activity of the cockle. The model represents a simple monospecific bioturbator system. Biomass dependence of bioturbated sediment formation is well integrated in our model of fluff layer erosion and associated MPB (Eq.3.11 and Eq.3.12). The model uses a reduced number of parameters : the biomass specific bioturbation coefficient A_{btb} (Eq.3.12) and the coefficient of erosion α (Eq.3.10). Those parameters were estimated and provide satisfying calibration results (Figure 3.5). This study shows that, combined with bed shear stress (τ_f) , the biomass of the main bioturbator can be the only factor involved in the bioresuspension of the MPB in sandy-mud ecosystems. The model apparently determines the resuspension process of MPB without recourse to a complex hydrodynamic model (e.g. Le Hir et al., 2000). Our study joins statement of Wood and Widdows (2002) that physical forces (tides) represents the driven factor of sediment erosion and biological component (macrofauna bioturbation) is able to drastically accentuate the process, especially in a highly changing system. The model simulates the erosion of the bioturbated surface of the sediment that contains important biomass of microalgae. This study points to the significant impact of the common cockle on the erosion of benthic diatoms in the water column which does not require high shear stress with (mean of $\tau_{crit-fluff}$ equals to 0.81 ± 0.86 Pa). Measurements conducted from 2009 and 2013 in the Baie des Veys (Lower Normandy, France) showed that the cockle represents the major dominant species in terms of biomass (more than 98%). The common cockle thus plays a decisive role on sediment erodibility in the bay scale. Analyses of model performance (Table 3.3) and tests of equivalence (Table 3.4) for the experimental data show that simulated resuspended MPB was reasonably similar to observed values both with strict and relaxed tests. This study also reveals that the modified Partheniades formulation of Orvain et al. (2003b), which describes the fluff layer erosion (Eq. 3.10), was applicable to a few bioturbator species with different behaviors (Peringia ulvae, Scrobicularia plana, Macoma balthica and Cerastoderma edule). The difference lays on the fluff layer creation, in other words to the species-specific bioturbation process. Orvain (2005) explains that the difference in bioturbation intensity is due to different mechanisms of bioturbation. The fluff layer formation was asymptotically related to bioturbator biomasses, for species like P. ulvae (Orvain et al., 2003b) and M. balthica (van Prooijen et al., 2011; Willows et al., 1998), while it is linearly correlated to the density of S. plana (Orvain, 2005) and biomass of the cockle, C. edule in our case. Sediment reworking, burrowing activity and continuous valve adduction during filtration of cockle represent key processes on the resuspension of MPB in the water column. Change of roughness and turbulences caused by cockle in the surface when subjected to hydrodynamic forces were taken into account through the forcing variable of the model τ_f represented. However, it is not within the scope of the mechanistic model that we developed. Consequently, the erosion fluxes are proportional to cockle biomasses when the cockle dominates the macrofaunal assemblages. Then, the same parameters were used (without adjustment) to validate the model with independent *in situ* measurements (Figure 3.8). The application *in situ* shows optimistic results as shown with the model performance indexes (Table 3.3). The general tendency of the suspended MPB kinetics is well reproduced by the model (Figure 3.8 A-B-C) mainly for the site B where a high value of ME is observed. The results of equivalence tests should be taken with caution. Promising results is still observed with the site B with a low value of p-value despite the non-rejection of the inequality in all sites. It is important to notice that other macrofauna were present in the sediment which was not the

case for the experimental design of calibration test. Several processes were not taken into account in our formulation such as bioturbation by other species (mainly in site B with diversified macrofauna composition), interaction between bioturbation effects and consumption by other species. The use of the model directly *in situ* and when cockle is not the main bioturbator is not recommended. The site with moderate biomass of cockles (site B) showed a better quality of adjustment during validation test.

3.5.3 Integration of faunal community and food availability for upper consumers

Our study reveals that the biomass of cockle is among the main factors that explain the MPB resuspension in the Baie des Veys. Figure 3.6 highlights that the depth of sediment that is actually eroded because of cockle bioturbation can reach only 1 millimeter at most. We have put forth an analysis to determine the limits of the model by determining if the slight discrepancy of the model may be explained by specific macrofauna assemblage. Residual analysis on suspended chlorophyll a showed that *Pygospio elegans* could explain the slight underestimation and overestimation of the model simulations compared to measurements (Figure 3.9). On one hand, the deposit feeding behavior of this polychaete could induce MPB resuspension, at biomasses of about $10^2 \text{ mg AFDW m}^{-2}$ in our case (Figure 3.9). On the other hand, they become very efficient at actively capturing resuspended microalgae in a suspension-feeding activity and could stabilize sediment due to bioreef structure at biomasses > $10^2 \text{ mg AFDW m}^{-2}$ in our case (Figure 3.9). In their analyses, Orvain et al. (2007) have also found such contrasting effects with another species, the gastropod *Peringia ulvae*. Further studies need to be conducted to better evaluate the impact of *P. elegans* on sediment erodibility, cascade effects on MPB development, and availability for suspension-feeders after resuspension.

Improvements can thus be done with the model developed herein. A possible approach is to conduct analysis based on functional groups (Pearson, 2001) and to combine species with a similar bioturbation effect. For species with a similar impact as cockle, we can use the same set of equations, and biomass could be sufficient for the reproduction of MPB bioresuspension. Consequently, a species-specific model can be converted into a functional group model. Applied together, these 2

models could take into account a broad effect of community on sediment stability and consequently on MPB availability in estuarine ecosystem.

Ubertini (2012) observed evidence of enhancement of MPB development around the cockle burrow in absence of hydrodynamic forces especially for adult individuals. This process joins the facilitation of primary production by cockle noticed by Donadi et al. (2013b). This specific engineering mechanism by cockles could explain the discrepancies between studies on cockle bioturbation, since this species could simultaneously have 2 differing interactions : (1) a sediment-stabilizing effect of cockles promoted by the facilitation of MPB primary production, and (2) a chronic detachment of a part of the MPB standing stock by reworking effects of the sediment surface during feeding-related movements (the process modelled herein). In addition, cockles can have a third effect by modifying the bed roughness and increases the turbulent mixing in the benthic boundary layer. These changes also have a positive effect on the erosion flux by affecting the bed shear stress dynamics (τ_f). Another possible improvement of the model is to integrate the facilitation of MPB development and primary production by cockle. Analyzing MPB availability in estuarine system is crucial. Indeed, Lefebvre et al. (2009b) noticed that macrofauna species switch their food source from phytoplankton to MPB differently. Moreover, Kang et al. (2006) demonstrated the importance of MPB during critical period and during phytoplankton shortfall. The contribution of MPB to suspension feeder diet was also highlighted over successive years (Grangeré et al., 2012).

3.6 Conclusion

This study has allowed us to characterize the cockle behavior and to model the capacity of this species in facilitating mud resuspension and associated MPB. We found that in a system where cockle dominates significantly the macrofaunal assemblage, biomass of cockle represents a relevant factor that determines the MPB resuspension. A model of MPB bioresuspension was calibrated with experimental data. The use of the model directly *in situ* is not recommended especially when cockle is not the main bioturbator and further improvement was discussed. The model represents a baseline in the simulation of benthic food availability for upper consumers as filter-feeders.

3.7 Acknowledgment

This study was funded by the Regional council of Lower Normandy (Conseil Général de Basse Normandie) and the Water Agency Seine Normandy (Agence de l'Eau Seine Normandie). We would like to thank the "Reserve Naturelle Nationale du Domaine de Beauguillot". Thanks are expressed to Jean-François Elder, Franck Bruchon, Sebastien Lemaire, Christophe Roger, Romain Gosselin, and Laura Varin for their constructive help on this study. Many thanks to Samuele Tecchio and Andre Sesboüe for their valuable help. We also thank Catharine Mason for the correction of English. Finally, we would like to acknowledge the reviewer for the insightful comments that highly improve the quality of this work.
Chapitre 4

Modelling the functioning of coupled Microphytobentic-EPS-bacterial system in intertidal mudflats

Rakotomalala C., Guizien K., Grangeré K., Lefebvre S., Dupuy C., Orvain F., Modelling the functioning of coupled Microphytobentic-EPS-bacterial system in intertidal mudflats

In preparation for a submission to Ecological Modelling

Abstract

Modelling approach was used to analyze the functioning of a benthic system composed of microphytobenthos (MPB), bacteria and nutrient. A pre-existing model that simulates the physiological processes of MPB in the first centimeter of the sediment was thus adapted to reproduce experimental dynamics of MPB and Extracellular Polymeric Substance (EPS) production obtained during an experiment in a tidal mesocosm. The results showed that the dynamics of MPB in the sediment depends on the nutrient availability. Moreover, nutrient input induced by the activity of meiofauna was a prime factor in the reproduction of the three phases of MPB development : the lag phase, the logarithmic phase and the plateau. The model, whose particularity is the use of internal C :N ratio regulating the vertical migration of MPB in the sediment, was also validated in this study. The threshold values of the C :N ratio was empirically estimated, thus, further experimental investigations are required to make the model more robust. Moreover, the EPS and bacterial productions should be improved to allow comparison with measurements.

Keywords : Migration, C : N ratio, biodiffusion, microphytobenthos, benthic system

Résumé

Une approche en modélisation a été utilisée pour étudier le fonctionnement d'un système benthique constitué de microphytobenthos (MPB) de bactéries et de nutriments. Pour cela, un modèle pré-existant intégrant les processus physiologiques du MPB dans le premier centimètre du sédiment a été adapté pour reproduire la dynamique expérimentale du MPB et la production d'EPS (Substances exopolymériques) obtenues au cours d'une expérience en mésocosme tidal. La dynamique du MPB dans le sédiment est largement contrôlée par la disponibilité des nutriments au niveau du système. De plus, l'apport en nutriments induit par l'activité de la meiofaune s'est avérée facteur primordial à la reproduction des trois phases de développement du MPB (latence, logarithmique et plateau). Le modèle dont la particularité est l'utilisation d'un ratio C :N interne pour réguler la migration verticale du MPB dans le sédiment a été validé. Les valeurs seuils des rapports C :N ont été estimées de manière empirique, par conséquent des analyses en laboratoire sont requises pour rendre le modèle plus robuste. De plus, la formulation de la production d'EPS doit être améliorée afin de permettre la comparaison entre les simulations et les mesures d'EPS. Par ailleurs, la formulation du développement des bactéries n'a pas pu être validée du fait du manque de mesures pendant les expériences en mésocosmes.

Mots clés : Migration, ratio C : N, biodiffusion, microphytobenthos, système benthique

4.1 Introduction

A large part of the primary production in estuarine systems is sustained by microphytobenthos (MPB) inhabiting a thin layer of the sediment (photic zone) which depth is less than 1mm in muddy substrate (Kromkamp et al., 1998; Serôdio et al., 1997). MPB can be resuspended in the water column and fuels phytoplanktonic primary production (de Jonge and Van Beusekom, 1992) making benthic-pelagic coupling a decisive process in intertidal systems. Consequently, MPB constitutes major contributor to carbon and energy flow within food web in intertidal zones (Kang et al., 2007) and subtidal zones (Kang et al., 2003, 2015).

Sediment type can determine MPB development (Jesus et al., 2009; Ubertini et al., 2015) and composition (Cartaxana et al., 2011). In general, MPB is differentiated as epipsamic, which stayed attached to sand grains, epipelic when motile benthic microalgae can migrate vertically in muddy substrate, and tychoplanktonic which can be benthic and planktonic as well (Barnett et al., 2015; Herlory et al., 2004; Sabbe et al., 2010). It has been reported that epipelic diatoms, which will be denominated with the term MPB in this study, represent the dominant constituent of benthic microautotrophs in muddy flats (Barranguet et al., 1996; Cahoon and Cooke, 1992; Méléder et al., 2007). Daily development of MPB in the sediment is temporally restricted to few hours because it requires light and low tide synchronicity (Guarini et al., 2000). Moreover, the development of MPB in the sediment is characterized by extreme variations of environmental factors. Temperature, which was designated as a major factor influencing benthic microalgae growth (Blanchard et al., 1996; Cartaxana et al., 2015; Rasmussen et al., 1983; Vieira et al., 2013), may reach 34°C in summer during midday emersion in some temperate location (Guarini et al., 1997). MPB has also developed adaptation to highly fluctuating environment including behavioral adaptation such as vertical migration (Consalvey et al., 2004; Perkins et al., 2010) and/or physiological photoprotection to excessive light (Barnett et al., 2015; Cartaxana et al., 2011). Development of benthic diatoms in the sediment is accompanied by production of mucilaginous substances, commonly denominated as EPS or Extracellular Polymeric Substances predominantly composed of carbohydrates (Smith and Underwood, 1998) which was reported to facilitate the migration of cells (Lind et al., 1997; Smith and Underwood, 1998). The EPS also have role in sediment physical properties against sediment erosion (de Brouwer et al., 2006; Underwood and Paterson, 1993). Furthermore, EPS secretion can fuel bacterial compartment (Agogué et al., 2014; Hofmann et al., 2009; Middelburg et al., 2000; Orvain et al., 2014a).

The study of Blackford (2002) analyzed the influence of MPB on the northern Adriatic ecosystem using a modelling approach. The microphytobenthic compartment was formulated based on phytoplanktonic model and was then implemented in a 1D benthic pelagic coupling model. Then, analysis of nutrient cycling in estuary performed by Hochard et al. (2010) integrated a microphytobenthic compartment in their model and again a phytoplanktonic growth model was used to simulate the development of MPB. Pinckney and Zingmark (1993) and Serôdio and Catarino (2000) formulated benthic primary production depending on light and tide. Mariotti and Fagherazzi (2012) described growth of MPB with a logistic formulation dependent on the light, the temperature, and the hydrodynamic disturbances. This non - exhaustive list of MPB models highlights the lack of formulation of the functioning of MPB in estuarine systems. Besides, scarce physiological-processes approach is noticed. The model developed by Guarini et al. (2000) integrating more physiological processes including the vertical migration of MPB in the sediment is a reference model.

A biochemical model of a benthic system (macrofauna, MPB, bacteria and nutrient) was developed by Guizien et al. (2009, 2011) based on the studies of Geider et al. (1998) and Guarini et al. (2000). The modelled system consists of microbial (epipelic diatoms and bacteria) and nutrient compartments (DIN). The model is established using nitrogen and carbon currencies and embraces main physiological aspects of benthic diatoms functioning. The purpose of this study was to test the same biochemical model to simulate the development of MPB and related EPS production in the first centimeter of sediment obtained during a mesocosm experimental approach (Orvain et al., 2003). Sensitivity analysis of the model was also conducted.

4.2 Material and methods

4.2.1 Concept of the model

In their study, Guarini et al. (2000) have developed a model that simulates primary production of epipelic diatoms in intertidal mudflats. The model was developed by taking into account processes which are involved in their functioning including the daily upward migration of microalgae during diurnal phase and the downward migration during immersion and dark phase. However, processes, such as EPS production, interaction with bacteria, were not integrated in the model. Arising from that work, Guizien et al. (2009) proposed an adaptation of the model to dissociate energy and matter flows in the ecosystem. Instead of commonly formulation as in the previously mentioned model, the biogeochemical model used in this study was based on the dissociation of the carbon and the nitrogen assimilation by microphytobenthic cells as adopted in the model of phytoplankton growth developed by Geider et al. (1998). Parameters and equations describing the benthic system were detailed in appendix. Assumption was made consisting of an assimilation of carbon which happens through photosynthesis in the surface of sediment at low tide during sunshine while nitrogen assimilation takes place in dark within the sediment. Consequently, two layers are required to integrate the mentioned processes and the link between them is possible with the vertical migration.



FIGURE 4.1: Conceptualization of the model of a benthic system constituted by MPB, Bacteria and Nutrient in the first centimeter of sediment. MPB is distributed in active (Dpact :N and Dpact :C) Another particularity of the model is the driven factors involved in the vertical migration of MPB. It has been accepted that light and tide constitute important motility parameters of cells migration in the sediment (de Brouwer and Stal, 2001; Perkins, 1960) and that the light is the "zeitgeber" factor (Mitbaukar and Anil, 2004). In our case, the internal ratios of carbon and nitrogen in diatoms cells constitute physiological factor controlling the vertical migration in the sediment. The benthic diatoms accumulate carbon in the surface during photosynthesis until the nitrogen is no longer sufficient to maintain the production in a densely packed biofilm subjected to competition for nutrients (Orvain et al., 2003a). The nutrient stress can be managed by MPB cells by downward migration. Inversely, microalgal cells assimilate nitrogen and respire in the sediment until the carbon is insufficient and move upward at low tide and in the presence of light. The cells mobility and endorhythmic behavior can thus represent strategy developed to fulfill the physiological requirements in carbon and nitrogen alternatively. CO2 is considered as unlimited in the system. Temperature and light are the forcing variables of the model. The dynamics of carbon traduces the energetic flows which represents the energetic carbon used by diatoms for the respiration and for the nitrogen assimilation and the carbon production during photosynthesis. The dynamics of nitrogen corresponds to matter flows between compartments. The model was restricted to the MPB development, related EPS production, and the bacterial production. The concept and processes integrated in the model was shown in the Figure 4.1. Equations and parameters used in this study were summarized in the Appendix 4.6.1 and 4.6.2. The formalism of flux equations are defined as follow: $\varphi X \to Y = A$. This means that A is an additive term of the total differential equation dynamically affecting the variable X negatively and Y positively i.e $\frac{dY}{dt} = +A$ and $\frac{dX}{dt} = -A$. The same forcing variables (temperature and light) as during the experimental investigations were used to test the role of nutrient diffusion in MPB growth. During the experiments, analysis of nutrients contained in the sediment was conducted at the beginning and at the end of the experiments at two depths. It

was noticed that ammonium, nitrite and nitrate concentrations in the second centimeter depth was higher than in the first centimeter depth. Nutrient input that maintains the growth of diatoms in the first centimeter of sediment until the 10th day could arise from below. In their study, Hochard et al. (2010) used diffusion of nutrient from deeper layer to the surface of the sediment in their formulation. Diffusion of nutrient controlled by the gradient of nutrient, known as chemical diffusion, between the deeper layer and the first centimeter of sediment was thus integrated in the model. We used the same Fick's first law, which was already used by Lavery et al. (2001) to take into account the chemical diffusion of nutrients within the sediments.

$$F = D_0 \frac{dC}{dz} \tag{4.1}$$

In this equation, D0 relates to the diffusivity coefficient $(m^{-2} s^{-1})$, C is the nutrient concentration (mole N m^{-3}) and z is the depth (m). We modified the previous equation to integrate correction from porosity and tortuosity of the sediment and the flux of nutrients between the underlying layer (NID_{SED}) and the first centimeter layer (DIN) expressed by the following equation.

$$\varphi NID_{SED} \to DIN = D_0 \frac{\varphi_d}{\theta^2} [NID_{SED}]$$
 (4.2)

In the Eq. 4.2, φ_D designates the sediment porosity while θ^2 represents the turtuosity of the sediment. Both parameters were dimensionless. $[NID_{SED}] (molN m^{-3})$ represents the concentration of nutrient in deeper layer. In their study, Orvain et al. (2003a) did not measure the porosity of the sediment. The porosity and the tortuosity of the sediment were calculated from the formulations of Boudreau (1996) and Chatelain (2010) respectively. In his study, Chatelain (2010) calculated the porosity from the median diameter (d_{50}) of grains constituting the sediment.

$$\varphi_d = \alpha_a \left(1 - \alpha_b tanh \left[\alpha_c ln \frac{d_{50}}{\alpha_d} \right] \right) \tag{4.3}$$

Where $\alpha_{a,b,c,d}$ are the adjustment coefficients (no unit) and d_{50} is the median diameter of sediment grains (mm). The tortuosity of the sediment was treated with the equation proposed by Boudreau (1996) described by the following equation :

$$\theta^2 = 1 - \ln\left(\varphi_d^2\right) \tag{4.4}$$

During the experiment, after macrofauna removal, meiofauna constituted of nematoda and foraminifera were still present in the mesocosm. We made the assumption that bio-diffusion by meiofauna may constitute the additional nutrient input in the sediment. We adopted a simple approach to integrate the bio-diffusion of nutrient due to the presence of meiofauna by multiplying the diffusivity coefficient by a constant.

4.2.2 Initial conditions

Values of microphytobenthic compartments in photic layer and the two EPS compartments were set to zero with the assumption that neither photosynthesis nor EPS production have taken place at the beginning of the experiments. As the silty mud were collected *in situ* and manipulated thereafter, three physiological states of diatoms cells were supposed to be encountered : (I) the algal cells were in the state of carbon excess as after an emersion phase, (II) they were in an intermediate state (C = N) or (III) they were in the state of nitrogen excess as after a buried phase. We ran simulations with the model according to those three initial situations with the same annotation indexes (I, II, and III). The value of ammonium and nitrate recorded at the beginning of the experiment were expressed in the same unit as used in the model (*mole* N m^{-3}) and used as initial values of DIN and DON respectively. As no measurements of bacteria nor POM were conducted during the experiments, values were set to 1 and 5 *mole* N m^{-3} .

4.2.3 Numerical tool : Eco3M

The model developed herein was implemented in the numerical tool Eco3M (Ecological, Mechanistic and Modular Modelling) developed by Baklouti et al. (2006). The code is developed in FORTRAN 90-95 and used Euler explicit method as solving methods. The code is under Cecill License.

4.2.4 Comparison with experimental results and statistical tests

Data used in the present paper comes from the experimental study of Orvain et al. (2003a) and consisted of measurements of Chl a and EPS at the beginning of diurnal emersion and just before diurnal immersion during 10 days. Forcing variables consisted of constant values of temperature and irradiance during the 10 days of experiments. In order to avoid the use of constant value of C :Chl aratio, which has been proved to be temporally variable (de Jonge, 1980), we normalized the modelled microphytobenthic carbon to compare with measured Chl a from the study of Orvain et al. (2003a) which was also normalized. Normalization was also applied to the measured and simulated values of EPS. Normalization were performed with the following equation :

$$Norm_X = \frac{X}{X_f - X_i} \tag{4.5}$$

where X was the measured or the simulated Chl a or EPS. Comparison between simulations and measured EPS LMW then EPS HMW were made to compare EPS composition (measurements) and processes related EPS (simulations). Evaluation of performance of simulations was graphically performed with the QQ-plots. Moreover, Modelling Efficiency (ME) (Allen et al., 2007; Vanclay and Skovsgaard, 1997) which is described by the following equation was also used to evaluate the simulations compared to measurements :

$$ME = 1 - \frac{\sum (Obs_i - Pred_i)^2}{\sum \left(Obs_i - \overline{Obs_i}\right)^2}$$
(4.6)

where Obs_i represents the observations and $Pred_i$ the corresponding predictions of Chl *a* or EPS. $\overline{Obs_i}$ stands for the mean of observed values. A value of the ME equals to 1 represents a good fit between simulations and observations while bad fit is represented by negative of ME.

4.3 Results

4.3.1 Experimental results

The Figure 4.2 represents the daily experimental results from the study of Orvain et al. (2003a) and consisted of measurements conducted at the beginning and at the end of the diurnal exposure in the first centimeter of sediment. The first graph (Figure 4.2A) showed the measurements of Chl *a* conducted in two different mesocosms. Emersion exposure periods (6h) were productive in terms of Chl *a* unlike the 18 h of dark immersion. The temporal variation of MPB growth showed a lag phase that lasted 4 days, followed by a slight increase of the biomass between the day 4 and the day 5. MPB started to increase from the latter day, followed by a significant development of MPB between the day 7 and the day 8 and then stabilized the last 2 days. The second graph (Figure 4.2B) showed the temporal variation of the EPS LMW produced by the MPB during the experimental period. The first three days, any distinct production of EPS LMW was observed. From the day 3, production of EPS LMW was observed during the daytime exposure and net decrease during high tide until the end of the experiments. During the dark emersion, drops of the values of EPS LMW has been recorded since the day 3. The production of the HMW fraction of EPS (Figure 4.2C) remained stable during the first 6 days of experiments. From that time, high increase of EPS HMW production was then observed during the daytime immersion followed by sharp decrease during dark submersion.



FIGURE 4.2: Results of experimental investigations (Orvain et al., 2003a) which consist of measurements of (A) Chl *a*, (B) EPS LMW production, and (C) EPS HMW production in two mesocosms (full and empty points) which represent replicates

4.3.2 MPB dynamics

Simulations were conducted with the model which integrates the chemical diffusion of nutrients and with three initial physiological states of microalgal cells mentioned in the section 4.2. Simulations were represented by continuous lines while measurements were represented by points with dotted lines. The Figure 4.3 showed the modelled temporal variation of the microphytobenthic cells in term of carbon. The three initial states of the microphytobenthic cells at the beginning of the simulation were tested which consisted of an excess of C, an intermediate state (Cinitial = Ninitial), and an excess of N. The letters A, B, and C correspond to the three tested diffusion of nutrient in the system, which were the case of chemical diffusion (A), the case of a biodiffusion 5 times greater than the previous one (B), and the case of a biodiffusion 10 times greater than the chemical diffusion (C).

The 10 days of simulation were characterized by a continuous slight increase of the biomass for the first case (IA) during the 6h light exposure period (low tide). The latter represented the farthest kinetics from observations (points with dotted lines). The two other graphs displayed relevant increase of produced carbon at day 1 and at day 0 for the case IIA and IIIA respectively, followed by continuous slight increase of the carbon produced by diatoms cells. The tendency of the measurements was not reproduced with absence of the three distinct phases during the modelled MPB development subjected to chemical diffusion. The QQ-plots obtained between observed and modelled value for the three cases of chemical diffusion gave dispersed values related to the identity line (Figure 4.4). Besides, statistical analysis performed between observations and simulations



FIGURE 4.3: Simulation of MPB dynamics (lines) in the sediments using carbon as index of biomass. Three initial conditions were tested : (I) cells of epipelic diatoms were in excess of carbon, (II) cells were in an intermediate physiological state, and (III) cells were in excess of nitrogen at the beginning of the experiments. Three differents types of diffusion were also simulated : chemical diffusion (A), bio-diffusion 5 times (B) and 10 times (C) greater than the chemical diffusion. The points represent the measurements of the two temporal dynamics of Chl a from the study of Orvain et al. (2003a). All the values were normalized with the difference between the last and the first value. Gray line represents dark immersion period in the system.



FIGURE 4.4: Q-Q plots between the daily mean of the modelled MPB in the first centimeter and the two measurements of Chl *a* (filled and empty points) following the three tested initial state of MPB (I, II, and III) and the three tested different types of diffusion (A, B, and C)

showed negative values of modeling efficiency (ME) which show bad fit. Simulations of diatoms in term of carbon conducted with biodiffusions 5 and 10 times greater than the chemical diffusion were shown in the Figure 4.3B and the Figure 4.3C respectively and always with the three initial states of the microalgal cells (I, II and III) at the beginning of the simulations. For the cases IIB and IIIB, the dynamics of the carbon in the diatoms cells showed similar patterns with one day delay of the important increase of MPB at the beginning which was followed by continuously increasing growth until day 10 during the exposure period (6h). The difference with the previous results (chemical diffusion IIA and IIIA) was the extent of the daily variation of the produced carbon which was higher with biological induced nutrient input. Moreover, statistical analysis showed low values of ME (0.11 and 0.10) which still demonstrates bad fit (Figure 4.4B). Moreover, the 3-phased dynamics of the observed MPB was not reproduced. The case IB reproduced well the dynamics of the measured Chl a with a distinct lag phase and a logarithmic growth followed by a plateau (Figure 4.3 IB). However, the important increase of modelled carbon occurred at day 4 which was two days earlier compared to measurement. Model evaluation parameters for the case IB also gave a value of ME higher than the case IIB and IIIB. The QQ-plots for the 2nd series of simulations displayed a better fits (Figure 4.4B) compared to those with the chemical diffusion (Figure 4.4A).

The last series of simulations was presented in the (Figure 4.3C). The tendency of the case IC differs from the two others with significant increases at day 2 and day 9 of simulations (Figure 4.3C). Then, the case IIC is the closest to the measured dynamics of MPB (Figure 4.3 IIC). A distinct lag phase was observed until the day 5, from which high increase of the biomass was detected. Moreover, a plateau was reached from the day 8 of simulation. The cases IIIC showed similar patterns as the IIC with a lag phase which lasted three days. Nonetheless, the logarithmic phase took place two days earlier compared to measurements (Figure 4.3 IIIC). The values of the ME for the cases IC and IIIC were low (0.30 and 0.36) compared to the case IIC (0.67) which is the highest ME values of all simulations which was reinforced by the QQ-plots (Figure 4.4C).

4.3.3 EPS dynamics

Modelled EPS production conducted with three MPB initial states (I, II, and III) and three different diffusion extents (A, B, and C) were compared with measurements of EPS (Figure 4.5 and Figure 4.7). Orvain et al. (2003a) associated the production of EPS HMW (measurements) to an overflow related to photosynthesis which dynamics was thus compared to the dynamics of simulated EPS type I (Figure 4.5). Moreover, they stated that EPS LMW production was more associated to MPB migration, which thus compared to EPS type II simulations (Figure 4.7).

The general dynamics of both simulated EPS type I and measured EPS HMW showed an increase of EPS production during light period at low tide. The simulations then showed high



FIGURE 4.5: Normalized values of measured EPS HMW (dotted lines with points) and normalized simulated EPS Type I produced in the system (lines) with the three initial states and the three diffusions tested. Gray line represents dark immersion period in the system.



FIGURE 4.6: Q-Q plots between the daily mean of the modelled EPS Type I in the first centimeter and the two measurements of EPS HMW (filled and empty points) following the three tested initial state of diatoms cells (I, II, and III) and the three tested different types of diffusion (A, B, and C)



FIGURE 4.7: Normalized values of measured EPS LMW (dotted lines with points) and normalized simulated EPS type II produced in the system (lines) with the three initial states and the three diffusions tested. Gray line represents dark immersion period in the system.



FIGURE 4.8: Q-Q plots between the daily mean of the modelled EPS type II in the first centimeter and the two measurements of EPS LMW (filled and empty points) following the three tested initial state of diatoms cells (I, II, and III) and the three tested different types of diffusion (A, B, and C).

decrease associated to hydrolysis processes during immersion. Simulated production of EPS type I was almost constant for the C excess (Figure 4.5IA). Important production of EPS was observed in the case of chemical diffusion with the intermediate (Figure 4.5IIA) and the N excess (Figure 4.5IIIA) state of MPB at the beginning of the simulation followed by slightly increasing and fluctuating production. The Figure 4.5B and Figure 4.5C (2 case of bio-diffusion) showed dynamics of EPS type I characterized by increased production during daytime period, more at day 4 and 5 for the case IB and at the beginning of the simulation for the case IIB and IIIB. High level of EPS type I were observed at day 2 and day 9 for the case IC, at day 1 and day 5 to 8 for the case IIC, and at day 3 and 4 for the case IIIC. Nevertheless, observed EPS (points with dotted lines) showed higher extent of the daily fluctuations of EPS HMW production from the day 7. The maximum values were recorded at the end of the experiments. The QQ-plots showed poor fit of the model to measurement in terms of EPS production (Figure 4.6). The evaluation of the model presented values of ME close to zero in all cases which showed bad fit. The general tendency of both measured EPS LMW and simulated EPS type II was characterized by an increasing patterns and different extents and dynamics of the daily fluctuations (Figure 4.7). Differences on modelled EPS excretion were noticed mainly for three situations : IB, IIC and IIIC. Higher intensity of the modelled EPS type II was examined at day 4, 5, and 3 respectively, which occurred at day 3 with measurements. Graphically, confrontation between modelled and measured normalized values depicted dispersed values from the identity line in all cases (Figure 4.7) confirmed by low values of ME in general (Figure 4.8). Analysis of the dynamics of MPB allowed us to say that the case IIC (intermediate state of the MPB at the beginning of the simulation, and a biodiffusion 10 times greater that the chemical diffusion) was the closest to measurement among all scenarios. Closer look on the functioning of the benthic system will thus be done latter on this case IIC.

4.3.4 Functioning of the benthic system

The functioning of the benthic system was analyzed by focusing on each modelled compartments. The dynamics of the MPB in terms of carbon in the active (A) and inactive layer (B) were represented in the Figure 4.9. Production of MPB in the active layer happened in presence of light and at low tide. A decrease of the MPB in the photic layer was noticed during the half of the day emersion except at day 5, 6 and 7. No production nor reduction of the carbon compartment of MPB were observed during dark immersion. In the aphotic layer of the sediment, the MPB increased also during the half of the daytime period, decreased at the 5th day and decreased when tide raised in the dark. The last graph of the Figure 4.9 showed the temporal fluctuation of the bacterial compartment. From the beginning until the end of the simulation the bacteria in the system roughly showed increasing pattern.



FIGURE 4.9: Modelled temporal dynamics of the MPB in the active layer (A) and in the inactive layer (B) in carbon currency. The third graph (C) showed the temporal dynamics of the bacteria compartment in terms of N. Gray line represents dark immersion period in the system.



FIGURE 4.10: Modelled temporal variation of the MPB in the active layer (A) and in the inactive layer (B). The graph (C) represents the kinetics of the DIN in the systems. All the values were in N currency. Gray line represents dark immersion period in the system.

The concentration of bacteria declined during the 6 hours of emersion with light and raised when tide rose in the dark. The Figure 4.10 described the temporal variations of (A) MPB in the active compartment, (B) MPB in the inactive compartment, and (C) the DIN in the system, all expressed in N currency. During daytime exposure, systematic decrease of the nitrogenous compartment of MPB in the active layer was observed right after daytime exposure until day 4 and between day 8 and 10, followed by an increase of MPB during dark immersion. Since the 5th day of simulations, high level of MPB was modelled in the active layer which value remained high during 3 days then decreased to reach the same order of magnitude as during the 4 first days of simulation. The third curve which represents the DIN kinetics (C) showed similar pattern as the MPB in the active layer. Stepped increase of the MPB in the inactive layer was observed after a slight decrease at the 2nd day (B). Higher increase of MPB was recorded during daytime exposure. Important decline of the MPB in the layer was noticed which happened and lasted at the same period as the high rise of the MPB in the photic zone. Then, high MPB production was observed at the beginning of the immersion at day 7 which is followed by another stepped increase of MPB until the end of simulation. The Figure 4.11 grouped the temporal fluctuation of the two modelled EPS exudations (A and B) produced in the systems. The EPS type I showed dynamics characterized by important production in presence of light at low tide and any production during the other period. Higher production of EPS type I was observed at day 1 and from 5 to 8 day. Higher EPS type II was observed in the system at the end of simulation. The daily fluctuation of the EPS type II indicated an induced production with light and at low tide and an inverse tendency in the other case.



FIGURE 4.11: Temporal dynamics of the two types of EPS : (A) EPS type I and (B) EPS type II in the system. Gray line represents dark immersion period in the system

4.3.5 Sensitivity analysis

The Figure 4.12 represented a sensitivity analysis of two parameters which are the two threshold values (q2CN and q2NC) triggering the downward and the upward migration respectively. We varied about -50% (A), -30% (B), +30% (D), and +50% (E) the value of q2CN (Figure 4.12I) and the q2NC (Figure 4.12II). The results were shown with measured MPB (dotted line and points Figure 4.12C) and chosen simulated MPB as reference which was the intermediate initial state and bio-diffusion 10 times the chemical diffusion (lines Figure 4.12C). Decreasing the value of the q2CN, the threshold value for downward migration, led to an increase of the lag phase occurrence followed by high growth of MPB while increasing the value allowed a sustained increasing biomass of MPB. In both situations of varying q2CN, the logarithmic phase happened earlier than in the reference and measurements : at day 3 for the case of IA, at day 4 for the case of IB, and at day 1 for the two other cases (IC and ID). Decreasing the value of q2NC, the threshold value for upward migration, resulted in a logarithmic phase happening one day and two days before for the case IIA and IIB respectively when compared to the reference. Increasing the value of q2NC led to longer lag phases which lasted 7 days and 8 days for the case IID and IIE respectively.



FIGURE 4.12: Normalized values of Chl *a* (dotted lines with points IC) and simulated MPB in carbon currency (lines) obtained during the sensitivity analysis conducted by varying the q2CN (I) and the q2NC (II) by -50% (A), -30% (B), +30% (D), and +50% (E). The figure (C) represents the reference scenario (dotted lines) and the measurements (points)

4.4 Discussion

4.4.1 MPB dynamics : importance of biodiffusion for nutrient availability

MPB development is controlled by the nutrient availability and fauna can impact nutrient loads in the system that could enhance the primary productivity (Cadée 1993). Low extent of MPB growth was modelled in the system, leading to the absence of the logarithmic phase when nutrient was not resupplied. The diffusion of nutrient from the deeper layer had to be considered to reproduce sustained daily fluctuations of MPB in all cases (Figure 4.3). It has been published that diffusion of nutrients from the sediment to the water column was observed in chamber experimentation (Bolałek et al., 1991) but also in situ (Bolałek and Graca, 1996; Ni Longphuirt et al., 2009; Ospina-Alvarez et al., 2014). The chemical diffusion from deeper layer has thus been tested and displayed different dynamics of MPB when compared to measurements. High variability of the fluxes of ammonia was reported in the study of Bolałek and Graca (1996) (5 to 1434 $\mu mol \text{ NH}_4\text{-N m}^{-2}$). However, the chosen value in this study was close enough to the diffusivity coefficient often used in the literature (ca. $1.9 \ 10^{-9} \ m^2 \ s^1$) (Bolałek and Graca, 1996). During the experimental investigations, meiofauna was still observed in the system which consists of foraminifera and nematodes (Orvain et al., 2003a). The diffusion process appeared to be accentuated by biological activity. It has been reported that nematodes, grazing on bacteria, enhances nitrogen mineralization in the sediment mainly in form of ammonium (Ferris et al., 1998). Moreover, active meiofauna bioturbator may create burrows in the sediment that enhance irrigation of solutes such as ammonium and nitrate (Aller and Aller, 1992). In the case of this analysis, bio-diffusion 10 times greater than chemical diffusion was required to better ameliorate the simulations (Figure 4.3IIC) which displayed the three observed growth phase of MPB in mesocosms: the lag phase, the logarithmic phase, and the stationary phase. The latter represented the property of the system which cannot maintain the same extent of MPB logarithmic growth and which was reflected in nutrient depletion in the system at the same moment (Figure 4.10). The moment when important growth was observed in the modelled system is highly controlled by the threshold value of C :N ratios (q2CN and q2NC) and the state of the MPB (reflected by C :N ratio) at the beginning of the simulation. The model presented herein is developed with the assumption that vertical migration of the MPB cells in the sediment is controlled by the intra-cellular C :N ratio combined with light and tide. Three different simulations performed with three different initial states of cells showed different cases of the moment when important growth was modelled (Figure 4.3I, II, and III). When at the beginning of simulations cells were in excess of carbon (carbon excess due to photosynthesis), a lag phase is noticed before high growth took place in the system (Figure 4.3 IB and IC). This phase can be attributed to N assimilation by cells to balance the C :N ratio of cells which duration varied depending on the extent of nutrient diffusion in the system (Figure 4.3A, B,

and C). In the case of the chemical diffusion, the intra-cellular C :N ratio did not balance enough to trigger high biomass production (logarithmic phase). Moreover, the higher the stock of N in the cells during initialization of the model, the earlier important growth of MPB occurred (Figure 4.3II and III). Substantial MPB growth was thereafter followed by a plateau which again reflected an unbalanced C :N ratios to sustain the growth rate encountered during the logarithmic phase.

4.4.2 EPS composition Vs processes-related EPS production

In this study, EPS production was modelled based on the assumption that the EPS type II represents the migration-related excretion while the EPS type I constitutes the overflow during photosynthesis of diatoms. Special care should be taken when comparing measured data with simulations because the results should be interpreted implicitly (Figure 4.5 and Figure 4.7). In their study, Orvain et al. (2003a) stated that the insoluble EPS (HMW) was more associated with the diatoms and represented an overflow during photosynthesis in nutrient depleted situation. Moreover, several studies have highlighted the processes involved in the EPS production which include photosynthesis (Agogué et al., 2014; Goto et al., 1999; Smith and Underwood, 2000; Staats et al., 2000). Both modelled EPS type I and measured EPS HMW displayed daily fluctuation characterized by secretion during daytime exposure and distinct drop during the dark immersion. Tidal and diel dynamics of EPS were in accordance with study of Agogué et al. (2014). However, important photosynthesis-related EPS were modelled during strong growth whereas high extent of HMW fraction was measured during stationary phase (Figure 4.5). Furthermore, the observed dynamic was not reproduced by the model with all the tested cases of nutrient input in the system which was supported by very bad fit obtained with statistical analysis (Figure 4.6). The HMW fraction measured can thus be produced during different physiological processes than photosynthesis exclusively. Moreover, studies have found higher production of EPS during the stationary phase (Agogué et al., 2014; Orvain et al., 2003a; Staats et al., 1999) which is not integrated in the model. More recently, the extraction protocols were modified (Takahashi et al., 2009) and the colloidal fraction were found glucose-rich probably because of a metabolic route related to photosynthesis that could fit with the description with the type I modelled route of our model. Colloidal EPS fraction were found to have biochemical composition in relation to carbon storage. This fraction was also known to be a carbon source for heterotrophic bacteria (Middelburg et al., 2000; Pierre et al., 2014). Orvain et al. (2003a) described the LMW fraction as remnants of algal cells during movement and that the production should be migration-related. Tidal and diel cycle of EPS production was still observed with measurements and simulations (Figure 4.7). The modelled fraction of EPS related to vertical migration (Type II) exhibited increasing patterns until the last day of simulation while high production of EPS LMW has been measured since day 3. Our hypothesis of EPS produced while cells migrate within the sediment is thus realistic. Analysis of model performances showed bad with the measurements

(Figure 4.8). However, simulations followed the general pattern of measurements mainly for the case IIC which gave the higher values of modelling evaluation coefficients (Figure 4.8, ME = 0.34). The LMW fraction of EPS seems to be related to migration of diatoms cells in the sediment with the reference case (IIC). Serôdio et al. (1997) recorded maintained migratory pattern when darkened, which cannot be maintained during few days without production of EPS associated to cells movement in the sediment. By the same token, Smith and Underwood (1998) has mentioned the hypothesis of migration specific EPS production by epipelic diatoms. "Cells' locomotion requirement" in their study can be associated to C : N ratio modelled in this study and which determined the upward or the downward migration. The recent extraction protocols of bound EPS (with cation resin) revealed highly complex variety of monomers (rhamnose, fucose, galactose ...) and a proportion of protein (uronic acid) attached which provides adhering properties related to particle-diatom relationship like biofilm development and migratory chronoactivity. Ni Longphuirt et al. (2009) suggested a strong link between nitrogen uptake and vertical migration, with a C :N ratio of $5.23 \pm 1.84 \pmod{\text{C/mol N}}$. Pierre et al. (2014) displayed that the increase of carbohydrate in EPS during emersion times could show their implications in adhesive/cohesive properties in the locomotive strategy of MPB which have to migrate back into the sediment at the end of emersion time. The type II seems to better coincide to the bound EPS fraction dynamics observed in Marennes-Oléron mudflats (Orvain et al., 2014a; Pierre et al., 2014).

4.4.3 Functioning of the modelled benthic system

A model of a benthic system which simulates physiological functioning of MPB, concomitant development of bacteria, and fluctuation of nutrient in the first centimeter of sediment was developed in this study. Simulations obtained from the model realistically reproduced the development of MPB measured in the first centimeter of sediment (Figure 4.3IIC). during the laboratory investigations of Orvain et al. (2003a). The model succeeded in reproducing the vertical migration of the epipelic diatoms which follows the periodicity of tide and light as encountered in experiments (Perkins et al., 2010) and also *in-situ* (Blanchard et al., 2001). Simulations of MPB development were characterized by cyclic MPB production during daytime emersion followed by carbon diminution during dark immersion (Figure 4.9A) in the active layer. This highlighted the upward migration of cell at the surface of the sediment to do photosynthesis during daytime exposure. The balance between the two compartments of MPB is traduced by downward migration into the sediment to assimilate nutrient when C : N ratio is unbalanced. The model was set up with the hypothesis that intra-cellular C : N quota determines the vertical migration of epipelic diatoms cells in the sediment together with tide and light. Debate is still open about the factor driving the vertical migration of MPB in the sediment. In their study, Consalvey et al. (2004) recapitulate factors that eventually induce vertical migration of MPB which include endogenous processes, tidal influences, and light effects. Light was shown to be the "zeitgeber" (Mitbarkar and Anil, 2004) of the chronobiologic behavior, and especially the upward migration. Intensity of photosynthesis with autotrophic organisms is mainly controlled by light and nutrient. In intertidal flats, biofilm formation tends to deplete the surface of sediment in nutrient. Kingston (2002) has mentioned that nutrient and carbon gradients at the surface could explain the downward migration of diatoms cells. Moreover, adaptation process by MPB through migration has been proposed by Saburova and Polikarpov (2003) which mentioned decoupling of photosynthesis (at the surface of the sediment) in one hand and nutrient assimilation with cells division in the other hand (in the sediment). Besides, assimilation of nutrient in the aphotic layer was perceptible with the increase of nitrogenous MPB compartment during high tide (Figure 4.10). Thus, the assumption of decoupled photo-assimilation of C at the surface and assimilation of N in the aphotic zone appeared to be realistic and could reflect reality. Adjustment of the intracellular C :N gradient is thus achieved through vertical migration which allowed satisfying benchic microalgae functioning. Choosing C:N cell quota to predict vertical migration of epipelic diatom represents one of the main particularity of this work which in our knowledge has not been applied to benthic system models. The MPB migrates at the surface to photosynthesize during daylight exposure when the carbon stock is insufficient for respiration. When the intra-cellular ratio C : N exceed a threshold, meaning that the nitrogen in the cell is no longer sufficient to maintain the photosynthesis rate, the cell migrate down to the sediment to assimilate nutrient and to respire. When the N :C ratio is unbalanced again with cells that are in excess of N during shiny low tide, the cells migrate back up to the surface. The downward migration is thus mainly driven by N :C ratio of diatoms cells. This assumption may explain the resuspension of MPB in the water column without sediment erosion encountered in the study of Guarini et al. (2008) and what Mariotti and Fagherazzi (2012) designated by chronic detachment. As long as N in the diatoms cells is still enough, MPB continues carbon photoassimilation even during rising tide. Many studies report 3 days of phase lag before a significant growth (Orvain et al., 2003a; Blanchard et al., 2000). This relative constancy must rely on metabolic requirements of benthic diatoms that could be attributed to C : N balance before starting migration behavior and biofilm colonization. Varying the threshold parameters triggering the ascent and descent of diatoms cells in the sediment led to different dynamics of MPB in the system (Figure 4.12). When cells were barely filled in C compared to the reference (q2CN = 3), downward migration took place. This implied frequent assimilations of nitrogen which supports higher growth of MPB. Higher extent of C stock in the MPB cells provoking the migration to the sediment led to a constantly increasing pattern. Lower and higher values of the C : N ratio threshold driving the migration up to the surface (q2NC of reference =0.7) implied earlier and later log phase to happen respectively. This parameter thus determines less or more time for cells to assimilate nutrient before fulfilling the requirement to migrate at the surface of the sediment. The presence of nitrogen in EPS was identified in recent papers (Agogué et al., 2014; Orvain et al., 2014; Pierre et al., 2014). The proteic fraction of EPS is not hydrolyzed like the glucosidic fraction during immersion. In this model, only carbon was considered to be hydrolyzed showing fast drop when tide was arising in the benthic mesocosms (Fig. 4.11). Even if the N content of the type II EPS implied in migration was simulated, this fraction consists of glycoproteins but the carbon secretion was not simulated in the present model. The carbohydrate proteic fraction of each EPS fraction must be simulated in a more complex manner since field studies clearly indicate that colloidal and bound EPS can both have high proportion of proteins as well. Colloidal EPS showed more rapid changes in terms of hourly dynamics compared to bound EPS, suggesting that the type I EPS modelled in this study is more suitable to simulate colloidal EPS. The differenciation of the two types of EPS related to photosynthesis and migration is probably not realistic since the downward migration seems to be accompanied by high secretion of glucose in the colloidal EPS in the field but also to be related to photosynthesis while the potential inhibition of bacterial production was attributed to carbohydrates of bound EPS. The incorporation of the EPS secretion in the model implementation must be improved and better evaluated. Synergic temporal variations of MPB, bacteria, and nutrient was required to obtain the realistic reproduction of MPB growth observed during the experimental investigation of Orvain et al. (2003a). Despite the simple formulation of the bacterial growth and the lack of measurements on bacteria, the model succeeded in maintaining the three phased microphytobenthic dynamics. Moreover, decrease of bacterial biomass during daytime exposure was depicted in the Figure 4.9 while an important increase was observed during dark immersion. Daily fluctuation of bacteria has already been observed during experimental investigation of Agogué et al. (2014) which justify the bacterial compartment representation in this study. Orvain et al. (2014a) have observed negative correlation between bound EPS and bacteria in the sediment during their in situ study. Such findings have been reiterated during experimental investigation of Agogué et al. (2014). The formulation of bacterial development in the model integrated the inhibition effect of EPS on bacterial development. Besides, bacterial loss in marine system has been in part attributed to mortality through viral lysis (Fischer et al., 2003; Glud and Middelboe, 2004; Suttle, 1994; Tsai et al., 2013). In the benthic modelled system, interaction between biological compartments was implicitly reproduced through indirect competition on nutrient. MPB did not rely on nitrate directly in our model which seemed consistent with Decleyre et al. (2015) finding showing negligible completion between bacteria and MPB on nitrate. Indirect competition between the two biological components was thus temporally lagged due to the fact that the DIN compartment is also fueled by bacterial remineralization of nitrate. The use of the term bio-diffusion in this study may be abusive because it encompasses all the biological (meiofauna) induced ammonium inputs such as stimulation of bacterial remineralization and/or intensified diffusion of nutrients. In this study, increase of DIN was observed since the day 5 (Figure 4.10C) when more pronounced biomass of bacteria was modelled (Figure 4.9C). Furthermore, this process can be accentuated by meiofauna organisms as observed in the study of Bonaglia et al. (2014) and may in part justify the factor of 10 used to integrate the meiofauna-induced biodiffusion. Moreover, biodiffusion may also consist of enhancement of nutrient diffusion from deeper layer through bioturbation as already stated earlier.

4.4.4 Use and limits of the model

Chl a is often used as proxy of available food for upper consumers in marine systems. However, this parameter does not reflect the real standing stocks of carbon within autotrophs. Constant conversion is often used between Chl a and carbon. According to de Jonge (1980), using a constant value of C : Chl a ratio may lead to important under/overestimation. Moreover, the ratio C : Chl a and C: N varied temporally (Cloern et al., 1995; de Jonge, 1980). One possible improvement of the model can be the integration of a Chl a compartment in the formulation as conducted by Geider et al. (1998) in the phytoplankton growth model they developed, in a way to facilitate comparison with the commonly measured proxy Chl a. As no measurements of the bacterial compartment were done during the study of Orvain et al. (2003a), further experimental investigations will allow mechanistic formulation of the bacterial compartment which would represent another improvement of the model. Sensitivity analysis conducted on two parameters of the model has shown that the latter was highly sensitive and greatly determine the dynamics of MPB in the 1st cm of sediment. Further investigations of the fate of C : N ratios in epipelic diatoms cells and the empirically estimated C : N threshold driving the vertical migration are required to make the model more robust. The values of internal C : N ratios as a threshold to provoke migration must also be related to nutrient supply (Flynn 1990) and internal C: N ratio of benthic diatoms that were estimated to 5.23 in the study by Ni Longphuirt et al. (2009). These authors inferred that the elevated nitrogen levels found in intertidal sediments can result in a lower C :N ratio than found in phytoplankton. This could be related to the low threshold value of 3 that we found though this sensitivity analysis, the benthic diatoms leaving the saturated photic surface layer when the C :N reach lower values than this limit.

4.5 Conclusion

A pre-existing model (Guizien et al., 2009) was modified to reproduce the dynamic of MPB in the first centimeter of sediment obtained during experimental analysis of Orvain et al (2003a). The model succeeded in reproducing the three phased development of MPB in the sediment (lag, exponential growth and the plateau phases). In addition, our results highlighted that the dynamics of the MPB was controlled by nutrient availability in agreement with several studies on the subject. Moreover, biological induced nutrient input by fauna was a prime factor to obtain good adjustments between simulations and observations. Moreover, the particularity of the model using C :N ratio as another factor triggering the vertical migration of MPB in the sediment was validated in this study. However, the formulation of EPS excretion in the model could be ameliorated. Furthermore, the formulation of the bacterial development was not validated due to absence of measurements.

4.6 Appendix

4.6.1 Appendix 1

The model contains 9 state variables. Flows in the system are represented by arrows. External flows from the system are represented by doted arrows. Photosynthesis of benthic microalgae takes place in few mm of the sediment (the photic layer) while nitrogen assimilation and respiration happen in the sediment. We thus modeled the MPB compartments by integrating an active (Dpact) and an inactive (Dp) layer as represented in the Fig. 4.1 in terms of nitrogen and carbon. Photosynthesis takes place at low tide and in the presence of light. Several studies have shown the ability of MPB to migrate down to the sediment to avoid impact of the excessive light on MPB development (Barnet et al., 2015; Cartaxana et al., 2011; Mouget et al., 2008; Perkins et al., 2010). In absence of photo-inhibition, the same hyperbolic tangent formulation of Jassby and Platt (1976), used in the study of Guarini et al. (2000), is adopted to describe the light effect on MPB development.

$$L_L = tanh\left(\frac{E_{PAR}}{K_{PAR}}\right) \tag{4.7}$$

Where K_{PAR} represents the light saturating constant $(W \ m^{-2})$ and E_{PAR} corresponds to the light intensity $(W \ m^{-2})$. Furthermore, it has been proved that temperature influences the development of MPB (Blanchard et al., 1996; Cartaxana et al., 2015). To that end, the same exponential formulation between optimal temperature $(T_{opt}, \ ^{\circ}C)$, lethal temperature $(T_{max}, \ ^{\circ}C)$ and the curvature parameter $(\beta, \text{ no unit})$ used in the study of Guarini et al. (2000) was used in this study.

$$L_T = \left(\frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{opt}}\right)^{\beta} e^{\left(-\beta \left(\frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{opt}} - 1\right)\right)}$$
(4.8)

Photosynthesis is described as an energetic carbon assimilation by epipelic diatom cells in presence of light and at low tide. The process can be attributed to production of sugar by active benchic diatoms. Light and temperature-limited photosynthesis of benchic diatoms follows the Michaelis Menten formulation and is described by the following equation :

$$\varphi CO_2 \to Dp_{act} : C = P_{max} \frac{[Dp_{act} : N]}{[Dp_{act} : N] + K_1} L_L L_T$$

$$\tag{4.9}$$

In this equation, P_{max} is the maximum photosynthetic rate (s^{-1}) , K_1 is the half saturating constant of biomass with N limiting the photosynthesis $(mol \ N \ m^{-3})$ and [Dpact : N] is the concentration of cellular microphytobenthic nitrogen $(mol \ N \ m^{-3})$. Smith and Underwood (1998) in their study have stated that the photosynthesis was related to EPS production by benthic microalgae. Simplification was made in our study by considering the production of EPS type I as an overflow of carbon assimilated by microalgal cells during photosynthesis which corresponds to a part of what was photosynthesized at a constant proportion γ_P .

$$\varphi CO_2 \to DOC = \gamma_p \varphi CO_2 \to Dp_{act} : C \tag{4.10}$$

The microphytobenthic cells accumulate carbon during photosynthesis at low tide during sunshine. When the carbon stock is in excess, which is traduced by the ratio between [Dpact :C] and [Dpact :N] exceeding a threshold value (q2CN), the MPB migrates downward to the sediment to assimilate nitrogen.

$$\varphi Dp_{act} : x \to D_p : x = (p_{mig}) \frac{\upsilon}{2} \left[1 + tanh\left(\frac{\frac{[Dp_{act}:C]}{[Dp_{act}:N]} - q2CN}{\delta_{2CN}}\right) \right] [Dp_{act} : x]$$
(4.11)

In this equation, x denotes the carbon or nitrogen fraction of MPB. p_{mig} is the proportion of exudation required for the vertical migration (no unit). q2CN represents the intra-cellular C/N quota threshold (no unit) and the δ_{2CN} designates the slope of the sensitivity curve (no unit). ν is the maximal migration rate. When diatoms migrate down to the sediment, the EPS type I produced during photosynthesis (Eq. 4.1) remains at the surface of the sediment. At high tide, resuspension and/or hydrolysis of the EPS type I takes place at a constant rate (μ_{res} , s^{-1}).

$$\varphi DOC \to Y = \mu_{res} \left[DOC \right] \tag{4.12}$$

The second type of EPS corresponds to exudation of glycoproteic substances which is associated to vertical migration of cells in the sediment, represented in the Fig. 4.1 as EPS type II, and which flow is described by the following equation expressed in terms of nitrogen.

$$\varphi Dp_{act} : N \to DON = \frac{\alpha}{1 - \alpha} \varphi Dp_{act} : N \to D_p : N$$
(4.13)

Where $\alpha/(1 - \alpha)$ corresponds to the proportion of excreted EPS Type II. We also made the assumption that the downward migration of MPB takes place when the carbon in the cells is three times greater than the nitrogen. Benthic microalgal cells thus migrate down in the sediment to assimilate nitrogen and continue DIN assimilation until carbon stock is no longer sufficient. The following equation describes synthesis of protein from the dissolved inorganic nitrogen by benthic diatoms. The rate of nitrogen assimilation is described by a Michaelis Menten relationship and depends on the stock of DIN and the temperature.

$$\varphi DIN \to D_p : N = \alpha \frac{[NID]}{[NID] + K_N} \frac{[D_p : C]}{[D_p : C] + K_C} L_T$$

$$(4.14)$$

Where α stands for the maximum DIN assimilation rate (s^{-1}) , K_N and K_C are the half saturation constant of nitrogen and carbon assimilation (mol N and C m⁻³). In the model, we attributed the respiration of diatoms in the sediment as an energetic cost of DIN assimilation.

$$\varphi D_p: C \to CO_2 = \gamma \varphi NID \to D_p: N \tag{4.15}$$

When the internal N/C quota of diatom cells is lower than a threshold (q2NC) and the tide is low during sunshine, diatoms can migrate up to the surface.

$$\varphi Dp: x \to Dp_{act}: x = (1 - \alpha) \frac{v}{2} \left[1 + tanh\left(\frac{\frac{[Dp:N]}{[Dp:C]} - qNC}{\delta_{2CN}}\right) \right] [Dp:x]$$
(4.16)

In the Eq. 4.16, x denotes the carbon or the nitrogen fraction of diatoms while $1 - \alpha$ (no unit) stands for the proportion of exudation required for the upward migration. Proportion of exudation (no unit) required for the migration. The intra-cellular N/C quota threshold is expressed by q2NC. Upward migration is also accompanied by glycoproteic exudation by diatoms.

$$\varphi D_p : N \to DON = \varphi D_p : N \to Dp_{act} : N \tag{4.17}$$

The bacterial compartment is illustrated by the box of bacteria in the Fig. 4.1. Development of bacteria is traduced by assimilation of dissolved organic nitrogen (DON) and described in the model with a Michaelis Menten equation. Furthermore, Pierre et al. (2011) have stated that inhibition process limiting the development of bacteria could be associated to the negative effect of EPS type I on bacterial division. We thus integrated in the following equation the negative effect of EPS type I on bacterial growth which flow also depends on the temperature.

$$\varphi DON \to Bact : N = \alpha_3 \frac{[NOD]}{[NOD] + K_b} e^{-\beta_3 [COD] L_T}$$
(4.18)

 α_3 represents the maximum bacterial nitrogen assimilation rate (s^{-1}) . K_b is half saturation constant of bacterial assimilation (mol N m³). β_3 corresponds to the EPS type I inhibition factor (no unit). The following equation traduces the bacterial enzymatic activity transforming particulate organic matter (POM) into dissolved organic nitrogen (DON) and then into dissolve inorganic nitrogen (DIN).

$$\varphi POM \to NID = \alpha_{rem} \left[Bact : N \right] e^{(0.045(T - T_{opt}))}$$

$$\tag{4.19}$$

Where α_{rem} is the remineralization rate through bacterial enzymatic activity (s^{-1}) and [Bact:N] is the bacterial concentration (mol N m⁻³). Bacterial mortality is considered in the model as due to viral lysis at a constant rate (α_4) .

$$\varphi Bact: N \to DON = \alpha_4 \left[Bact: N \right] \tag{4.20}$$

The particulate organic matter (POM) compartment is mainly constituted by detritus. Loss of benchic diatoms is mainly due to natural mortality at a constant rate (μ_{MPB}), which fuels the POM compartment.

$$\varphi D_p : x \to MOP = \mu_{MPB} \left[D_p : x \right] \tag{4.21}$$

4.6.2 Appendix 2

Parameters	Description	Values	Units
K_{PAR}	Light saturating constant	100	${\rm W}~{\rm m}^{-2}$
T_{max}	Lethal temperature	30	$^{\circ}$ C
T_{opt}	Optimal temperature	18	$^{\circ}$ C
β	Curvature parameter	2	no unit
P_{max}	Maximum photosynthetic rate	$120.3 \ 10^{-5}$	s^{-1}
K_1	Half saturating constant of biomass	1	mol N m $^{-3}$
γ_p	Proportion of carbon stored as sugar	0.05	
P_{mig}	Proportion of exudation required for migration	0.95	
q2CN	Intra-cellular C/N quota threshold	3	no unit
δ_{2CN}	Slope of the sensitivity curve	0.1	no unit
q2NC	Intra-cellular N/C quota threshold	1.7	no unit
α	Maximum nitrogen assimilation rate	10^{-4}	s^{-1}
K_N	Half saturation constant of nitrogen assimilation	0.5	mol N m $^{-3}$
K_C	Half saturation constant of carbon assimilation	10	mol C m $^{-3}$
$lpha_3$	Maximum bacterial nitrogen assimilation rate	$4.8 \ 10^{-5}$	s^{-1}
K_b	Half saturation constant of N assimilation by bacteria	0.01	mol N m $^{-3}$
eta_3	EPS bound inhibition factor	0.001	no unit
$lpha_{rem}$	Remineralization rate by bacterial activity	$4.63 \ 10^{-7}$	s^{-1}
$lpha_4$	Bacterial mortality rate by viral lysis	11	%
μ_{MPB}	Natural mortality rate of MPB	$3 \ 10^{-9}$	s^{-1}
μ_{res}	Resuspension rate of the EPS type I	$8 \ 10^{-4}$	s^{-1}
D0	Coefficient of diffusivity	$1.4 \ 10^{-9}$	$\mathrm{m}^{-2}~\mathrm{s}^{-1}$
$lpha_a$	Adjustment coefficient	0.6	no unit
$lpha_b$	Adjustment coefficient	0.5	no unit
$lpha_c$	Adjustment coefficient	0.5	no unit
$lpha_d$	Adjustment coefficient	0.06	no unit

TABLE 4.1: Parameters used in the model



5.1 Processus biogéochimiques et interactions trophiques/non-trophiques

La dynamique des écosystèmes estuariens est caractérisée par une complexité d'interactions entre les facteurs abiotiques et les facteurs biotiques. Beaucoup d'indicateurs biologiques, physiques et chimiques ont été développés afin de caractériser la structure et le fonctionnement de ces écosystèmes (Pinto et al., 2005, Rombouts et al., 2013). Par rapport aux zones du large, la faible profondeur des zones estuariennes accentue la connexion entre le domaine benthique et le domaine pélagique (Porter et al., 2010). Le fonctionnement trophique constitue un parfait exemple de ce couplage benthos-pelagos en estuaire. Il existe une littérature très abondante traitant des interactions trophiques dans le domaine estuarien (voir chapitre 1). La compréhension de ces interactions complexes a été accentuée notamment avec le développement de techniques de mesure de plus en plus précises telle que l'utilisation des isotopes stables (Fry, 2006) ou des acides gras (Méziane et al., 1997, Braeckman et al. 2012). L'utilisation de marqueurs trophiques a permis de mettre en évidence deux aspects distincts des relations trophiques qui peuvent exister entre les compartiments pélagiques et benthiques en milieu estuarien (Dubois et al., 2007; Gaudron et al., 2016; Herman et al. 2000; Marin-Leal et al., 2008). Le premier aspect est le couplage pelagos-benthos qui correspond au processus de biodéposition du phytoplancton et de son incorporation dans le pool de matière organique du sédiment le rendant ainsi disponible pour la faune benthique déposivore. Le second aspect est couplage benthos-pelagos qui correspond au flux de matière organique (d'origine microphytobenthique) par érosion et la modulation de ce flux impliquant une plasticité trophique qui a été largement mis en évidence par l'étude de l'écologie trophique de différentes espèces de filtreurs suspensivores telles que l'huître (Lefebvre et al., 2009a, Grangeré et al., 2012) ou la coque (Sauriau et Kang, 2000, Varin, 2014) ainsi que les interactions au sein des assemblages multi-spécifiques composés de plusieurs filtreurs (Herman et al., 2000). Ces études ont mis en évidence que le régime trophique de ces espèces est soutenu en partie par le compartiment benthique notamment par la mise à disposition du microphytobenthos (MPB) dans la colonne d'eau et même dans les écosystèmes adjacents après exportation par voie physique et/ou par voie biologique/trophique. En effet, de nombreuses espèces de l'ichthyofaune prélèvent la biomasse microphytobenthique ou des consommateurs de cette production primaire au cours de leur cycle de vie et l'exporte dans les écosystèmes adjacents qu'ils soient côtiers et même parfois océaniques (Kang et al., 2015). Par ailleurs, l'intensité du couplage entre les deux compartiments est très variable en fonction des écosystèmes, des facteurs hydrodynamiques, morphosédimentaires, de la communauté benthique et des apports par les bassins versants (qualité de l'eau). Gaudron et al. (2016) ont comparé le régime alimentaire d'un déposivore strict (Arenicola marina) et d'un suspensivore strict (Crassostrea gigas) afin de caractériser le couplage benthos vs. pelagos de différents écosystèmes côtiers. Dans la littérature, ce couplage trophique benthos vs. pelagos est très largement documenté (e.g. Herman et al., 2000; Cloern, 2001; Lefebvre et al., 2009a; Gaudron et al., 2016; Grangeré et al., 2012) parce qu'il constitue un processus clé du

fonctionnement des réseaux trophiques en estuaire.

Au sein des écosystèmes estuariens, il existe une très forte interaction entre les différentes composantes benthiques (processus hydrosédimentaires, activité de la faune, production microphytobenthique et biogéochimie des sédiments). Des modifications de l'une de ces composantes se traduisent rapidement par une réponse des autres en effet de cascades écologiques, non seulement à petite échelle (apparition de nombreuses micro-hétérogénéités) mais aussi à une échelle plus globale (interactions avec les habitats adjacents). Les mollusques filtreurs constituent des espèces dominantes dans de nombreux écosystèmes estuariens exploités. En terme d'interactions trophiques, ils peuvent notamment exercer un contrôle (« top-down ») sur la disponibilité des ressources en estuaires (Grangeré et al., 2010). Cependant, les interactions non trophiques de ces filtreurs peuvent également impacter le fonctionnement des écosystèmes estuariens, ces espèces étant bien connues pour être des ingénieurs d'écosystèmes. Largement moins documentée que les interactions trophiques, l'impact de ce deuxième type de relation n'est cependant pas négligeable en milieu estuarien (Reise, 2002, van de Koppel et al., 2012). La présence d'une espèce peut changer la nature complexe de son habitat ainsi que la quantité de matière organique disponible ce qui induit une modification de l'ensemble du fonctionnement de l'écosystème. La biodéposition représente l'un des principaux mécanismes non trophiques générés par les bivalves suspensivores. En effet, au niveau des parcs à huître, la biodéposition de matières relative à l'activité de filtration entraine une augmentation des matières organiques au niveau du sédiment (Bouchet et Sauriau, 2008; Donadi et al., 2015). La sédimentation de ces biodépôts peut à la fois modifier (1) les propriétés physiques du fond par accumulation des matières, (2) les propriétés chimiques engendrées par la reminéralisation de ces matières (Barranguet et al., 1994) favorisant la production microphytobenthique et (3) la biomasse ainsi que la composition des communautés benthiques au niveau des zones de culture (Dubois et al., 2007, Orvain et al. 2012, Ubertini et al., 2012). L'ingénierie d'écosystème peut également entrainer des interactions multispécifiques. Toupoint et al. (2016) ont mis en évidence que l'atténuation des courant tidaux dans des sites envasés associée à la biodéposition des moules (Mytilus edulis) peut accentuer les taux de recrutement larvaire des coques (Cerastoderma edule). La bioturbation constitue également un mécanisme qui entraîne une modification de l'habitat (remaniement sédimentaire, bioconstruction, ...) qui se traduit également par des changements des propriétés physiques, chimiques et biologiques du sédiment (Donadi et al., 2014; Jones et Frid, 2009; Ubertini, 2012). Ces différents résultats démontrent l'importance des processus liés aux ingénieurs d'écosystèmes sur le fonctionnement des estuaires à une échelle globale (Donadi et al., 2014).
Dans notre site d'étude la Baie des Veys, de nombreuses études analysent à la fois les interactions trophiques et non trophiques. Grangeré (2009) a développé un approche en modélisation analysant le fonctionnement trophique de l'huître creuse au niveau de la baie. Lors de ce travail, il a été mis en évidence que la variabilité spatiale et temporelle des facteurs environnementaux (hydrodynamisme, nutriments, phytoplancton et température) détermine la croissance des huîtres au niveau de la baie. Par ailleurs, le développement d'un modèle spatialisé en 2 dimensions (Grangeré et al., 2010) ainsi que la réalisation de cartographies dans la colonne d'eau (Ubertini et al., 2012) ont montré un contrôle local exercé par les huîtres en culture sur la disponibilité alimentaire des microalgues en suspension (i.e. phytoplancton et microphytobenthos resuspendu) dans la baie. La coque commune a été analysée comme étant l'espèce bioturbatrice dominante (Orvain et al., 2014c; Ubertini, 2012) qui joue un rôle prépondérant dans la disponibilité du MPB comme ressource alimentaire pour les filtreurs en Baie des Veys. Une corrélation spatiale entre ressources trophiques microphytobenthique et consommateurs primaires a également été observée en baie de Veys (Orvain et al., 2014c). Ces différentes études ont mis en évidence que l'huître et la coque représentent les espèces cultivées et sauvages dominantes au niveau du système et que les interactions à la fois trophiques et non trophiques qu'elles génèrent sont d'une grande importance pour le bon fonctionnement de la baie. Il a également été mis en évidence que le phytoplancton et le MPB représentent les deux sources trophiques principales pour ces bivalves filtreurs (Lefebvre et al., 2009b; Varin, 2014).

5.2 Modélisation des interactions trophiques et non-trophiques

L'approche OEM (Observations - Expérimentations - Modélisation) a été largement utilisée pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes marins. Le modèle dynamique NPZD (Nutriments-Phytoplancton-Zooplancton et Détritus) développé par Fasham et al. (1999) représente l'un des modèles les plus repris dans les analyses du milieu marin (Cugier et al., 2005; Fennel et al., 2006; Heinle et Slawig, 2013; Joyita et al., 2015). Dans le cadre d'une étude précédente, un modèle écologique du même type a été intégré dans un modèle hydrosédimentaire développé en Baie des Veys (Grangeré, 2009). Ce modèle écologique correspondait à un couplage entre un modèle de type NPZD développé par Cugier et al. (2005) et un modèle écophysiologique de l'huître creuse de type DEB développé par Pouvreau et al. (2006) (Figure 5.1).

Dans cette précédente étude, l'analyse a été menée sur un seul consommateur : l'huître creuse qui est l'espèce dominant la biomasse et une seule source alimentaire : le phytoplancton. Bien que cette ressource domine le régime alimentaire des huîtres dans cet écosystème (54% en moyenne), la contribution des autres sources (microphytobenthos, matière organique d'origine terrestre, débris de macroalgue) n'est pas négligeable. Par exemple, la contribution du MPB peut même atteindre 36% à certaines périodes de l'année (Grangeré, 2009). D'une manière plus générale, dans la littérature les modèles écophysiologiques développés pour les bivalves ne prennent en considération que le phytoplancton comme source de nourriture, soit en utilisant des mesures de chlorophylle *a* (Pouvreau et al., 2006; van der Veer et al., 2006; Wijsman et Smaal, 2011) ou des flores phytoplanctoniques (Bourlès et al., 2009, Picoche et al., 2015). Ainsi, malgré l'importance du MPB et sa consommation par les filtreurs, il est rarement pris en compte dans les modèles écologiques.



FIGURE 5.1: Schéma récapitulatif du fonctionnement du système estuarien de la baie des Veys modélisé dans les travaux de Grangeré (2009)

Par ailleurs, l'importance de la coque sur le fonctionnement du système nécessite sa prise en compte dans le modèle. Des études récentes effectuées en Baie des Veys (Orvain, 2013; Ubertini, 2012; Varin, 2014) ainsi que les suivis menés sur plusieurs années (projet TROPHECO et GECO GECO) nous ont permis d'analyser et de modéliser ces compartiments et les processus associés qui manquent au modèle d'écosystème précédemment développé en baie des Veys. Deux types d'interactions (trophiques et non trophiques) ont ainsi été considérées dans la présente étude. La finalité de ce travail de thèse a été de modéliser ces deux types d'interactions entre les producteurs primaires microphytobenthiques et la coque commune au sein de l'écosystème estuarien de la Baie des Veys. Le schéma conceptuel sur lequel s'est basé ce travail est représenté sur la Figure 5.2.

5.3 Ressources trophiques de la coque

La première partie de ce travail de thèse a permis de mettre en évidence que tout comme cela avait été précédemment montré pour l'huître (Grangeré, 2009), la dynamique des ressources trophiques impacte significativement la croissance des coques en Baie des Veys. En effet, le phytoplancton comme seule ressource trophique n'était pas suffisant pour obtenir une simulation satisfaisante du poids et de la longueur des cohortes juvéniles et adultes de coques. Par ailleurs, la croissance de ce bivalve filtreur s'étale entre le printemps et l'été pendant la période 2012-2013 selon les résultats du modèle, ce qui ne coïncide pas complètement avec la dynamique temporelle observée du phytoplancton. L'analyse qualitative effectuée dans cette étude corrobore les analyses isotopiques menées en Baie des Veys qui ont mis en évidence une consommation de ces deux ressources alimentaires par la coque (Lefebvre et al., 2009b, Varin, 2014). Nos résultats montrent la nécessité de prendre en compte la diversité alimentaire afin de bien modéliser la croissance de la coque.



FIGURE 5.2: Schéma conceptuel de l'approche utilisée dans cette thèse

Une méthode très simple, mais qui demeure empirique, a été appliquée pour déterminer la constante de demi-saturation (X_k) qui est le paramètre le plus empirique du modèle DEB. Dans la littérature, pour une espèce donnée, ce paramètre est le seul à être variable entre les sites et entre les années et de ce fait il est généralement librement ajusté dans le but d'obtenir la meilleure simulation possible du poids et/ou de la longueur des espèces étudiées. Cette procédure explique que l'utilisation d'une ressource alimentaire imprécise (phytoplancton seul par exemple) peut conduire à une simulation correcte même si dans la réalité d'autres sources de nourriture influencent significativement la croissance des organismes. Un autre facteur écologique qui peut influencer la filtration des coques est la turbidité de l'eau. Dans leur étude sur la croissance des coques dans l'Oosterschelde, Wijsman et Smaal (2011) ont dû prendre en compte l'effet de la turbidité afin de simuler correctement la croissance. Cependant, celle-ci étant considérée comme faible en Baie des Veys (Nedelec et al., 2015), la formulation intégrant l'effet de la turbidité n'a pas été utilisée dans cette étude. Par ailleurs, pour le cas de substrat sablo-vaseux comme dans notre zone d'étude, seule la couche bioturbée est érodée à chaque marée (érosion chronique de type 0) et non pas le lit sédimentaire (érosion en masse, type I,II), ce qui justifie de ne pas prendre en considération l'effet de la turbidité sur la filtration. De plus, un enfouissement de la coque a aussi été observé pendant les expériences en laboratoire à de très fortes vitesses du courant (Ubertini, 2012), c'est-à-dire lorsque le sédiment est massivement remis en suspension. La diversité alimentaire de la coque a été estimée dans cette partie. La méthode utilisée a eu recours à des mesures de phytoplancton dont la pertinence est discutable. En effet, ces mesures ont été faites en dehors de la baie et ne reflètent pas forcément la disponibilité du phytoplancton

à l'intérieur de la baie et plus particulièrement au niveau de la zone des coques situées en fond de baie. Des mesures réalisées au niveau de la zone de développement des coques réduiraient largement l'incertitude. Cependant, comme il a été mentionné précédemment, le fort couplage benthos pelagos induirait quand même une incertitude supplémentaire due à la fois à la remise en suspension du MPB et à sa consommation directe par la coque. De ce fait, des mesures réalisées dans la colonne d'eau au niveau des sites colonisés par les coques sous-estimeraient toujours la nourriture réellement disponible. De plus, la compétition intra et interspécifique avec les autres consommateurs risque également de biaiser les mesures. Dans la deuxième partie de cette thèse (Chapitre 3), une relation de filtration de la coque obtenue à partir du modèle de Rueda et al. (2005), a été utilisée afin de corriger la quantité totale de MPB resuspendu dans l'eau, ce qui a permis de prendre en compte cette consommation directe. A défaut d'expériences en laboratoire, cette même relation pourrait être utilisée pour ajuster les mesures qui seraient réalisées au sein de la baie.

5.4 Remise en suspension du microphytobenthos

La faune benthique intervient de manière significative dans le couplage benthos-pelagos. De nombreux mécanismes actifs et passifs crées par des organismes benthiques induisent un lien entre le fond et la colonne d'eau. Ce lien est souvent maintenu par des espèces ingénieures qui utilisent leur structure (par exemple les coquilles) ou des processus fonctionnels (par exemple la filtration) pour favoriser les nombreux flux de matières entre les deux compartiments. L'intensité de la bioturbation de la faune et des forçages hydrodynamiques détermine la prépondérance de la déposition des matières en suspension dans l'eau (tels que le phytoplancton lors des blooms printaniers) ou de l'érosion sédimentaire et/ou de la remise en suspension de matières dans la colonne d'eau. Dans cette étude, une formalisation du couplage benthos-pelagos a été menée en intégrant l'effet de la bioturbation de la coque dans l'érosion de la couche de surface et du MPB associé. Cette approche montre l'importance des interactions non trophiques (entre la coque, le sédiment et les forçages hydrodynamiques) dans le processus de la mise à disposition du MPB comme ressources trophiques pour les bivalves filtreurs. La deuxième partie de cette thèse a permis de démontrer à nouveau que la biomasse de coque détermine l'intensité des flux de remise en suspension du MPB qui sont d'autant plus importants pour le cas des coques adultes. Le processus de remise en suspension est attribuable à un changement du régime hydrique dû à la modification de la rugosité au niveau de l'interface eau-sédiment par la présence des coques (Fernandes et al., 2007) et l'activité de filtration générant des turbulences (Jonsson et al. 2005). En effet, les coquilles des bivalves forment des irrégularités au niveau de la surface qui accentuent le mélange turbulent au-dessus du sédiment et qui peuvent constituer des points d'initiation de l'érosion sédimentaire. Par ailleurs, la bioturbation des coques aboutit à la formation d'une couche bioturbée à la surface du sédiment qui est facilement érodable sous des forçages hydrodynamiques tidaux (érosion de Type 0). Le MPB dont le développement s'effectue sur une mince couche photique (de quelques mm) du sédiment se trouve de ce fait mélangé à cette couche bioturbée et exporté à chaque marée haute. Une formalisation de ces activités bioturbatrices de la coque a été développée et validée au niveau de la Baie des Veys. La coque peut être considérée comme un biodiffuseur selon la classification de Kristensen et al. (2012) dont l'action de remaniement sédimentaire se produit à la surface du sédiment et sur une courte distance, mais qui est d'une grande importance pour la disponibilité du MPB comme ressources alimentaires tant pour sa propre consommation que pour les autres filtreurs. Le modèle de remise en suspension du MPB sous l'effet de la bioturbation des coques reste valable au niveau des sites où la coque est l'espèce sauvage dominante en termes de biomasse. Le modèle ne sera plus adapté en cas de changement de communauté. Ce problème peut être amélioré en utilisant une approche par groupe fonctionnel basée sur des fonctions de bioturbation. L'intérêt de cette approche est qu'elle prend implicitement en compte la fonction trophique des espèces. Les études d'érosion menées sur un déposivore strict comme Peringia ulvae (Orvain et al., 2003b), sur un déposivore suspensivore Scrobicularia plana (Orvain, 2005) et sur un suspensivore strict Cerastoderma edule (cette étude) montrent une différence d'intensité de bioturbation mais cependant l'érosion de la couche bioturbée peut être transcrite par la même relation de Partheniades utilisée par Orvain et al. (2003b). Partant de ces trois types, on peut de ce fait regrouper des espèces ayant des effets bioturbateurs similaires. Ainsi, une analyse plus étendue des relations non trophiques exercées par plusieurs bioturbateurs peut être appréhendée. De nouveaux groupes fonctionnels vis-à-vis des impacts sur l'érodabilité doivent encore être intégrés. En effet, selon notre analyse de sensibilité du modèle d'érosion, le rôle potentiellement biostabilisateur du spionidé (Pygospio elegans) a été obtenu à de très fortes abondances. En effet, une corrélation entre une stabilisation sédimentaire et la dominance de cette même espèce a été répertoriée (Defew et al., 2002). L'interaction entre ces spionidés et les coques dans les écosystèmes estuariens est déjà connue (Bolam et Fernandes, 2003) mais notre étude soulève la question de l'existence d'un lien plus fort avec des interactions bénéfiques bilatérales entre les 2 espèces, l'une stabilisant l'habitat sédimentaire (le spionidé) alors que la deuxième stimule la production primaire microphytobenthique, tout en facilitant l'érosion de surface (la coque) pour faciliter l'accès de cette ressource trophique. Il est donc important de mener de nouvelles études sur l'effet compensateur et synergique entre les deux types d'impact (biostabilisation/biodestabilisation) au niveau du sédiment.

5.5 Développement du microphytobenthos

Il a été largement démontré que le MPB intervient dans la forte productivité rencontrée au niveau des écosystèmes estuariens (Cahoon et Cooke, 1992; Underwood et Kromkamp, 1999). Malgré la mince épaisseur de la zone photique au niveau du sédiment, une importante production primaire

soutenue par cette communauté microphytobenthique est classiquement observée (Guarini et al., 2000). Cependant, un manque relatif de modèles simulant le développement du MPB (croissance, photosynthèse...) dans le sédiment existe, ce qui a conduit certains auteurs à utiliser des formulations non adaptées pour intégrer le MPB dans leur analyse (Hochard et al., 2010). Dans cette thèse, un modèle de fonctionnement d'un système benthique composé de MPB, de bactéries et de nutriments (Guizien et al., 2011) a été modifié afin de reproduire les résultats expérimentaux de croissance microphytobenthique obtenus en mésocosme tidal pendant l'étude de Orvain et al. (2003a). Le modèle intègre des processus physiologiques du développement des diatomées benthiques dans le sédiment. Une originalité dans la formulation du modèle est qu'en plus de la lumière et de la marée, le quota intracellulaire (C:N) représente un facteur clé de la migration verticale des cellules comme suggéré dans la littérature (Ni Longphuirt et al., 2007). Cette migration s'accompagne de production de substances extracellulaires (EPS) auxquelles sont attribuées le rôle de stabilisation du sédiment par le MPB (Yallop et al., 2000). Les conditions expérimentales utilisées sont caractérisées par un faible forçage physique (vitesse du courant très réduite) afin d'éviter toute érosion et simplifier un système dynamique de manière complexe. L'alternance tidale (marée haute - marée basse) permet le maintien de la diffusion chimique de nutriments et permet donc de maintenir le cycle de croissance du MPB caractérisé par trois phases (latence, de croissance logarithmique et stationnaire). Cependant, la diffusion chimique seule n'a pas été suffisante pour reproduire les trois phases de croissances observées. L'intégration d'un facteur 10 a permis d'améliorer largement les simulations. Ce facteur 10 peut s'expliquer par la présence de méiofaune dans le sédiment lors de ces expériences. En effet, des études ont mis en évidence l'activité bioturbatrice (bioirrigation) de la méiofaune qui intervient dans le cycle des nutriments dans le sédiment (Aller et Aller, 1992; Ferris et al., 1998). Cette troisième partie de la thèse a permis de valider un modèle de développement du MPB au sein d'un système benthique. Cette partie a également mis en évidence l'importance de la faune benthique dans le cycle des nutriments dans le sédiment permettant le maintien de la forte productivité microphytobenthique en estuaire. Une amélioration qui pourrait être réalisée dans ce modèle porte sur la production d'EPS. Actuellement, les processus qui contrôlent la composition en carbone et en azote des EPS ne sont pas entièrement déterminés. Par exemple, la production de carbohydrates semble se produire pendant la photosynthèse et pendant la migration du MPB dans le sédiment à tout moment (Orvain et al., 2014a). Par ailleurs, une absence de protéine a été observée en hiver ce qui a été attribuée au processus de protection du MPB face aux stress environnementaux qui sont plus forts en été (Orvain et al., 2014b). Des expériences en laboratoires doivent être menées afin de mieux représenter la production d'EPS formulée dans le modèle. Des mesures de la biomasse bactérienne doivent être effectuées pour valider la formulation représentant la dynamique du compartiment. Des expériences en laboratoire permettraient aussi d'aboutir à une formalisation plus mécanistique de ce compartiment. Le modèle permet de reproduire correctement des processus bien identifiés dans la littérature (Cook et al., 2007).

Ce modèle simule bien le fait que la photosynthèse peut continuer en cas de limitation en nutriments par l'établissement d'un métabolisme de type « overflow » se traduisant par une forte sécrétion d'EPS riches en carbone pour maintenir une balance interne en C :N suffisante pour réaliser les métabolismes cellulaires. Le transfert rapide (moins de 24 heures) des exsudats de la photosynthèse microphytobenthique vers les bactéries est bien simulé par ce modèle (Cook et al. 2007, Hoffman et al. 2009). Des analyses à l'échelle cellulaire des cellules microphytobenthiques sont nécessaires afin d'obtenir une meilleure estimation des valeurs seuils du quota intra-cellulaire qui a un impact fort sur la migration verticale du MPB. La valeur seuil (C :N=3) correspond à une valeur "plancher" qui est en dessous des valeurs de ratio intra-cellulaire mesurées experimentalement (Ni Longphuirt et al., 2007). Le test de sensibilité réalisé dans le Chapitre 4 confirme le choix de cette valeur et permet une première approche de paramétrisation.

5.6 Exploitation des modèles

Afin d'évaluer l'impact de la coque sur le développement du MPB dans le sédiment, une première exploitation des modèles développés dans ce travail a été menée. L'absence des données de forçage hydrodynamique (vitesse de courant) ne nous a pas permis de coupler les modèles entre eux, nous avons donc choisi de réaliser un couplage artificiel en adoptant des simplifications. Un signal de tension de frottement issu du modèle MARS3D en cours de développement en baie des Veys (Cugier, com pers) nous permettrait de simuler la production microphytobenthique sur une année entière dans cet écosystème et d'envisager ensuite un couplage complet entre un modèle hydrodynamique en 3D et le modèle de production primaire microphytobenthique. Ce couplage complet nécessiterait de paramétrer en baie des Veys la conduction thermique, la température étant le facteur le plus important pour simuler la production primaire microphytobenthique (Guarini et al., 2000).

Le modèle développé dans le troisième chapitre de cette thèse a été modifié afin d'intégrer différents flux relatifs à (1) une remise en suspension du MPB par la bioturbation des coques, (2) une biodiffusion de nutriments induite par la coque et (3) une excrétion directe de nutriments (ammonium) par la coque. Pour cela, la relation linéaire entre la proportion de MPB remis en suspension dans l'eau par rapport à la biomasse des coques (établie dans le Chapitre 3) a été utilisée afin d'estimer un flux de perte induit par la bioturbation des coques à chaque marée haute (flux 1). Ensuite, des expériences en laboratoire menées récemment ont permis de déterminer des coefficients de biodiffusion selon différentes biomasses de coques (Détails en Annexe 1). Le facteur 10 utilisé pour la biodiffusion dans la troisième partie de ce travail a donc été modifié par ces nouveaux coefficients (flux 2). Nous avons estimé que les coques excrètent 5 μ g N/jour pour une biomasses sèche de 0.13 gAFDW m⁻². Les mesures effectuées par Cadée (1993) ont montré une augmentation des nutriments dans l'eau en présence de coques. Le taux d'excrétion de nutriments par les coques estimé dans l'étude de Cadée (1999), qui est un coefficient qui dépend de la biomasse a été repris pour prendre en compte un deuxième type d'apport de nutriments (flux 3).



FIGURE 5.3: Impact de différentes biomasses de coques sur le développement du MPB dans le sédiment avec trois cas de figure : Biodiffusion seule (A), Biodiffusion + Excrétion de nutriments (B) et Biodiffusion + Excrétion de nutriments + Remise en suspension du MPB (C), dans un contexte environnemental similaire au mésocosme tidal (Chapitre 4)

Trois biomasses de coques ont été testées (10, 250 et 2000 gDW m⁻²) dont les deux dernières correspondent à des biomasses maximales observées en Baie des Veys pendant les études menées par Ubertini et al. (2012) et par Rakotomalala et al. (2015, cf Chapitre 3). Les simulations montrent que l'excrétion de nutriments par la coque n'influence pas significativement la dynamique du développement du MPB dans le sédiment par rapport à la diffusion (Figure 5.3 A et B). Par ailleurs, une biomasse de coque située autour de 10 gDW m⁻² n'est pas suffisante pour induire une forte production microphytobenthique quel que soit le type d'apport de nutriment (Figure 5.3 A, B ou C,

ligne grise). La biodiffusion de nutriments induite par une biomasse de coque égale à 250 gDW m^{-2} permet d'obtenir une dynamique similaire à celle obtenue avec un facteur 10 dans le Chapitre 4 de la thèse (Figure 4.3 IIC), avec les trois phases (latence, logarithmique et plateau) du développement du MPB bien distinctes (Blanchard et al., 2001). La phase plateau est une particularité des expériences menées en laboratoire (Blanchard et al., 2001; Orvain et al., 2003a) et est rarement observée sur le terrain car l'exportation de la biomasse microphytobenthique par grazing ou par érosion empêche d'atteindre un tel état de saturation d'un biofilm microphytobenthique (Blanchard et al., 2001). Le système devient plus actif avec une phase de forte croissance observée plus tôt (jour 3) et une deuxième phase de forte croissance (jour 9, ligne noire) quand la biomasse de coque atteint 2000gDW m^{-2} et affiche une succession de cycle de forte croissance, qui semble correspondre aux résultats de l'étude de Blanchard et al. (2001). Guarini et al. (2008) ont montré qu'un export du MPB vers la colonne d'eau peut se produire sur le terrain sans qu'il y ait érosion sédimentaire. D'après notre étude, cette remise en suspension est induite par l'effet de la bioturbation de la coque. Une biomasse de MPB moins importante (Figure 5.3C) que pour les deux cas de figure précédents est observée. La même dynamique à trois phases est toujours observée avec une bioturbation moyenne (250 gDW m^{-2}). En effet, la présence de coques entraîne d'un côté une facilitation du développement du MPB par un apport de nutriments plus important et d'un autre côté une remise en suspension du MPB jouant ainsi un rôle de régulateur de la biomasse microphytobenthique dans le sédiment. Ce processus finit par stimuler la production primaire et maintient une biomasse microphytobenthique à un niveau productif. La bioturbation pour une biomasse de 250 gDW m $^{-2}$ n'est donc pas suffisante pour perturber le cycle triphasique du développement du MPB.

5.7 Ressources trophiques de la coque

La conceptualisation développée pendant les études de Blanchard et al. (2001) s'applique aux résultats obtenus avec ces simulations. En absence de perturbation, le développement du MPB converge vers la capacité biotique du système où la production est faible (plateau). Par contre, avec une perturbation élevée (biomasse de coque égale à 2000 gDW m⁻²), le développement du MPB oscille en dessous de la capacité biotique et entre deux valeurs (5 et 25 molC mm⁻³) (Figure 5.3 ligne noire). Par ailleurs, la forte production du MPB se produit plus tôt en cas de fortes perturbations. Par conséquent, l'ingénierie écosystémique de la coque se traduit par un balancement entre (1) la bioturbation par remaniement sédimentaire remettant en suspension une part du MPB et contrôlant par la suite la dynamique de son développement, (2) l'apport de nutriments dans le sédiment via une biodiffusion favorisant le développement du MPB dans le sédiment un cycle d'autorégulation du développement du MPB dans le sédiment qui maintient une forte productivité ainsi qu'un cycle

d'autonomie trophique de la coque à petite échelle. Ce premier essai d'exploitation des modèles développés dans ce travail montre l'intérêt particulier d'intégrer les processus de bioturbation dans toute analyse de fonctionnement des écosystèmes estuariens, notamment dans des zones où la coque domine la macrofaune bioturbatrice sauvage.

5.8 Conclusion et perspectives

Un véritable couplage des trois modèles constitue une perspective d'application. Le modèle actuel du développement du MPB a été modifié de telle manière qu'un flux de nutriments de la couche sous-jacente vers le premier centimètre de sédiment est induit par la bioturbation de la coque. Des mesures des nutriments disponibles dans cette couche sous-jacente sont nécessaires afin d'éviter une sur/sous-estimation des nutriments disponibles. L'utilisation du modèle de remise en suspension du MPB vers la colonne d'eau requiert également des données de forçages hydrodynamiques (vitesse de courant) pour permettre le couplage avec le modèle de production primaire. Et enfin, une estimation de la constante de demi-saturation spécifique du MPB en terme de carbone est nécessaire afin d'intégrer directement le MPB remis en suspension dans l'analyse de la croissance de la coque. Afin de ne pas sous-estimer les ressources trophiques de la coque, le même modèle de phytoplancton utilisé par Grangeré et al. (2009b) peut également être implémenté pour reproduire la disponibilité du phytoplancton pour la coque, qui requiert également une estimation du paramètre X_k pour le phytoplancton si celui-ci n'est pas également exprimé en carbone.

Une autre étape d'exploitation des modèles développés dans cette thèse serait leur intégration dans des modèles écosystémiques spatialisés comme celui déjà existant en Baie des Veys (Figure 5.4). Dans le modèle écologique existant, la formulation de la production primaire repose sur des formulations assez empiriques. Comme cela a été suggéré par Grangeré et al. (2009a), une approche plus mécanistique comme celle adoptée dans le modèle de Geider et al. (1998) permettrait de prendre en compte les processus physiologiques spécifiques au phytoplancton et de ramener au même niveau de formulation les deux modèles de production primaire, ce qui éviterait l'utilisation de facteurs de conversion entre les éléments souvent biaisés.



FIGURE 5.4: Schéma conceptuel d'un modèle écologique de la Baie des Veys qui intégrerait les modèles développés dans cette thèse

Les sous-modèles développés dans le cadre de ce travail mettent en avant l'ingénierie écosystémique de la coque qui joue un rôle majeur dans le fonctionnement du système estuarien de la Baie des Veys. Le couplage spatialisé permettrait également de ne plus négliger les ressources trophiques microphitiques d'origine benthique responsable de la croissance des bivalves. La disposition d'un tel outil représente un intérêt particulier dans la gestion des ressources naturelles et cultivées. L'intérêt principal est de fournir un modèle intégrant à la fois les interactions trophiques et non-trophiques capable de simuler le transfert d'échelle des mécanismes locaux induits par le microphytobenthos et les activités bioturbatrices des coques vers un modèle spatialisé simulant les interactions entre des habitats adjacents dominés par les coques et ceux ou les filtreurs cultivés sont implantés. Ce type d'outil est essentiel pour envisager des plans de restauration écologique qui integrerait des procédures de gestion des stocks halieutiques de bivalves ainsi que les pressions anthropiques exercées sur le milieu.



Annexe 1 : Calcul du coefficient de biodiffusion

La méthodologie suivie est proche de celle employée pour déterminer les coefficients de biodiffusion (mélange sédimentaire aléatoire) pour d'autres bivalves comme Abra alba dans différentes conditions environnementales (Maire et al. 2006). Les organismes ont été placés en eau courante (faible débit) dans des tubes de 9 cm rempli de sédiment de type mélange sablo-vaseux prélevé en baie des Veys à la pointe de Brévand. Trois échantillons ont été préparés et les animaux ont été laissés en incubation pendant 6 jours dans le système avec un apport d'eau de mer non filtrée (bassin d'Arcachon) après avoir déposé une couche de luminophore en surface. Les luminophores (ECO-TRACE, environmental tracing system, densité = 2.5 g cm⁻³, diamètre = 35 μ m) ont été placés pour recouvrir le sédiment avec une quantité de 16% du volume de la section de surface (0.5 cm). Pour chacun des 3 échantillons, 5 coques étaient placés par échantillon sur une surface de 70 cm^{-2} en les classant en fonction de la taille (échantillon A : L<5mm; échantillon B : 0.5 cm < L < 2 cm; échantillon C : L >2cm). Les échantillons (9 cm de diamètre) ont été sectionnés frais au bout des 6 jours avec une résolution verticale tous les 0.5 cm de 0 à 2.5 cm et lyophylisés. On pèse 4g environ de sédiment éparpillé dans une boite de pétri (diamètre de 5 cm) et photographie avec un NIKON D100 (Maire et al. 2006). L'analyse d'image permet d'évaluer la proportion de pixel correspondant au luminophore par rapport à la surface totale. Le modèle de biodiffusion verticale (exponentiel) est le suivant :

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D_b \frac{\partial C}{\partial x^2} + \frac{\partial C}{\partial x} \tag{A.1}$$

Les calculs de coefficient de biodiffusivité ont été réalisés en résolvant cette équation avec les paramètres correspondant aux mesures grâce à un script MATLAB avec une méthode de minimisation d'un critère des moindres carrés. Par exemple, nos mesures ont révélé que 98 % des luminophores ajoutées en surface étaient toujours dans le premier demi-centimètre après 6 jours pour la plus petite classe de taille d'animaux (Tableau ci-après). Les coques ont par ailleurs été mesurées au pied à coulisse et pesées après passage à l'étuve pendant 3 jours à 60 ° C (Tableau ci-après).

Les valeurs obtenues avec les plus grandes coques (C) n'ont pas été retenue car un artéfact est associé à la densité très forte dans le système expérimentale qui fait que les animaux les uns sur les autres ne bougeaient plus autant que dans un milieu naturel. Les résultats de cet échantillon n'ont pas été considéré pour estimer le rapport biodiffusivité / Biomasse. Les valeurs de D_b trouvées de $1.71 \text{ cm}^2 \text{ an}^{-1}$ et 10.88 cm² an⁻¹ ce qui est relativement élevé par rapport à des valeurs obtenues pour d'autres bivalves dans la littérature, comme *Abra alba* (D_b = 22.7 cm² an⁻¹ (Maire et al. 2006), *Ruditapes decussatus* (D_b = 0.51 cm² an⁻¹ (François et al., 1999) ou *Venerupis aurea* (D_b = 0.27 cm² an⁻¹ (François et al., 1999). Les suspensivores sont plutôt considérés comme peu actifs en termes de

		A (petites)	B (moyennes)	C (grandes)
Surface (cm ²)		70		
Largeur médiane des coques (mm)		9.02 ± 1.86	20.64 ± 0.87	27.94 ± 1.94
Nombre de coques par échantillon		5	5	5
Biomasse de coques cumulée (g DW)		0.0774	0.831	2.064
Section du profil	$0-0.5~\mathrm{cm}$	98.8~%	60.8~%	63.31
vertical	0.5-1 cm	1.1	35 %	29.02
	$1-1.5~\mathrm{cm}$	0.1	3.7~%	7.01
	$1.5-2 \mathrm{~cm}$	0	0.1 %	1.47
	$2-2.5~\mathrm{cm}$	0	0 %	0.17
	$2.5-3~\mathrm{cm}$	0	0 %	0
$Db (cm^2/an)$		1.71	10.88	10.21 (non retenu)
$Db (cm^2/an/gAFDW)$			17.6	

Tableau AB-1 : Les résultats biométriques de la population de coques prélevée en baie desVeys et les résultats de la distribution verticale des luminophores

déplacement et de remaniement sédimentaire. Les coques sont cependant très actives dans cette étude en termes de déplacement avec des valeurs de D_b pouvant atteinde près de 11 cm² an⁻¹, ce qui est plus élevé que celle retenue pour certains bivalves déposivores. Il est probable que l'activité trophique de type « foraging stratégie» associée à un type de « jardinage écologique » expliquerait que l'énergie dépensée dans les mouvements bioturbateurs lui permet de mieux profiter de la ressource trophique d'origine microphytobenthique en stimulant à la fois la production la croissance des biofilms et leur resuspension (voir résultats et discussion du chapitre 2). La valeur finale de 17.6 cm² an⁻¹gDW⁻¹ de coques a été appliquée pour estimer des valeurs relatives pour différentes biomasses maximales de coques caractéristiques de la baie des Veys dans les simulations de la discussion générale.

Références bibliographiques

-A-

- Agardy, T., Alder, J., Dayton, P., Curran, S., Kitchingman, A., Wilson, M., Catenazzi, A., Restrepo, J., Birkeland, C., Blaber, S., Saifullah, S., Branch, G., Boersma, D., Nixon, S., Dugan, P., Davidson, N., Vörösmarty, C., 2005. Coastal Systems. In: Hassan, R., Sch oles, R., Ash, N. (Eds.), Ecosystems and Human Well-Being: Current Status and Trends. Island press, pp. 513–550.
- Agogué, H., Mallet, C., Orvain, F., De Crignis, M., Mornet, F., Dupuy, C., 2014. Bacterial dynamics in a microphytobenthic biofilm: A tidal mesocosm approach. J. Sea Res. 92, 36–45.
- Alfaro, A.C., Thomas, F., Sergent, L., Duxbury, M., 2006. Identification of trophic interactions within an estuarine food web (northern New Zealand) using fatty acid biomarkers and stable isotopes. Estuar. Coast. Shelf Sci. 70, 271–286.
- Allen, J.I., Somerfield, P.J., Gilbert, F.J., 2007. Quantifying uncertainty in highresolution coupled hydrodynamic-ecosystem models. J. Mar. Syst. 64, 3–14.
- Aller, R.C., Aller, J.Y., 1992. Meiofauna and solute transport in marine muds. Limnol. Oceanogr. 37, 1018–1033.
- Alunno-Bruscia, M., Bourlès, Y., Maurer, D., Robert, S., Mazurié, J., Gangnery, A., Goulletquer, P., Pouvreau, S., 2011. A single bio-energetics growth and reproduction model for the oyster *Crassostrea gigas* in six Atlantic ecosystems. J. Sea Res. 66, 340–348.
- Amos, C.L., Daborn, G., Christian, H., Atkinson, A., Robertson, A., 1992. In situ erosion measurements on fine-grained sediments from the Bay of Fundy. Mar. Geol. 108, 175–196.
- Amos, C.L., Van Wagoner, N.A., Daborn, G.R., 1988. The influence of subaerial exposure on the bulk properties. Estuar. Coast. Shelf Sci. 27, 1–13.
- Andersen, T.J., 2001. Seasonal variation in erodibility of two temperate, microtidal mudflats. Estuar. Coast. Shelf Sci. 53, 1–12.
- Andersen, T.J., Lanuru, M., van Bernem, C., Pejrup, M., Riethmueller, R., 2010. Erodibility of a mixed mudflat dominated by microphytobenthos and *Cerastoderma edule*, East Frisian Wadden Sea, Germany. Estuar. Coast. Shelf Sci. 87, 197–206.
- Andersen, T.J., Lund-Hansen, L.C., Pejrup, M., Jensen, K.T., Mouritsen, K.N., 2005. Biologically induced differences in erodibility and aggregation of subtidal and intertidal sediments: A possible cause for seasonal changes in sediment deposition. J. Mar. Syst. 55, 123–138.
- Andersen, T.J., Pejrup, M., 2001. Suspended sediment transport on a temperate,

microtidal mudflat, the Danish Wadden Sea. Mar. Geol. 173, 69-85.

Anderson, T.R., 2010. Progress in marine ecosystem modelling and the "unreasonable effectiveness of mathematics." J. Mar. Syst. 81, 4–11.

-B-

- Bacher, C., Grant, J., Hawkins, A.J.S., Fang, J., Zhu, M., Besnard, M., 2003. Modelling the effect of food depletion on scallop growth in Sungo bay (China). Aquat. Living Resour. 16, 10–24.
- Bacher, C., Niquil, N., 2015. Stratégies de modélisation des écosystèmes. In: Monaco, A., Prouzet, P. (Eds.), Diversité et Fonctions de Systèmes Écologiques Marins. p. 430.
- Bachok, Z., Mfilinge, P.L., Tsuchiya, M., 2003. The diet of the mud clam *Geloina coaxans* (Mollusca, Bivalvia) as indicated by fatty acid markers in a subtropical mangrove forest of Okinawa, Japan. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 292, 187–197.
- Baklouti, M., Faure, V., Pawlowski, L., Sciandra, A., 2006. Investigation and sensitivity analysis of a mechanistic phytoplankton model implemented in a new modular numerical tool (Eco3M) dedicated to biogeochemical modelling. Prog. Oceanogr. 71, 34–58.
- Barbier, E.B., Hacker, S.D., Kennedy, C., Koch, E.W., Stier, a. C., Silliman, B.R., 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. Ecol. Monogr. 81, 169–193.
- Barillé, L., Héral, M., Barillé-Boyer, A.-L., 1997. Modélisation de l'écophysiologie de l'huître Crassostrea gigas dans un environnement estuarien. Aquat. Living Resour. 10, 31–48.
- Barillé, L., Lerouxel, a., Dutertre, M., Haure, J., Barillé, A-L., Pouvreau, S., Alunno-Bruscia, M., 2011. Growth of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in a highturbidity environment: Comparison of model simulations based on scope for growth and dynamic energy budgets. J. Sea Res. 66, 392–402.
- Barnett, A., 2013. Régulation de l'activité photosynthétique du microphytobenthos et conséquence sur la dynamique temporelle de la production primaire dans les vasières intertidales de la côte atlantique de l'Europe de l'Ouest.
- Barnett, A., Méléder, V., Blommaert, L., Lepetit, B., Gaudin, P., Vyverman, W., Sabbe, K., Dupuy, C., Lavaud, J., 2015. Growth form defines physiological photoprotective capacity in intertidal benthic diatoms. Int. Soc. Microb. Ecol. 32–45.
- Barranguet, C., Plante-Cuny, M.R., Alivon, E., 1996. Microphytobenthos production in the Gulf of Fos, French Mediterranean coast. Hydrobiologia 333, 181–193.

Barranguet, C., van Beusekom, S. A. M., Veuger, B., Neu, T. R., Manders, E. M. M.,

Sinke, J. J., Admiraal, W., 2004. Studying undisturbed autotrophic biofilms: still a technical challenge. Aquat. Microb. Ecol., 34, 1-9.

- Bassoullet, P., Le Hir, P., Gouleau, D., Robert, S., 2000. Sediment transport over an intertidal mudflat: Field investigations and estimation of fluxes within the "Baie de Marennes-Oléron" (France). Cont. Shelf Res. 20, 1635–1653.
- Bazin, P., Jouenne, F., Friedl, T., Deton-Cabanillas, A.-F., Le Roy, B., Véron, B., 2014. Phytoplankton diversity and community composition along the estuarine gradient of a temperate macrotidal ecosystem: combined morphological and molecular approaches. PLoS One 9, e94110.
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A., Macleod, H., 2004. Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis. J. Anim. Ecol. 73, 1007–1012.
- Becker, A., Laurenson, L.J.B., Bishop, K., 2009. Artificial mouth opening fosters anoxic conditions that kill small estuarine fish. Estuar. Coast. Shelf Sci. 82, 566–572.
- Bernard, I., de Kermoysan, G., Pouvreau, S., 2011. Effect of phytoplankton and temperature on the reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Investigation through DEB theory. J. Sea Res. 66, 349–360.
- Blackford, J.C., 2002. The influence of microphytobenthos on the Northern Adriatic ecosystem: A modelling study. Estuar. Coast. Shelf Sci. 55, 109–123.
- Blanchard, G.F., Guarini, J.-M., Orvain, F., Sauriau, P.-G., 2001. Dynamic behaviour of benthic microalgal biomass in intertidal mudflats. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 264, 85– 100.
- Blanchard, G.F., Guarini, J.-M., Richard, P., Gros, P., Mornet, F., 1996. Quantifying the short-term temperature effect in light-saturated photosynthesis of intertidal microphytobenthos. Mar. Ecol. Prog. 134, 309–313.
- Blanchet, H., Gouillieux, B., Alizier, S., Amouroux, J., Bachelet, G., Barillé, A., Dauvin, J., Montaudouin, X. De, Derolez, V., Desroy, N., Grall, J., Grémare, A., Hacquebart, P., Jourde, J., Labrune, C., Lavesque, N., Meirland, A., Nebout, T., Olivier, F., Pelaprat, C., Ruellet, T., Sauriau, P., Thorin, S., 2014. Multiscale patterns in the diversity and organization of benthic intertidal fauna among French Atlantic estuaries. J. Sea Res. 90, 95–110.
- Bocher, P., Piersma, T., Dekinga, A., Kraan, C., Yates, M.G., Guyot, T., Folmer, E.O., Radenac, G., 2007. Site- and species-specific distribution patterns of molluscs at five intertidal soft-sediment areas in northwest Europe during a single winter. Mar. Biol. 151, 577–594.
- Bodiguel, X., Maury, O., Mellon-Duval, C., Roupsard, F., Le Guellec, A.M., Loizeau, V.,

2009. A dynamic and mechanistic model of PCB bioaccumulation in the European hake (*Merluccius merluccius*). J. Sea Res. 62, 124–134.

- Bolałek, J., Falkowska, L., Jankowska, H., Vershinin, A., 1991. Investigations on the transfer of chemical substances at the interface in the Puck. Oceanologica 105–123.
- Bolałek, J., Graca, B., 1996. Ammonia Nitrogen at the Water–Sediment Interface in Puck Bay (Baltic Sea). Estuar. Coast. Shelf Sci. 43, 767–779.
- Bolam, S.G., Fernandes, T.F., 2003. Dense aggregations of *Pygospio elegans* (Claparède): Effect on macrofaunal community structure and sediments. J. Sea Res. 49, 171–185.
- Bonaglia, S., Nascimento, F.J.A., Bartoli, M., Klawonn, I., Brüchert, V., 2014. Meiofauna increases bacterial denitrification in marine sediments. Nat. Commun. 5, 5133.
- Bouchet, V.M.P., Sauriau, P.G., 2008. Influence of oyster culture practices and environmental conditions on the ecological status of intertidal mudflats in the Pertuis Charentais (SW France): A multi-index approach. Mar. Pollut. Bull. 56, 1898–1912.
- Boudreau, B.P., 1996. The diffusive tortuosity of fine-grained unlithified sediments. Geochim. Cosmochim. Acta 60, 3139–3142.
- Bourlès, Y., Alunno-Bruscia, M., Pouvreau, S., Tollu, G., Leguay, D., Arnaud, C., Goulletquer, P., Kooijman, S. a. L.M., 2009. Modelling growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Advances in the oyster-DEB model through application to a coastal pond. J. Sea Res. 62, 62–71.
- Braeckman, U., Provoost, P., Sabbe, K., Soetaert, K., Middelburg, J. J., Vincx, M., Vanaverbeke, J., 2012. Temporal dynamics in the diet of two marine polychaetes as inferred from fatty acid biomarkers. J. Sea Res. 68, 6-19.
- Brêthes, J.-C., O'Boyle, R.N., 1990. Méthodes d'évaluation des stocks halieutiques (Eds.). Québec, Centre d'exploitation des océans.
- Brito, A., Newton, A., Tett, P., Fernandes, T.F., 2009. Temporal and spatial variability of microphytobenthos in a shallow lagoon: Ria Formosa (Portugal). Estuar. Coast. Shelf Sci. 83, 67–76.
- Brito, A.C., Fernandes, T.F., Newton, A., Facca, C., Tett, P., 2012. Does microphytobenthos resuspension influence phytoplankton in shallow systems? A comparison through a Fourier series analysis. Estuar. Coast. Shelf Sci. 110, 77–84.

-C-

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

- Cadée, N., 1993. The uptake and release of material by the cockle *Cerastoderma edule* L. in the Western Scheldt Estuary, SW Netherlands.
- Cahoon, L.B., Cooke, J.E., 1992. Benthic microalgal production in Onslow Bay, North Carolina, USA. Mar. Ecol. Prog. Ser. 84, 185–196.
- Cancino, L., Neves, R., 1999. Hydrodynamic and sediment suspension modelling in estuarine systems: Part I: Description of the numerical models. J. Mar. Syst. 22, 105–116.
- Cardoso, J.F.M.F., Witte, J.I., van der Veer, H.W., 2006. Intra- and interspecies comparison of energy flow in bivalve species in Dutch coastal waters by means of the Dynamic Energy Budget (DEB) theory. J. Sea Res. 56, 182–197.
- Cardoso, J.F.M.F., Witte, J.I.J., van der Veer, H.W., 2007. Habitat related growth and reproductive investment in estuarine waters, illustrated for the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) in the western Dutch Wadden Sea. Mar. Biol. 152, 1271–1282.
- Carstensen, J., Henriksen, P., Heiskanen, A.-S., 2007. Summer algal blooms in shallow estuaries: Definition, mechanisms, and link to eutrophication. Limnol. Oceanogr. 52, 370–384.
- Cartaxana, P., Ruivo, M., Hubas, C., Davidson, I., Serôdio, J., Jesus, B., 2011. Physiological versus behavioral photoprotection in intertidal epipelic and epipsammic benthic diatom communities. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 405, 120–127.
- Cartaxana, P., Vieira, S., Ribeiro, L., Rocha, R.J., Cruz, S., Calado, R., da Silva, J.M., 2015. Effects of elevated temperature and CO₂ on intertidal microphytobenthos. BMC Ecol. 15, 1–10.
- Cebrian, J., 1999. Patterns in the Fate of Production in Plant Communities. Am. Nat. 154, 449–468.
- Cesar, C., 2009. The roles of the cockle *Cerastoderma edule* L . on ecosystem functioning : cockle comings and goings. University of Liverpool.
- Cesar, C.P., Frid, C.L.J., 2009. Effects of experimental small-scale cockle (*Cerastoderma edule L.*) fishing on ecosystem function. Mar. Ecol. 30, 123–137.
- Chaalali, A., Beaugrand, G., Boët, P., Sautour, B., 2013a. Climate-Caused Abrupt Shifts in a European Macrotidal Estuary. Estuaries and Coasts 36, 1193–1205.
- Chaalali, A., Beaugrand, G., Raybaud, V., Goberville, E., David, V., Boët, P., Sautour, B., 2013b. Climatic Facilitation of the Colonization of an Estuary by Acartia tonsa. PLoS One 8.
- Chao, X., Jia, Y., Shields, F.D., Wang, S.S.Y., Cooper, C.M., 2008. Three-dimensional numerical modeling of cohesive sediment transport and wind wave impact in a

shallow oxbow lake. Adv. Water Resour. 31, 1004–1014.

- Chapman, P.M., Brinkhurst, R.O., 1981. Seasonal Changes in Interstitial Salinities and Seasonal Movements of Subtidal Benthic Invertebrates in the Fraser River Estuary British-Columbia Canada. Estuar. Coast. Shelf Sci. 12, 49–66.
- Chatelain, M., 2010. Flux dissous à l'interface eau-sédiment sous des écoulements oscillants. Thèse de doctorat. Université Pierre et Marie Curie.
- Ciutat, A, Widdows, J., Readman, J., 2006. Influence of cockle Cerastoderma edule bioturbation and tidal-current cycles on resuspension of sediment and polycyclic aromatic hydrocarbons. Mar. Ecol. Prog. Ser. 328, 51–64.
- Ciutat, A., Widdows, J., Pope, N.D., 2007. Effect of *Cerastoderma edule* density on nearbed hydrodynamics and stability of cohesive muddy sediments. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 346, 114–126.
- Clarke, S., Elliott, A.J., 1998. Modelling Suspended Sediment Concentrations in the Firth of Forth. Estuar. Coast. Shelf Sci. 47, 235–250.
- Cloern, J.E., 1984. Temporal dynamics and ecological significance of salinity stratification in an estuary (South San Francisco Bay, USA). Oceanol. Acta 7, 137– 141.
- Cloern, J.E., 1987. Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries. Cont. Shelf Res. 7, 1367–1381.
- Cloern, J. E., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. Mar. Ecol. Prog. Ser. 210, 223-253.
- Cloern, J.E., Foster, S.Q., Kleckner, A.E., 2014. Phytoplankton primary production in the world's estuarine-coastal ecosystems. Biogeosciences 11, 2477–2501.
- Cloern, J.E., Grenz, C., Vidergar-Lucas, 1995. An empirical model of the phytoplankton chlorophyll:carbon ratio - The conversion factor between productivity and growth rate. Limnol. Oceanogr. 40, 1313–1321.
- Colijn, F., 1982. Light absorption in the waters of the Ems-Dollard estuary and its consequences for the growth of phytoplankton and microphytobenthos. Netherlands J. Sea Res. 15, 196–216.
- Consalvey, M., Paterson, M.D., Underwood, G.J.C., 2004. The Ups and Downs of Life in a Benthic Biofilm : Migration of Benthic Diatoms. Diatom Res. 19, 181–202.
- Cook, P.L.M., Veuger, B., Böeer, S., Middelburg, J.J., 2007. Effect of nutrient availability on carbon and nitrogen incorporation and flows through benchic algae and bacteria in near-shore sandy sediment. Aquat. Microb. Ecol. 49, 165–180.

- Costanza, R., Arge, R., Groot, R. De, Farberk, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V, Paruelo, J., Raskin, R.G., Suttonkk, P., van den Belt, M., 1997. The value of the world 's ecosystem services and natural capital. Nature 387, 253–260.
- Coull, B.C., 1999. Role of meiofauna in estuarine soft-bottom habitats. Aust. J. Ecol. 24, 327–343.
- Cugier, P., Le Hir, P., 2000. Modélisation 3D des matières en suspension en Baie de Seine Orientale (Manche, France). Compte Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la Terre et des palnètes 331:287-294.

-D-

- D'Andrea, A.F., Lopez, G.R., Aller, R.C., 2004. Rapid physical and biological particle mixing on an intertidal sandflat. J. Mar. Res. 62, 67–92.
- Dabouineau, L., Ponsero, A., 2009. Synthèse sur la biologie des coques *Cerastoderma edule* 2ème edition. Synthèse Bibliogr. hal-003408.
- Dalrymple, R.W., Zaitlin, B. a., Boyd, R., 1992. Estuarine facies models; conceptual basis and stratigraphic implications. J. Sediment. Res. 62, 1130–1146.
- Dauvin, J.C., Ruellet, T., 2007. Polychaete/amphipod ratio revisited. Mar. Pollut. Bull. 55, 215–224.
- Davies, J.H., 1964. A morphological approach to the world of shoreline. Zeitschrift für Geomorphol. 8, 127–142.
- de Brouwer, J., Stal, L., 2001. Short-term dynamics in microphytobenthos distribution and associated extracellular carbohydrates in surface sediments of an intertidal mudflat. Mar. Ecol. Prog. Ser. 218, 33–44.
- de Brouwer, J.F.C., Neu, T.R., Stal, L.J., 2006. On the functionning of secretion of extracellular polymeric substances by benthic diatoms and their role in intertidal mudflats: A review of recent insights and views. In: Functioning of Microphytobenthos in Estuaries. pp. 45–67.
- de Jonge, V., 1980. Fluctuations in the Organic Carbon to Chlorophyll *a* Ratios for Estuarine Benthic Diatom Populations . Mar. Ecol. Prog. Ser. 2, 345–353.
- de Jonge, V.N., Van Beusekom, J.E.E., 1992. Contribution of resuspended microphytobenthos to total phytoplankton in the EMS estuary and its possible role for grazers. Netherlands J. Sea Res. 30, 91–105.
- de Montaudouin, X., 1996. Factors involved in growth plasticity of cockles *Cerastoderma edule* (L.), identified by field survey and transplant experiments. J. Sea Res. 36,

251 - 265.

- Decho, A.W., 2000. Microbial biofilms in intertidal systems: An overview. Cont. Shelf Res. 20, 1257–1273.
- Decleyre, H., Heylen, K., Sabbe, K., Tytgat, B., Deforce, D., Van Nieuwerburgh, F., Van Colen, C., Willems, A., 2015. A doubling of microphytobenthos biomass coincides with a tenfold increase in denitrifier and total bacterial abundances in intertidal sediments of a temperate estuary. PLoS One 10, 1–23.
- Deloffre, J., 2005. La Sédimentation Fine Sur Les Vasières En Estuaires Macrotidaux: Processus, quantification et modélisation de l'échelle semi-diurne à l'échelle annuelle. Thèse de doctorat. 227 pages.
- Dionne, J.-C., 1963. Vers une définition plus adéquate de l'estuaire du Saint-Laurent. Zeitschrift für Geomorphol. 36–44.
- Doi, H., Matsumasa, M., Toya, T., Satoh, N., Mizota, C., Maki, Y., Kikuchi, E., 2005. Spatial shifts in food sources for macrozoobenthos in an estuarine ecosystem: Carbon and nitrogen stable isotope analyses. Estuar. Coast. Shelf Sci. 64, 316–322.
- Donadi, S., van der Heide, T., Piersma, T., van der Zee, E.M., Weerman, E.J., van de Koppel, J., Olff, H., Devine, C., Hernawan, U.E., Boers, M., Planthof, L., Klemens Eriksson, B., 2015. Multi-scale habitat modification by coexisting ecosystem engineers drives spatial separation of macrobenthic functional groups. Oikos 124, 1502–1510.
- Donadi, S., van der Heide, T., van der Zee, E.M., Eklöf, J.S., van de Koppel, J., Weerman, E.J., Piersma, T., Olff, H., Eriksson, B.K., 2013a. Cross-habitat interactions among bivalve species control community structure on intertidal flats. Ecology 94, 489–98.
- Donadi, S., van der Zee, E.M., van der Heide, T., Weerman, E.J., Piersma, T., van de Koppel, J., Olff, H., Bartelds, M., van Gerwen, I., Eriksson, B.K., 2014. The bivalve loop: Intra-specific facilitation in burrowing cockles through habitat modification. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 461, 44–52.
- Donadi, S., Weerman, E.J., Heide, T. Van Der, Zee, E.M. Van Der, Koppel, J. Van De, Olff, H., Veer, H.W. Van Der, Eriksson, B.K., 2013b. Non-trophic Interactions Control Benthic Producers on Intertidal Flats. Ecosystem. 16, 1325-1335.
- Duarte, P., Fernández-Reiriz, M.J., Labarta, U., 2012. Modelling mussel growth in ecosystems with low suspended matter loads using a Dynamic Energy Budget approach. J. Sea Res. 67, 44–57.
- Dubois, S., Orvain, F., Marin-Léal, J., Ropert, M., Lefebvre, S., 2007. Small-scale spatial variability of food partitioning between cultivated oysters and associated suspension-

feeding species, as revealed by stable isotopes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 336, 151–160.

- Ducrotoy, J., Rybarczyk, H., Souprayen, J., Bachelet, G., Beukema, J.J., Desprez, M., Döjess, J., Essink, K., Guillou, J., Michaelis, H., Sylvand, B., Wilson, J.G., Elkaïm, B., Ibanez, F., Arcachon, F.-, 1991. A comparison of the population dynamics of the cockle (*Cerastodema edule*, L.) in North-Western Europe. In: Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons. pp. 173–184.
- Dunne, J.A., Williams, R.J., Martinez, N.D., Wood, R.A., Erwin, D.H., 2008. Compilation and network analyses of Cambrian food webs. PLoS Biol. 6, 693–708.
- Dyer, K.R., 1995. Sediment transport processes in estuaries. In: Perillo, G.M.E. (Ed.), Geomorphology and Sedimentology of Estuaries. Elsevier, Amsterdam, pp. 423–449.
- Dyer, K.R., Christie, M.C., Wright, E.W., 2000. The classification of intertidal mudflats. Cont. Shelf Res. 20, 1039–1060.

-E-

- Edgar, G.J., Barrett, N.S., 2002. Benthic macrofauna in Tasmanian estuaries: Scales of distribution and relationships with environmental variables. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 270, 1–24.
- Elliott, M., McLusky, D.S., 2002. The Need for Definitions in Understanding Estuaries. Estuar. Coast. Shelf Sci. 55, 815–827.
- Elliott, M., Whitfield, A.K., 2011. Challenging paradigms in estuarine ecology and management. Estuar. Coast. Shelf Sci. 94, 306–314.
- Emery, K.O., Milliman, J.D., 1978. Suspended matter in surface waters: influence of river discharge and of upwelling. Sedimentology 25, 125–140.
- Evrard, V., Soetaert, K., Heip, C., Huettel, M., Xenopoulos, M., Middelburg, J., 2010. Carbon and nitrogen flows through the benthic food web of a photic subtidal sandy sediment. Mar. Ecol. Prog. Ser. 416, 1–16.

-F-

FAO, 2016. http://www.fao.org/fishery/species/3535/en.

- Fairbridge, R.W., 1980. The estuary: its definition and geodynamic cycle. In: Olausson, E., Cato, I. (Eds.), Chemistry and Biogeochemistry of Estuaries. J. Wiley & Sons, Chichester, pp. 1–35.
- Fasham, M.J.R., Ducklow, H.W., McKelvie, S.M., 1990. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the ocean mixed layer. J. Mar. Res. 48, 591–639.

- Fauchot, J., Levasseur, M., Roy, S., Gagnon, R., Weise, A.M., 2005. Environmental factors controlling *Alexandrium tamarense* (dinophyceae) growth rate during a red tide event in the St. Lawrence Estuary (Canada). J. Phycol. 41, 263–272.
- Feller, R.J., Coull, B.C., 1995. Non-selective ingestion of meiobenthos by juvenile spot (*Leiostomus xanthurus*) and their daily ration. Life Environ. 45.
- Fennel, K., Wilkin, J., Levin, J., Moisan, J., O'Reilly, J., Haidvogel, D., 2006. Nitrogen cycling in the Middle Atlantic Bight: Results from a three-dimensional model and implications for the North Atlantic nitrogen budget. Global Biogeochem. Cycles 20, 1–14.
- Ferris, H., Venette, R.C., Van Der Meulen, H.R., Lau, S.S., 1998. Nitrogen mineralization by bacterial-feeding nematodes: Verification and measurement. Plant Soil 203, 159– 171.
- Filgueira, R., Rosland, R., Grant, J., 2011. A comparison of scope for growth (SFG) and dynamic energy budget (DEB) models applied to the blue mussel (Mytilus edulis). J. Sea Res. 66, 403–410.
- Fischer, U.R., Wieltschnig, C., Kirschner, A.K.T., Velimirov, B., 2003. Does virusinduced lysis contribute significantly to bacterial mortality in the oxygenated sediment layer of shallow oxbow lakes? Appl. Environ. Microbiol. 69, 5281–5289.
- Flach, E.L.S.C., 1996. The Influence of the Cockle, *Cerastoderma edule*, on the Macrozoo benthic Community of Tidal Flats in the Wadden Sea. Mar. Ecol. 17, 87–98.
- Forster, R.M., Kromkamp, J.C., 2004. Modelling the effects of chlorophyll fluorescence from subsurface layers on photosynthetic efficiency measurements in microphytobenthic algae. Mar. Ecol. Prog. Ser. 284, 9–22.
- Fortes, M.D., Lüning, K., 1980. Growth rates of North Sea macroalgae in relation to temperature, irradiance and photoperiod. Helgoländer Meeresuntersuchungen 34, 15–29.
- Fox, S.E., Olsen, Y.S., Spivak, A.C., 2010. Effects of bottom-up and top-down controls and climate change on estuarine macrophyte communities and the ecosystem services they provide 129–145.
- Freitas, V., Cardoso, J.F.M.F., Santos, S., Campos, J., Drent, J., Saraiva, S., Witte, J.I., Kooijman, S.A.L.M., Van der Veer, H.W., 2009. Reconstruction of food conditions for Northeast Atlantic bivalve species based on Dynamic Energy Budgets. J. sea Res. 62, 75–82.
- Frostick, L.E., McCave, I.N., 1979. Seasonal shifts of sediment within an estuary modified by algal growth. Estuar. Coast. Mar. Sci. 9, 569–576.

- Fry, B., Sherr, E.B., 1984. δ¹³C measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. In: Stable Isotopes in Ecological Research. pp. 196–229.
- Fry, B., 2006. Stable isotope Ecology. Springer. 208 pages.

-G-

- Gaudron, S.M., Grangeré, K., Lefebvre, S., 2016. The Comparison of δ^{13} C Values of a Deposit- and a Suspension-Feeder Bio-Indicates Benthic vs. Pelagic Couplings and Trophic Status in Contrasted Coastal Ecosystems. Estuaries and Coasts 39, 731–741.
- Gayanilo, F.C., Sparre, F., Pauly, D., Gayanilo, F.C.Jr.; Sparre, P.; Pauly, D., 2005. FAO-ICLARM Stock Assessment Tools II (FiSAT II). Revised version. User's guide. Rome.
- Geawhari, M.A., Huff, L., Mhammdi, N., Trakadas, A., Ammar, A., 2014. Spatialtemporal distribution of salinity and temperature in the Oued Loukkos estuary, Morocco: using vertical salinity gradient for estuary classification. Springerplus 3, 643.
- Geider, R., MacIntyre, H.L., Kana, T.M., 1998. A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients and temperature. Limnol. Oceanogr. 43, 679–694.
- Gilbert, F., Hulth, S., Grossi, V., Poggiale, J.C., Desrosiers, G., Rosenberg, R., Gérino, M., François-Carcaillet, F., Michaud, E., Stora, G., 2007. Sediment reworking by marine benthic species from the Gullmar Fjord (Western Sweden): Importance of faunal biovolume. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 348, 133–144.
- Gili, J.M., Coma, R., 1998. Benthic suspension feeders: their paramount role in littoral marine food webs. Trends Ecol. Evol. 13, 316–21.
- Glud, R.N., Middelboe, M., 2004. Virus and bacteria dynamics of a coastal sediment: Implication for benthic carbon cycling. Limnol. Oceanogr. 49, 2073–2081.
- Goto, N., Kawamura, T., Mitamura, O., Terai, H., 1999. Importance of extracellular organic carbon production in the total primary production by tidal-flat diatoms in comparison to phytoplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 190, 289–295.
- Grabowski, R.C., Droppo, I.G., Wharton, G., 2011. Erodibility of cohesive sediment: The importance of sediment properties. Earth-Science Rev. 105, 101–120.
- Grangeré, K., Lefebvre, S., Bacher, C., Cugier, P., Ménesguen, A., 2010. Modelling the spatial heterogeneity of ecological processes in an intertidal estuarine bay: Dynamic interactions between bivalves and phytoplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 415, 141– 158.

- Grangeré, K., Lefebvre, S., Blin, J.L., 2012. Spatial and temporal dynamics of biotic and abiotic features of temperate coastal ecosystems as revealed by a combination of ecological indicators. Estuar. Coast. Shelf Sci. 108, 109–118.
- Grangeré K., Lefebvre S., Menesguen A., Jouenne F., 2009a. On the interest of using field primary production data to calibrate phytoplankton rate processes in ecosystem models. Estuar. Coast. Shelf Sci. Vol. 81, N. 2, p. 169-178.
- Grangeré, K., Ménesguen, A., Lefebvre, S., Bacher, C., Pouvreau, S., 2009b. Modelling the influence of environmental factors on the physiological status of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in an estuarine embayment; The Baie des Veys (France). J. Sea. Res. 62, 147–158.
- Guarini, J.M., Blanchard, G.F., Gros, P., Gouleau, D., Bacher, C., 2000. Dynamic model of the short-term variability of microphytobenthic biomass on temperate intertidal mudflats. Mar. Ecol. Prog. Ser. 195, 291–303.
- Guarini, J.M., Blanchard, G.F., Gros, P., Harrison, S.J., 1997. Modelling the mud surface temperature on intertidal flats to investigate the spatio-temporal dynamics of the benthic microalgal photosynthetic capacity. Mar. Ecol. Prog. Ser. 153, 25–36.
- Guarini, J.-M., Sari, N., Moritz, C., 2008. Modelling the dynamics of the microalgal biomass in semi-enclosed shallow-water ecosystems. Ecol. Modell. 211, 267–278.
- Guevara, J., Niell, F., 1989. Growth rates in a continuously immersed population of *Cerastoderma edule L. Top. Mar. Biol.*
- Guizien, K., Orvain, F., Duchêne, J.-C., Le Hir, P., 2012. Accounting for Rough Bed Friction Factors of Mud Beds as a Result of Biological Activity in Erosion Experiments. J. Hydraul. Eng. 138, 979–984.
- Guizien, K., Orvain, F., Guarini, J.M., Lefebvre, S., Dupuy, C., 2009. Models for coupled microphytobenthic-EPS-bacterial functionning at low tide: evaluating alternate hypothesis., 11th Symposium on Aquatic Microbial Ecology. Piran Slovenia.
- Guizien, K., Orvain, F., Guarini, J.M., Lefebvre, S., Dupuy, C., 2011. Modelling coupled microphytobenthic-EPS-bacterial functionning at low tide: tidal and seasonal dynamics., Tidal flat symposium. La Rochelle France.

-H-

Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A Global Map of Human Impact on. Science. Marine Ecosystems. 319, 948–953.

- Handa A., Alver M., Edvardsen C. V., Halstensen S., 2011, Growth of farmed blue mussels (*Mytilus edulis* L.) in a Norwegian coastal area; comparison of food proxies by DEB modeling. Journal of Sea Res., 66-4, 297-307.
- Hedman, J.E., Gunnarsson, J.S., Samuelsson, G., Gilbert, F., 2011. Particle reworking and solute transport by the sediment-living polychaetes *Marenzelleria neglecta* and *Hediste diversicolor*. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 407, 294–301.
- Herman, P.M.J., Middelburg, J.J., Widdows, J., Lucas, C.M., Heip, C.H.R., 2000. Stable isotopes as trophic tracers: combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos. Mar. Ecol. Prog. Ser. 79-92.
- Heinle, A., Slawig, T., 2013. Impact of parameter choice on the dynamics of NPZD type ecosystem models. Ecol. Modell. 267, 93–101.
- Heip, C.H.R., Goosen, N.K., Herman, P.M.J., Kromkamp, J., Middelburg, J.J., Soetaert, K., 1995. Production and consumption of biological particles in temperate tidal estuaries, Oceanography and Marine Biology. 149 pages.
- Heisler, J., Glibert, P.M., Burkholder, J.M., Anderson, D.M., Cochlan, W., Dennison,
 W.C., Dortch, Q., Gobler, C.J., Heil, C.A., Humphries, E., Lewitus, A., Magnien,
 R., Marshall, H.G., Sellner, K., Stockwell, D.A., Stoecker, D.K., Suddleson, M.,
 2008. Eutrophication and harmful algal blooms: A scientific consensus. Harmful
 Algae 8, 3–13.
- Herlory, O., Guarini, J.M., Richard, P., Blanchard, G.F., 2004. Microstructure of microphytobenthic biofilm and its spatio-temporal dynamics in an intertidal mudflat (Aiguillon Bay, France). Mar. Ecol. Prog. Ser. 282, 33–44.
- Hilgerloh, G., 1997. Predation by birds on blue mussel *Mytilus edulis* beds of the tidal flats of Spiekeroog (southern North Sea). Mar. Ecol. Prog. Ser. 146, 61–72.
- Hobbie, J.E., 2000. Estuarine Science: A synthetic approach to Research and Practice. Island press, Washington DC.
- Hochard, S., Pinazo, C., Grenz, C., Evans, J.L.B., Pringault, O., 2010. Impact of microphytobenthos on the sediment biogeochemical cycles: A modeling approach. Ecol. Modell. 221, 1687–1701.
- Hofmann, T., Hanlon, A.R.M., Taylor, J.D., Ball, A.S., Osborn, A.M., Underwood, G.J.C., 2009. Dynamics and compositional changes in extracellular carbohydrates in estuarine sediments during degradation. Mar. Ecol. Prog. Ser. 379, 45–58.
- Honkoop, P.J., van der Meer, J., 1998. Experimentally induced effects of water temperature and immersion time on reproductive output of bivalves in the Wadden Sea. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 220, 227–246.

- Hummel, H., 1985. Food intake of Macoma baltica (Mollusca) in relation to seasonal changes in its potential food on a tidal flat in the Dutch Wadden sea. Neth. J. Sea Res. 19, 52–76.
- Huxham, M., Richards, M., 2003. Can postlarval bivalves select sediment type during settlement? A field test with *Macoma balthica* (L.) and *Cerastoderma edule* (L.). J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 288, 279–293.

-I-

Ibarrola, I., Etxeberria, M., Iglesias, J., Urrutia, M., Angulo, E., 2000. Acute and acclimated digestive responses of the cockle *Cerastoderma edule* (L.) to changes in the food quality and quantity. II. Enzymatic, cellular and tissular responses of the digestive gland. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 252, 199–219.

-J-

- Jassby, A.D., Platt, T., 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 21, 540–547.
- Jensen, K.T., Jensen, J.N., 1985. The importance of some epibenthic predators on the density of juvenile benthic macrofauna in the Danish Wadden Sea. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 89, 157–174.
- Jesus, B., Brotas, V., Ribeiro, L., Mendes, C.R., Cartaxana, P., Paterson, D.M., 2009. Adaptations of microphytobenthos assemblages to sediment type and tidal position. Cont. Shelf Res. 29, 1624–1634.
- Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos 373–386.
- Jones, D., Frid, C.L.J., 2009. Altering intertidal sediment topography: Effects on biodiversity and ecosystem functioning. Mar. Ecol. 30, 83–96.
- Jonsson, P., Petersen, J., Karlsson, Ö., Loo, L.-O., Nilsson, S., 2005. Particle depletion above experimental bivalve beds: In situ measurements and numerical modeling of bivalve filtration in the boundary layer. Limonology Oceanogr. 50, 1989–1998.
- Josselyn, M.N., West, J. A., 1985. The Distribution and Temporal Dynamics of the Estuarine Macroalgal Community of San Francisco Bay. Hydrobiologia 129, 129– 152.
- Jouenne, F., Lefebvre, S., Véron, B., Lagadeuc, Y., 2007. Phytoplankton community structure and primary production in small intertidal estuarine-bay ecosystem (eastern English Channel, France). Mar. Biol. 151, 805–825.

-K-

- Kamenev, G.M., Nekrasov, D.A., 2012. Bivalve fauna and distribution in the Amur River estuary-a warm-water ecosystem in the cold-water Pacific region. Mar. Ecol. Prog. Ser. 455, 195–210.
- Kanaya, G., Nakamura, Y., Koizumi, T., Yamada, K., Koshikawa, H., Kohzu, A., Maki, H., 2013. Temporal changes in carbon and nitrogen stable isotope ratios of macrozoobenthos on an artificial tidal flat facing a hypertrophic canal, inner Tokyo Bay. Mar. Pollut. Bull. 71, 179–89.
- Kanaya, G., Takagi, S., Kikuchi, E., 2008. Dietary contribution of the microphytobenthos to infaunal deposit feeders in an estuarine mudflat in Japan. Mar. Biol. 155, 543– 553.
- Kang, C., Lee, Y., Choy, E., Shin, J., Seo, I., Hong, J., 2006. Microphytobenthos seasonality determines growth and reproduction in intertidal bivalves. Mar. Ecol. Prog. Ser. 315, 113–127.
- Kang, C., Sauriau, P.-G., Richard, P., Blanchard, G.F., 1999. Food sources of the infaunal suspension-feeding bivalve *Cerastoderma edule* in a muddy sandflat of Marennes-Oléron Bay, as determined by analyses of carbon and nitrogen stable isotopes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 187, 147–158.
- Kang, C.K., Eun, J.C., Paik, S.K., Hyun, J.P., Lee, K.S., An, S., 2007. Contributions of primary organic matter sources to macroinvertebrate production in an intertidal salt marsh (*Scirpus triqueter*) ecosystem. Mar. Ecol. Prog. Ser. 334, 131–143.
- Kang, C.K., Kim, J.B., Lee, K.S., Kim, J. Bin, Lee, P.Y., Hong, J.S., 2003. Trophic importance of benthic microalgae to macrozoobenthos in coastal bay systems in Korea: Dual stable C and N isotope analyses. Mar. Ecol. Prog. Ser. 259, 79–92.
- Kang, C.-K., Park, H.J., Choy, E.J., Choi, K.-S., Hwang, K., Kim, J.-B., 2015. Linking intertidal and subtidal food webs : consumer-mediated transport of intertidal benthic microalgal carbon. PLoS One. doi.10.1371/journal.pone.0139802
- Kater, B.J., Geurts Van Kessel, a. J.M., Baars, J.J.M.D., 2006. Distribution of cockles *Cerastoderma edule* in the Eastern Scheldt: Habitat mapping with abiotic variables. Mar. Ecol. Prog. Ser. 318, 221–227.
- Kennish, M.J., 2002. Environmental threats and environmental future of estuaries. Environ. Conserv. 29, 78–107.
- Kingston, M.B., 2002. Effect of subsurface nutrient supplies on the vertical migration of Euglena proxima (Euglenophyta). J. Phycol. 38, 872–880.
- Kirby, R., Bleakley, R.J., Weatherup, S.T.C., Raven, P.J., Donaldson, N.D., 1993. Effect

of Episodic Events on Tidal Mud Flat Stability, Ardmillan Bay, Strangford Lough, Northern Ireland. In: Mehta, A.J. (Ed.), Nearshore and Estuarine Cohesive Sediment Transport, Coastal and Estuarine Studies. Washington DC, pp. 378–392.

- Kooijman, S.A.L.M., 2000. Dynamic Energy and Mass Budgets in Biological Systems, Second edition., Cambridge . ed. 424 pp.
- Kristensen, E., 2001. Impact of polychaetes (*Nereis spp.* and *Arenicola marina*) on carbon biogeochemistry in coastal marine sediments. Geochem. Trans. 2, 92.
- Kristensen, E., Neto, J.M., Lundkvist, M., Frederiksen, L., Pardal, M.A., Valdemarsen, T., Flindt, M.R., 2013. Influence of benthic macroinvertebrates on the erodability of estuarine cohesive sediments: Density- and biomass-specific responses. Estuar. Coast. Shelf Sci. 134, 80–87.
- Kristensen, E., Penha-Lopes, G., Delefosse, M., Valdemarsen, T., Quintana, C., Banta, G., 2012. What is bioturbation? The need for a precise definition for fauna in aquatic sciences. Mar. Ecol. Prog. Ser. 446, 285–302.
- Kromkamp, J., Barranguet, C., Peene, J., 1998. Determination of microphytobenthos PSII quantum efficiency and photosynthetic activity by means of variable chlorophyll fluorescence. Mar. Ecol. Prog. Ser. 162, 45–55.

-L-

- Lavery, P.S., Oldham, C.E., Ghisalberti, M., 2001. The use of fick's first law for predicting porewater nutrient fluxes under diffusive conditions. Hydrol. Process. 15, 2435–2451.
- Le Floch, J.F., 1961. Propagation de la marée dynamique dans l'estuaire de la Seine et la Seine Maritime. Thèse de doctorat. Paris. 507p.
- Le Hir, P., Cann, P., Waeles, B., Jestin, H., Basoullet, P., 2008. Chapter 11 Erodibility of natural sediments: experiments on sand/mud mixtures from laboratory and field erosion tests. Proc. Mar. Sci. 9, 137–153.
- Le Hir, P., Cayocca, F., Waeles, B., 2011. Dynamics of sand and mud mixtures: A multiprocess-based modelling strategy. Cont. Shelf Res. 31, 135–149.
- Le Hir, P., Monbet, Y., Orvain, F., 2007. Sediment erodability in sediment transport modelling: Can we account for biota effects? Cont. Shelf Res. 27, 1116–1142.
- Le Hir, P., Roberts, W., Cazaillet, O., Christie, M., Bassoulet, P., Bacher, C., 2000. Characterization of intertidal flat hydrodynamics. Cont. Shelf Res. 20, 1433–1459.
- Lebreton, B., Richard, P., Galois, R., Radenac, G., Pfléger, C., Guillou, G., Mornet, F., Blanchard, G.F., 2011. Trophic importance of diatoms in an intertidal *Zostera noltii*

seagrass bed: Evidence from stable isotope and fatty acid analyses. Estuar. Coast. Shelf Sci. 92, 140–153.

- Lefebvre, S., Harma, C., Blin, J., 2009a. Trophic typology of coastal ecosystems based on δ^{13} C and δ^{15} N ratios in an opportunistic suspension feeder. Mar. Ecol. Prog. Ser. 390, 27–37.
- Lefebvre, S., Marín Leal, J.C., Dubois, S., Orvain, F., Blin, J.-L., Bataillé, M.-P., Ourry, A., Galois, R., 2009b. Seasonal dynamics of trophic relationships among co-occurring suspension- feeders in two shellfish culture dominated ecosystems. Estuar. Coast. Shelf Sci. 82, 415–425.
- Levin, L., Blair, N., DeMaster, D., Plaia, G., Fornes, W., Martin, C., Thomas, C., 1997. Rapid subduction of organic matter by maldanid polychaetes on the North Carolina slope. J. Mar. Res. 55, 595–611.
- Li, Y.-H., Gregory, S., 1974. Diffusion of ions in sea water and in deep sea sediment. Geochim. Cosmochim. Acta 38, 703–714.
- Lincoln, R., Boxshall, G., Clark, P., 1998. A dictionary of ecology, evolution and systematics. Second edition, 2nd Edition. ed. Cambridge university press.
- Lind, J.L., Heimann, K., Miller, E.A., Van Vliet, C., Hoogenraad, N.J., Wetherbee, R., 1997. Substratum adhesion and gliding in a diatom are mediated by extracellular proteoglycans. Planta 203, 213–221.
- Lineweaver, H., Burk, D., 1934. The Determination of Enzyme Dissociation Constants. J. Am. Chem. Soc. 56, 658–666.
- Litvin, S.Y., Weinstein, M.P., 2003. Life history strategies of estuarine nekton: The role of marsh macrophytes, benthic microalgae, and phytoplankton in the trophic spectrum. Estuaries 26, 552–562.
- Lo, Y.H., Blanco, J. a., Seely, B., Welham, C., Kimmins, J.P., 2011. Generating reliable meteorological data in mountainous areas with scarce presence of weather records: The performance of MTCLIM in interior British Columbia, Canada. Environ. Model. Softw. 26, 644–657.
- Lohrer, A.M., Thrush, S.F., Gibbs, M.M., 2004. Bioturbators enhance ecosystem function through complex biogeochemical interactions. Nature 431, 1092–1095.
- Lucas, C., Widdows, J., Brinsley, M., Salkeld, P., Herman, P., 2000. Benthic-pelagic exchange of microalgae at a tidal flat. 1 Pigment analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 196, 59–73.

-M-

- MacIntyre, H.L., Geider, R.J., Miller, D.C., 1996. Microphytobenthos: The Ecological Role of the "Secret Garden" of Unvegetated, Shallow-Water Marine Habitats. I. Distribution, Abundance and Primary Production. Estuaries 19, 186.
- Marín Leal, J.C., Dubois, S., Orvain, F., Galois, R., Blin, J.-L., Ropert, M., Bataillé, M.-P., Ourry, A., Lefebvre, S., 2008. Stable isotopes (δ¹³C, δ¹⁵N) and modelling as tools to estimate the trophic ecology of cultivated oysters in two contrasting environments. Mar. Biol. 153, 673–688.
- Mariotti, G., Fagherazzi, S., 2012. Modeling the effect of tides and waves on benthic biofilms. J. Geophys. Res. 117.
- Martins, I., Oliveira, J.M., Flindt, M.R., Marques, J.C., 1999. The effect of salinity on the growth rate of the macroalgae *Enteromorpha intestinalis* (Chlorophyta) in the Mondego estuary (west Portugal). Acta Oecologica 20, 259–265.
- Martins, I., Pardal, M.Â., Lillebø, A.I., Flindt, M.R., Marques, J.C., 2001. Hydrodynamics as a Major Factor Controlling the Occurrence of Green Macroalgal Blooms in a Eutrophic Estuary: A Case Study on the Influence of Precipitation and River Management. Estuar. Coast. Shelf Sci. 52, 165–177.
- McKeon, C.S., Tunberg, B.G., Johnston, C.A., Barshis, D.J., 2015. Ecological drivers and habitat associations of estuarine bivalves. PeerJ 3, e1348.
- McLusky, D.S., 1989. The estuarine ecosystem: Tertiary Level Biology, 2nd editio. ed. Blackie Academic and Professional, Glasgow and London.
- McLusky, D.S., Elliott, M., 2004. The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats, and Management, Third edit. ed. Oxford Biology.
- Mehta, A.J., 1991. Understanding fluid mud in a dynamic environment. Geo-Marine Lett. 11, 113–118.
- Mehta, A.J., Parchure, T., Dixit, J., Ariuthurai, R., 1982. Resuspension potential of deposited cohesive sediment beds. In: Kennedy, V. (Ed.), Estuarine Comparisons. pp. 591–609.
- Méléder, V., Rincé, Y., Barillé, L., Gaudin, P., Rosa, P., 2007. Spatiotemporal changes in microphytobenthos assemblages in a macrotidal flat (Bourgneuf Bay, France). J. Phycol. 43, 1177–1190.
- Menet-Nedelec, F., Riou, P., Etourneau, C., Courtay, G., Fontaine, B., Françoise, S., Jaqueline, F., Lesaulnier, N., Maheux, F., Pierre-Duplessix, O., Rabiller, E., Schapira, M., Simon, B., 2015. Réseau Hydrologique Littoral Normand (RHLN): Rapport Scientifique Ifremer. Année 2013.
- Meziane, T, Bodineau, L, Retiere, C, Thiumelin, G, 1997. The use of lipid to define sources of organic matter in sediment and food web of the intertidal salt-marsh-flat ecosystem of Mont-Saint-Michel, France, J. of Sea Res., 28, 47–58.
- Middelburg, J.J., 2014. Stable isotopes dissect aquatic food webs from the top to the bottom. Biogeosciences 11, 2357–2371.
- Middelburg, J.J., Barranguet, C., Boschker, H.T.S., Herman, P.M.J., Moens, T., Heip, C.H.R., 2000. The fate of intertidal microphytobenthos carbon: An in situ ¹³Clabeling study. Limnol. Oceanogr. 45, 1224–1234.
- Mitbavkar, S., Anil, A. C., 2004. Vertical migratory rhythms of benchic diatoms in a tropical intertidal sand flat: influence of irradiance and tides. Mar. Biol. 145, 9–20.
- Montagna, P., 1984. In situ measurement of meiobenthic grazing rates on sediment bacteria and edaphic diatoms. Mar. Ecol. Prog. Ser. 18, 119–130.
- Montserrat, F., Van Colen, C., Provoost, P., Milla, M., Ponti, M., Van den Meersche, K., Ysebaert, T., Herman, P.M.J., 2009. Sediment segregation by biodiffusing bivalves. Estuar. Coast. Shelf Sci. 83, 379–391.
- Moreau, S., Mostajir, B., Almandoz, G.O., Demers, S., Hernando, M., Lemarchand, K., Lionard, M., Mercier, B., Roy, S., Schloss, I.R., Thyssen, M., Ferreyra, G.A., 2014. Effects of enhanced temperature and ultraviolet B radiation on a natural plankton community of the Beagle Channel (Southern Argentina): A mesocosm study. Aquat. Microb. Ecol. 72, 155–173.
- Morelli, G., Gasparon, M., Fierro, D., Hu, W.-P., Zawadzki, A., 2012. Historical trends in trace metal and sediment accumulation in intertidal sediments of Moreton Bay, southeast Queensland, Australia. Chem. Geol. 300-301, 152–164.
- Morgan, E., O' Riordan, R.M., Culloty, S.C., 2013. Climate change impacts on potential recruitment in an ecosystem engineer. Ecol. Evol. 3, 581–594.
- Mouget, J.L., Perkins, R., Consalvey, M., Lefebvre, S., 2008. Migration or photoacclimation to prevent high irradiance and UV-B damage in marine microphytobenthic communities. Aquat. Microb. Ecol. 52, 223–232.
- Mubiana, V.K., Blust, R., 2007. Effects of temperature on scope for growth and accumulation of Cd, Co, Cu and Pb by the marine bivalve *Mytilus edulis*. Mar. Environ. Res. 63, 219–235.

-N-

Navarro, E., Méndez, S., Ibarrola, I., Urrutia, M., 2009. Comparative utilization of phytoplankton and vascular plant detritus by the cockle *Cerastoderma edule*: digestive responses during diet acclimation. Aquat. Biol. 6, 247–262.

- Nelder, J. A. and Mead, R., 1965. A simplex method for function minimization. Comput. J. 7, 308 – 313.
- Neumeier, U., Lucas, C., Collins, M., 2006. Erodibility and erosion patterns of mudflat sediments investigated using an annular flume. Aquat. Ecol. 40, 543–554.
- Ní Longphuirt, S., Lim, J.H., Leynaert, A., Claquin, P., Choy, E.J., Kang, C.K., An, S., 2009. Dissolved inorganic nitrogen uptake by intertidal microphytobenthos: Nutrient concentrations, light availability and migration. Mar. Ecol. Prog. Ser. 379, 33–44.
- Norkko, J., Shumway, S.E., 2011. Bivalves as bioturbators and bioirrigators. In: Shellfish Aquaculture and the Environment, First Edition. pp. 297–317.
- Norris, K., Johnstone, I., 1998. The functional response of oystercatchers Haematopus ostralegus searching for cockles Cerastoderma edule by touch. J. Anim. Ecol. 67, 329–346.

-O-

- Orvain, F., 2005. A model of sediment transport under the influence of surface bioturbation: generalisation to the facultative suspension-feeder *Scrobicularia plana*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 286, 43–56.
- Orvain, F., Joncourt, Y., Hacquebart, P., 2014c. Gestion des ecosystèmes conchylicoles pour guider l'exploitation des coques: Rapport Final du projet GECO GECO. 138p.
- Orvain, F., De Crignis, M., Guizien, K., Lefebvre, S., Mallet, C., Takahashi, E., Dupuy, C., 2014a. Tidal and seasonal effects on the short-term temporal patterns of bacteria, microphytobenthos and exopolymers in natural intertidal biofilms (Brouage, France). J. Sea Res. 92, 6–18.
- Orvain, F., Galois, R., Barnard, C., Sylvestre, a., Blanchard, G., Sauriau, P.G., 2003a. Carbohydrate production in relation to microphytobenthic biofilm development: An integrated approach in a tidal mesocosm. Microb. Ecol. 45, 237–251.
- Orvain, F., Guizien, K., Lefebvre, S., Bréret, M., Dupuy, C., 2014b. Relevance of macrozoobenthic grazers to understand the dynamic behaviour of sediment erodibility and microphytobenthos resuspension in sunny summer conditions. J. Sea Res.
- Orvain, F., Le Hir, P., Sauriau, P., 2003b. A model of fluff layer erosion and subsequent bed erosion in the presence of the bioturbator, *Hydrobia ulvae*. J. Mar. Res. 61, 823– 851.
- Orvain, F., Le Hir, P., Sauriau, P.-G., Lefebvre, S., 2012b. Modelling the effects of macrofauna on sediment transport and bed elevation: Application over a cross-shore mudflat profile and model validation. Estuar. Coast. Shelf Sci. 108, 64–75.

- Orvain, F., Lefebvre, S., Montepini, J., Sébire, M., Gangnery, A., Sylvand, B., 2012a. Spatial and temporal interaction between sediment and microphytobenthos in a temperate estuarine macro-intertidal bay. Mar. Ecol. Prog. Ser. 458, 53–68.
- Orvain, F., Martinez, A.-S., Desoche, E., Claquin, P., 2015. Chemical interaction between epilitic microphytobenthic biofilm and larval development of the sea urchin *Paracentrotus lividus*. Proc. Congr. Artif. reefs from Mater. to Ecosyst. 1, 239–247.
- Orvain, F., Sauriau, P., Hir, P. Le, Guillou, G., Cann, P., Paillard, M., 2007. Spatiotemporal variations in intertidal mudflat erodability: Marennes- Oléron Bay , western France. Cont. Shelf Res. 27, 1153–1173.
- Orvain, F., Sauriau, P., Sygut, A., Joassard, L., Le Hir, P., 2004. Interacting effects of *Hydrobia ulvae* bioturbation and microphytobenthos on the erodibility of mudflat sediments. Mar. Ecol. Prog. Ser. 278, 205–223.
- Orvain, F., Sauriau, P.-G., Bacher, C., Prineau, M., 2006. The influence of sediment cohesiveness on bioturbation effects due to *Hydrobia ulvae* on the initial erosion of intertidal sediments: A study combining flume and model approaches. J. Sea Res. 55, 54–73.
- Ospina-Alvarez, N., Caetano, M., Vale, C., Santos-Echeandía, J., Bernárdez, P., Prego, R., 2014. Exchange of nutrients across the sediment-water interface in intertidal ria systems (SW Europe). J. Sea Res. 85, 349–358.

-P-

- Paerl, H.W., Rossignol, K.L., Hall, S.N., Peierls, B.L., Wetz, M.S., 2010. Phytoplankton community indicators of short- and long-term ecological change in the anthropogenically and climatically impacted neuse river estuary, North Carolina, USA. Estuaries and Coasts 33, 485–497.
- Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., 2010. Sources partitioning using stable isotopes: copying with too much variation. PloS One, 5(3): e9372.
- Partheniades, E., 1965. Erosion and Deposition of Cohesive Soils. J. Chem. Inf. Model. 91, 105–139.
- Paterson, D.M., Crawford, R.M., Little, C., 1990. Subaerial exposure and changes in the stability of intertidal estuarine sediments. Estuar. Coast. Shelf Sci. 30, 541–556.
- Pearson, T.H., 2001. Functional group ecology in soft-sediment marine benthos: the role of bioturbation. Oceanogr. Mar. Biol. Annual Rev, 233 – 267.
- Pecquerie, L., Petitgas, P., Kooijman, S.A.L.M., 2009. Modeling fish growth and reproduction in the context of the Dynamic Energy Budget theory to predict environmental impact on anchovy spawning duration. J. Sea Res. 62, 93–105.

- Penha-Lopes, G., Bartolini, F., Limbu, S., Cannicci, S., Kristensen, E., Paula, J., 2009. Are fiddler crabs potentially useful ecosystem engineers in mangrove wastewater wetlands? Mar. Pollut. Bull. 58, 1694–1703.
- Perkins, E.J., 1960. The Diurnal Rhythm of the Littoral Diatoms of the River Eden Estuary. J. Ecol. 48, 725–728.
- Perkins, R.G., Lavaud, J., Serôdio, J., Mouget, J.L., Cartaxana, P., Rosa, P., Barille, L., Brotas, V., Jesus, B.M., 2010. Vertical cell movement is a primary response of intertidal benthic biofilms to increasing light dose. Mar. Ecol. Prog. Ser. 416, 93– 103.
- Picoche, C., Le Gendre, R., Flye-Sainte-Marie, J., Françoise, S., Maheux, F., Simon, B., Gangnery, A., 2014. Towards the Determination of *Mytilus edulis* Food Preferences Using the Dynamic Energy Budget (DEB) Theory. PLoS One 9, e109796.
- Pierre, G., Zhao, J.M., Orvain, F., Dupuy, C., Klein, G.L., Graber, M., Maugard, T., 2014. Seasonal dynamics of extracellular polymeric substances (EPS) in surface sediments of a diatom-dominated intertidal mudflat (Marennes-Oléron, France). J. Sea Res. 92, 26–35.
- Pihl, L., 1982. Food intake of young cod and flounder in a shallow bay on the Swedish west coast. Netherlands J. Sea Res. 15, 419–432.
- Pinckney, J.L., Zingmark, R.G., 1993. Modelling the annual production of intertidal benthic microalgae in estuarine ecosystems. J. Phycol. 29, 396–407.
- Pinto, R., Patrício, J., Baeta, A., Fath, B.D., Neto, J.M., Marques, J.C., 2009. Review and evaluation of estuarine biotic indices to assess benchic condition. Ecol. Indic. 9, 1–25.
- Porter, E.T., Cornwell., J.C., Sanford., L.P., 2004. Effects of oysters *Crassostrea virginica* and bottom shear velocity on benthic-pelagic coupling and estuarine water quality. Mar. Ecol. Prog. Ser. 271, 61–75.
- Pörtner, H.O., Farrell, A., 2008. Physiology and climate change. Science. 322, 690–692.
- Posey, M., Powell, C., Cahoon, L., Lindquist, D., 1995. Top down vs. bottom up control of benthic community composition on an intertidal tideflat. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 185, 19–31.
- Pouvreau, S., Bourles, Y., Lefebvre, S., Gangnery, A., Alunno-Bruscia, M., 2006. Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. J. Sea Res. 56, 156–167.
- Pritchard, D.W., 1967. What is an estuary: a physical viewpoint. Am. Assoc. Advancement Sci. 83, 3–5.

-Q-

Quintana, C.O., Tang, M., Kristensen, E., 2007. Simultaneous study of particle reworking, irrigation transport and reaction rates in sediment bioturbated by the polychaetes *Heteromastus* and *Marenzelleria*. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 352, 392–406.

-R-

- Rabalais, N.N., Díaz, R.J., Levin, L.A., Turner, R.E., Gilbert, D., Zhang, J., 2010. Dynamics and distribution of natural and human-caused hypoxia. Biogeosciences 7, 585–619.
- Rakotomalala, C., Grangeré, K., Ubertini, M., Forêt, M., Orvain, F., 2015. Modelling the Effect of *Cerastoderma edule* Bioturbation on Microphytobenthos Resuspension Towards the Planktonic Food Web of Estuarine Ecosystem. Ecol. Modell. 316, 155– 167.
- Rasmussen, M.B., Henriksen, K., Jensen, A., 1983. Possible causes of temporal fluctuations in primary production of the microphytobenthos in the Danish Wadden Sea. Mar. Biol. 73, 109–114.
- Reaugh, M.L., Roman, M.R., Stoecker, D.K., 2007. Changes in plankton community structure and function in response to variable freshwater flow in two tributaries of the Chesapeake Bay. Estuaries and Coasts 30, 403–417.
- Remane, A., Schlieper, C., 1958. Die Biologie des Brackwassers Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Ren, J.S., 2009. Effect of food quality on energy uptake. J. Sea Res. 62, 72–74.
- Riera, P., Richard, P., Grémare, A., Blanchard, G., 1996. Food source of intertidal nematodes in the Bay of Marennes-Oleron(France), as determined by dual stable isotope analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 142, 303–309.
- Riley, G.A., 1946. Factors controlling phytoplankton populations on Georges Bank. J. Mar. Res. 6, 54–73.
- Robinson, A.P., Duursma, R. A., Marshall, J.D., 2005. A regression-based equivalence test for model validation: shifting the burden of proof. Tree Physiol. 25, 903–913.
- Robinson, A.P., Froese, R.E., 2004. Model validation using equivalence tests. Ecol. Modell. 176, 349–358.
- Rosland, R., Strand, O., Alunno-Bruscia, M., Bacher, C., Strohmeier, T., 2009. Applying Dynamic Energy Budget (DEB) theory to simulate growth and bio-energetics of blue mussels under low seston conditions. J. Sea Res. 62, 49–61.

Rueda, J., Smaal, A., Scholten, H., 2005. A growth model of the cockle (*Cerastoderma edule* L.) tested in the Oosterschelde estuary (The Netherlands). J. Sea Res. 54, 276–298.

-S-

- Sabbe, K., Vanelslander, B., Ribeir, L., Witkowsk, A., Muylaert, K., Vyverman, W., 2010. A New Genus , *Pierrecomperia* Gen. Nov., a New Species and Two New Combinations in the Marine Diatom Family Cymatosiraceae. Vie et Milieu 60, 243– 256.
- Saburova, M.A., Polikarpov, I.G., 2003. Diatom activity within soft sediments: Behavioural and physiological processes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 251, 115–126.
- Sanchez-Salazar, M.E., Griffiths, C.L., Seed, R., 1987. The effect of size and temperature on the predation of cockles *Cerastoderma edule* (L.) by the shore crab *Carcinus maenas* (L.). J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 111, 181–193.
- Sanders, E.L., Mangelsdorf, P.C., 1956. Salinity and Faunal Pocasset River, Distribution in Tile Massachusetts. Woods Hole Oceanogr. Institutions, Massachusetts 217–229.
- Saraiva, S., van der Meer, J., Kooijman, S.A.L.M., Sousa, T., 2011. DEB parameters estimation for *Mytilus edulis*. J. Sea Res. 66, 289–296.
- Sauriau, P., Kang, C., 2000. Isotope evidence of benthic microalgae-based growth and secondary production in the suspension feeder *Cerastoderma edule* (Mollusca, Bivalvia) in the Marennes-Oléron bay. Hydrobiologia 440, 317–329.
- Schaaff, E., Grenz, C., Pinazo, C., Lansard, B., 2006. Field and laboratory measurements of sediment erodibility: A comparison. J. Sea Res. 55, 30–42.
- Scharf, F.S., Buckel, J.A., Juanes, F., 2002. Size-dependent vulnerability of juvenile bay anchovy Anchoa mitchilli to bluefish predation: Does large body size always provide a refuge? Mar. Ecol. Prog. Ser. 233, 241–252.
- Scolding, J.W.S., Richardson, C.A., Luckenbach, M.J., 2007. Predation of cockles (*Cerastoderma edule*) by the whelk (Buccinum undatum) under laboratory conditions. J. Molluscan Stud. 73, 333–337.
- Selman, M., Greenhalgh, S., 2009. Eutrophication: Policies, Actions, and Strategies to Address Nutrient Pollution. World Resour. Inst. 1–6.
- Serôdio, J., 2004. Analysis of variable chlorophyll fluorescence in microphytobenthos assemblages: Implications of the use of depth-integrated measurements. Aquat. Microb. Ecol. 36, 137–152.
- Serôdio J. and Catarino F., 2000. Modelling the primary productivity of intertidal

microphytobenthos: time scales of variability and effects of migratory rhythms. Mar. Ecol. Prog. Ser. 192, 13-30.

- Serôdio, J., Marques da Silva, J., Catarino, F., 1997. Nondestructive tracing of migratory rhythms of intertidal benthic microalgae using in vivo chlorophyll a fluorescence. J. Phycol. 553, 542–553.
- Shi, Z., Chen, J.Y., 1996. Morphodynamics and sediment dynamics on intertidal mudflats in China (1961-1994). Cont. Shelf Res. 16, 1909–1926.
- Shimeta, J., Amos, C.L., Beaulieu, S.E., Ashiru, O.M., 2002. Sequential resuspension of protists by accelerating tidal flow: Implications for community structure in the benthic boundary layer. Limnol. Oceanogr. 47, 1152–1164.
- Shimoda, Y., Arhonditsis, G.B., 2016. Phytoplankton functional type modelling: Running before we can walk? A critical evaluation of the current state of knowledge. Ecol. Modell. 320, 29–43.
- Smaal, A.C., Schellekens, T., van Stralen, M.R., Kromkamp, J.C., 2013. Decrease of the carrying capacity of the Oosterschelde estuary (SW Delta, NL) for bivalve filter feeders due to overgrazing? Aquaculture 404-405, 28–34.
- Smith, D.J., Underwood, G.J.C., 1998. Exopolymer production by intertidal epipelic diatoms. Limnol. Oceanogr. 43, 1578–1591.
- Smith, D.J., Underwood, G.J.C., 2000. The production of extracellular carbohydrates by estaurine benthic diatoms: The effects of growth phase and light and dark treatment. J. Phycol. 36, 321–333.
- Soetaert, K., Herman, P.M.J., Krompkamp, J., 1994. Living in the twilight; estimating net phytoplankton growth in the West-erschelde estuary (The Netherlands) by means of an ecosystem model (MOSES). J. Plankton Res. 16, 1277–1301.
- Sparre, P., Venema, S.C., 1996. Introduction à l'évaluation des stocks de poisson tropicaux. Première partie: Manuel, FAO Tech. Pap., Rev. 1.
- Staats, N., De Winder, B., Stal, L.J., Mur, L.R., 1999. Isolation and characterization of extracellular polysaccharides from the epipelic diatoms *Cylindrotheca closterium* and *Navicula salinarum*. Eur. J. Phycol. 34, 161–169.
- Staats, N., Stal, L.J., de Winder, B., Mur, L.R., 2000. Oxygenic photosynthesis as driving process in exopolysaccharide production of benthic diatoms.pdf. Mar. Ecol. Prog. Ser. 193, 261–269.
- Steele, J., 1959. The quantitative ecology of marine phytoplankton. Biol. Rev. 34, 129–158.
- Stierhoff, K.L., Targett, T.E., Miller, K., 2006. Ecophysiological responses of juvenile

summer and winter flounder to hypoxia: Experimental and modeling analyses of effects on estuarine nursery quality. Mar. Ecol. Prog. Ser. 325, 255–266.

- Sundbäck, K., Miles, A., Hulth, S., Pihl, L., Engström, P., Selander, E., Svenson, A., 2003. Importance of benthic nutrient regeneration during initiation of macroalgal blooms in shallow bays. Mar. Ecol. Prog. Ser. 246, 115–126.
- Sutherland, T.F., Grant, J., Amos, C.L., 1998. The effect of carbohydrate production by the diatom *Nitzschia curvilineata* on the erodibility of sediment. Limnol. Oceanogr. 43, 65–72.
- Suttle, C.A., 1994. The Significance of Viruses to Mortlaity in Aquatic Microbial Communities. Microbiol. Ecol. 28, 237–243.
- Swanberg, L.I., 1991. The influence of the filter-feeding bivalve Cerastoderma edule L. on microphytobenthos: a laboratory study. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 151, 93–111.
- Swennen, C., de Bruijn, L.L.M., Duiven, P., Leopold, M.F., Marteijn, E.C.L., 1983. Differences in bill form of the oystercatcher *Haematopus ostralegus* a dynamic adaptation to specific forgaing techniques. Netherlands J. Sea Res. 17, 57–83.
- Sylvand, B., 1995. La Baie des Veys (Littoral Occidentale de la Baie de Seine, Manche) 1972-1993. Structure et évolution à long terme d'un écosystème benthique intertidal de substrat meuble sous influence estuarienne. Thése d'état, Université de Caen Basse-Normandie, pp. 397.

-T-

- Tackx, M.L.M., Herman, P.J.M., Gasparini, S., Irigoien, X., Billiones, R., Daro, M.H., 2003. Selective feeding of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) in temperate estuaries: Model and field observations. Estuar. Coast. Shelf Sci. 56, 305–311.
- Takahashi, E., Ledauphin, J., Goux, D., Orvain, F., 2009. Optimising extraction of extracellular polymeric substances (EPS) from benchic diatoms: comparison of the efficiency of six EPS extraction methods. Mar. Freshw. Res. 60, 1201–1210.
- Taylor, D.L., Linehan, J.C., Murray, D.W., Prell, W.L., 2012. Indicators of sediment and biotic mercury contamination in a southern New England estuary. Mar. Pollut. Bull. 64, 807–819.
- Telesh, I. V., Khlebovich, V. V., 2010. Principal processes within the estuarine salinity gradient: A review. Mar. Pollut. Bull. 61, 149–155.
- Telesh, I., Schubert, H., Skarlato, S., 2013. Life in the salinity gradient: Discovering mechanisms behind a new biodiversity pattern. Estuar. Coast. Shelf Sci. 135, 317– 327.

- Thieltges, D.W., Reise, K., 2006. Metazoan parasites in intertidal cockles *Cerastoderma* edule from the northern Wadden Sea. J. Sea Res. 56, 284–293.
- Thomas, Y., Mazurié, J., Alunno-Bruscia, M., Bacher, C., Bouget, J.-F., Gohin, F., Pouvreau, S., Struski, C., 2011. Modelling spatio-temporal variability of *Mytilus edulis* (L.) growth by forcing a dynamic energy budget model with satellite-derived environmental data. J. Sea Res. 66, 308–317.
- Tietjen, J.H., 1980. Microbial-meiofauna interrelationships: a review. Microbiology 335.
- Tolhurst, T.J., Black, K.S., Shayler, S. A., Mather, S., Black, I., Baker, K., Paterson, D.M., 1999. Measuring the in situ Erosion Shear Stress of Intertidal Sediments with the Cohesive Strength Meter (CSM). Estuar. Coast. Shelf Sci. 49, 281–294.
- Tolhurst, T.J., Defew, E.C., De Brouwer, J.F.C., Wolfstein, K., Stal, L.J., Paterson, D.M., 2006. Small-scale temporal and spatial variability in the erosion threshold and properties of cohesive intertidal sediments. Cont. Shelf Res. 26, 351–362.
- Toorman, E.A., 2002. Modelling of turbulent flow with suspended cohesive sediment. Fine Sediment Dyn. Mar. Environ. 155–169.
- Toupoint, N., Barbier, P., Tremblay, R., Archambault, P., McKindsey, C.W., Winkler, G., Meziane, T., Olivier, F., 2016. Influence of intertidal recreational fisheries and "bouchot" mussel culture on bivalve recruitment. Mar. Environ. Res. 117, 1–12.
- Troost, T. A., Wijsman, J.W.M., Saraiva, S., Freitas, V., 2010. Modelling shellfish growth with dynamic energy budget models: an application for cockles and mussels in the Oosterschelde (southwest Netherlands). Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. 365, 3567–77.
- Tsai, A. Y., Gong, G.-C., Hung, J., 2013. Seasonal variations of virus- and nanoflagellatemediated mortality of heterotrophic bacteria in the coastal ecosystem of subtropical western Pacific. Biogeosciences 10, 3055–3065.

-U**-**

- Ubertini, M., 2012. Déterminisme de la remise en suspension des diatomées benthiques au travers du couplage benthos-pelagos dans les écosystèmes côtiers bas-normands. Thèse de Docotorat. University of Caen, pp. 187.
- Ubertini, M., Lefebvre, S., Gangnery, A., Grangeré, K., Le Gendre, R., Orvain, F., 2012. Spatial variability of benthic-pelagic coupling in an estuary ecosystem: consequences for microphytobenthos resuspension phenomenon. PLoS One 7, e44155.
- Ubertini, M., Lefebvre, S., Rakotomalala, C., Orvain, F., 2015. Impact of sediment grainsize and biofilm age on epipelic microphytobenthos resuspension. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 467, 52–64.

- Uncles, R.J., Stephens, J.A., Smith, R.E., 2002. The dependence of estuarine turbidity on tidal intrusion length, tidal range and residence time. Cont. Shelf Res. 22, 1835– 1856.
- Underwood, GJC and Kromkamp, JC, 1999. Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries. Advances in Ecological Research. 29, pp. 93-153.
- Underwood, G.J.C., Paterson, D.M., 1993. Seasonal changes in diatom biomass, sediment stability and biogenic stabilization in the Severn Estuary. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom 73, 871–887.
- UNEP, 2006. Marine and coastal ecosystems and human well-being: A synthesis report based on the findings of the Millennium Ecosystem Assessment. Russell J. Bertrand Russell Arch. 76.
- UNEP-WCMC, 2011. Marine and coastal ecosystem services, UNEP-WCMC . ed, Marine and coastal ecosystem services: Valuation methods and their practical application.

-V-

- Valette-Silver, N.J., 1993. The Use of Sediment Cores to Reconstruct Historical Trends in Contamination of Estuarine and Coastal Sediments. Estuaries 16, 577.
- van der Veer, H.W., Cardoso, J.F.M.F., van der Meer, J., 2006. The estimation of DEB parameters for various Northeast Atlantic bivalve species. J. Sea Res. 56, 107–124.
- van de Koppel, J., Bouma, T. J., Herman, P. M. J. 2012. The influence of local- and landscape-scale processes on spatial self-organization in estuarine ecosystems. J. Exp. Bio.215, 962-967.
- van Prooijen, B.C., Montserrat, F., Herman, P.M.J., 2011. A process-based model for erosion of *Macoma balthica* affected mud beds. Cont. Shelf Res. 31, 527–538.
- Vanclay, J.K., Skovsgaard, J.P., 1997. Evaluating forest growth models. Ecol. Modell. 98, 1–12.
- Varin, L., 2014. Spatio-temporal variability of the trophic ecology of the cockle (*Cerastoderma edule*) in an estuarine bay: the Baie des Veys (France) - Rapport de Master 2. Université de Caen.
- Verdelhos, T., Marques, J.C., Anastácio, P., 2015a. Behavioral and mortality responses of the bivalves *Scrobicularia plana* and *Cerastoderma edule* to temperature, as indicator of climate change's potential impacts. Ecol. Indic. 58, 95–103.
- Verdelhos, T., Marques, J.C., Anastácio, P., 2015b. The impact of estuarine salinity changes on the bivalves *Scrobicularia plana* and *Cerastoderma edule*, illustrated by behavioral and mortality responses on a laboratory assay. Ecol. Indic. 52, 96–104.

- Vieira, S., Ribeiro, L., Marques da Silva, J., Cartaxana, P., 2013. Effects of short-term changes in sediment temperature on the photosynthesis of two intertidal microphytobenthos communities. Estuar. Coast. Shelf Sci. 119, 112–118.
- Volkenborn, N., Polerecky, L., Wethey, D.S., Woodin, S. A., 2010. Oscillatory porewater bioadvection in marine sediments induced by hydraulic activities of *Arenicola marina*. Limnol. Oceanogr. 55, 1231–1247.

-W-

- Warner, J.C., Sherwood, C.R., Signell, R.P., Harris, C.K., Arango, H.G., 2008. Development of a three-dimensional, regional, coupled wave, current, and sedimenttransport model. Comput. Geosci. 34, 1284–1306.
- Warwick, R., Uncles, R., 1980. Distribution of Benthic Macrofauna Associations in the Bristol Channel in Relation to Tidal Stress. Mar. Ecol. Prog. Ser. 3, 97–103.
- Warwick, R.M., Goss-Custard, J.D., Kirby, R., George, C.L., D., P.N., Rowden, A.A., 1991. Static and Dynamic Environmental Factors Determining the Community Structure of Estuarine Macrobenthos in SW Britain: Why is the Severn Estuary Differents? J. Appl. Ecol. 28, 329–345.
- Webster, I.T., Ford, P.W., Hodgson, B., 2002. Microphytobenthos contribution to nutrient-phytoplankton dynamics in a shallow coastal lagoon. Estuaries 25, 540–551.
- Welschmeyer A.N., 1994. Fluorometric analysis of chlorophyll *a* in the presence of chlorophyll *b* and pheopigments. Limnol. Oceanogr. 39, 1985–1992.
- Welsh, B.L., Whitlatch, R.B., Bohlen, W.F., 1982. Relationship between physical characteristics and organic carbon sources as a basis for comparing estuaries in southern New England. In: Kennedy, V.S. (Ed.), Estuarine Comparisons. Academic Press, London, pp. 53–67.
- West, M.S., West, J.R., 1991. Spatial and temporal variations in intertidal zone sediment properties in the Severn Estuary, UK. In: Elliott, M., Ducrotoy, J.P. (Eds.), Estuaries and Coasts: Spatial and Temporal Intercomparisons. Fredensborg, pp. 25– 30.
- Widdows, J., Brinsley, M., 2002. Impact of biotic and abiotic processes on sediment dynamics and the consequences to the structure and functioning of the intertidal zone. J. Sea Res. 48, 143–156.
- Wijsman, J.W.M., Smaal, A.C., 2011. Growth of cockles (*Cerastoderma edule*) in the Oosterschelde described by a Dynamic Energy Budget model. J. Sea Res. 66, 372– 380.
- Willows, R., Widdows, J., Wood, R., 1998. Influence of an infaunal bivalve on the erosion

of an intertidal cohesive sediment: a flume and modeling study. Limnol. Oceanogr. 43, 1332–1343.

- Wood, R., Widdows, J., 2002. A model of sediment transport over an intertidal transect, comparing the influences of biological and physical factors. Limnol. Oceanogr. 47, 848–855.
- Woods, R.E., Coull, B.C., 1992. Life history responses of Amphiascus tenuiremis (Copepoda, Harpacticoida) to mimicked predation. Mar. Ecol. Prog. Ser. 79, 225– 234.
- World Ressources Institute, 2005. Ecosystem and Human Well-Being: Wetland and Trends, The Millennium Ecosystem Assessment series; . Ecosystems and human well-being; v. 1. Island press.
- Wright, J.M., Parker, L.M., O'Connor, W. a., Williams, M., Kube, P., Ross, P.M., 2014. Populations of pacific oysters *Crassostrea gigas* respond variably to elevated CO₂ and predation by *Morula marginalba*. Biol. Bull. 226, 269–281.

-Y-

- Yallop, M.L., Paterson, D.M., Wellsbury, P., 2000. Interrelationships between rates of microbial production, exopolymer production, microbial biomass, and sediment stability in biofilms of intertidal sediments. Microb. Ecol. 39, 116–127.
- Yamashita, Y., Tanaka, M., Miller, J.M., 2001. Ecophysiology of juvenile flatfish in nursery grounds. J. Sea Res. 45, 205–218.
- Ysebaert, T., Herman, P.M.J., 2002. Spatial and temporal variation in benthic macrofauna and relationships with environmental variables in an estuarine, intertidal soft-sediment environment. Mar. Ecol. Prog. Ser. 244, 105–124.
- Yu, Y., Zhang, H., Lemckert, C.J., 2013. Seasonal variations of the salinity and turbidity in the Brisbane River estuary, Queensland, Australia. J. Coast. Res. 2, 1253–1258.

-Z-

Zhao, S., Feng, C., Quan, W., Chen, X., Niu, J., Shen, Z., 2012. Role of living environments in the accumulation characteristics of heavy metals in fishes and crabs in the Yangtze River Estuary, China. Mar. Pollut. Bull. 64, 1163–1171.